

**Centro de Investigación Científica y de Educación
Superior de Ensenada, Baja California**



**Maestría en Ciencias
en Ciencias de la Vida
con orientación en Biología Ambiental**

**Efecto de los tricomas glandulares y estelados de *Datura
wrightii* (Solanaceae) en la supervivencia y desarrollo del
escarabajo especialista *Lema daturaphila* (Chrysomelidae:
Coleoptera)**

Tesis
para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
Maestro en Ciencias

Presenta:

Gustavo Velázquez Martínez

Ensenada, Baja California, México
2021

Tesis defendida por
Gustavo Velázquez Martínez

y aprobada por el siguiente Comité

Dra. María Clara Arteaga Uribe

Codirectora de tesis

Dr. Rafael Bello Bedoy

Codirector de tesis

Miembros del comité

Dr. Rodrigo Méndez Alonso

Dra. M. del Pilar Sánchez Saavedra

Dra. Fabiola Lafarga de la Cruz



Dra. Patricia Juárez Camacho

Coordinadora del Posgrado en Ciencias de la Vida

Dr. Pedro Negrete Regagnon

Director de Estudios de Posgrado

Gustavo Velázquez Martínez © 2021

Queda prohibida la reproducción parcial o total de esta obra sin el permiso formal y explícito del autor y director de la tesis.

Resumen de la tesis que presenta **Gustavo Velázquez Martínez** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias de la Vida con orientación en Biología Ambiental

Efecto de los tricomas glandulares y estelados de *Datura wrightii* (Solanaceae) en la supervivencia y desarrollo del escarabajo especialista *Lema daturaphila* (Chrysomelidae: Coleoptera)

Resumen aprobado por:

Dra. María Clara Arteaga Uribe

Co-Directora de tesis

Dr. Rafael Bello Bedoy

Co-Director de tesis

Las plantas poseen mecanismos de defensa contra el ataque de herbívoros como las barreras físicas, producción de químicos tóxicos y atracción de enemigos naturales. Los tricomas, son estructuras desarrolladas a partir de células epidérmicas ubicadas en las partes aéreas de las plantas. Pueden cumplir varias funciones, siendo la principal la protección contra el daño causado por los insectos herbívoros. La especie *Datura wrightii* es polimórfica con respecto a la morfología de los tricomas, ya que algunas plantas están cubiertas por tricomas glandulares, y otras con tricomas no glandulares. Esta especie de planta es atacada con frecuencia por insectos especializados, como el escarabajo crisomélido, *Lema daturaphila*. Dado que ambos tipos de tricomas generan un impacto diferente contra los herbívoros, se espera que afecten de manera distinta el desarrollo y supervivencia del herbívoro especialista. En este trabajo se evaluó el efecto que generan los tricomas de *D. wrightii* sobre el desempeño de los escarabajos de la especie *L. daturaphila*. Para ello, se compararon los caracteres de historia de vida de 16 parejas de escarabajos provenientes de plantas de *D. wrightii*. Cuatro parejas mantenidas con plantas glandulares y 12 parejas con plantas no glandulares. Adicionalmente, se analizaron los caracteres de historia de vida y la supervivencia entre las 16 familias de escarabajos crisomélidos. Los resultados indican una asociación nula entre el polimorfismo de los tricomas de las hojas de *D. wrightii* sobre los caracteres de historia de vida y la supervivencia de los escarabajos *L. daturaphila*. Por otra parte, se encontraron diferencias en dos de los caracteres de historia de vida evaluados, así como en la supervivencia entre las 16 familias de *L. daturaphila*. Lo anterior indica que los individuos de esta especie responden de manera diferencial a las estrategias defensivas impuestas por la planta de *D. wrightii*. Por lo tanto, es plausible sugerir primeramente que, el polimorfismo de los tricomas ya no estaría ejerciendo una presión de selección sobre el desempeño de la especie *L. daturaphila*, por lo que es posible que este escarabajo haya desarrollado estrategias para contrarrestar las defensas impuestas por la especie de *D. wrightii*.

Palabras clave: Tricomas, interacción planta-herbivoría, escarabajos, polimorfismo, supervivencia

Abstract of the thesis presented by **Gustavo Velázquez Martínez** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Life Science with orientation in Environmental Biology

Effect of the glandular and stellate trichomes of *Datura wrightii* (Solanaceae) on the survival and development of the specialist beetle *Lema daturaphila* (Chrysomelidae: Coleoptera)

Abstract approved by:

PhD. María Clara Arteaga Uribe
Co-director

PhD. Rafael Bello Bedoy
Co-director

Plants have defence mechanisms against the attack of herbivores such as physical barriers, production of toxic chemicals and attraction of natural enemies. Trichomes are structures developed from epidermal cells located in the aerial parts of plants. They can fulfil several functions, the main one being protection against damage caused by herbivorous insects. The *Datura wrightii* species are polymorphic concerning trichome morphology, as some plants are covered by glandular trichomes and others with non-glandular trichomes. These plant species are frequently attacked by specialized insects, such as the chrysomelid beetle, *Lema daturaphila*. Since both types of trichomes have a different impact against herbivores, they are expected to affect the development and survival of the specialist herbivore differently. In this work, the effect generated by *D. wrightii* trichomes on the performance of beetles of the species *L. daturaphila* was evaluated. For this, the life history characters of 16 pairs of beetles from *D. wrightii* plants were compared. Four pairs maintained with glandular plants and 12 pairs with non-glandular plants. Additionally, life history characters and survival among the 16 families of chrysomelid beetles were analyzed. The results indicate a null association between *D. wrightii* trichomes polymorphism on the life-history traits and the survival of the beetles *L. daturaphila*. On the other hand, differences were found in two of the evaluated life-history traits and survival between the 16 families of *L. daturaphila*. It indicates that the individuals of this species respond differently to the defensive strategies imposed by the *D. wrightii* plant. Therefore, it is plausible to suggest that the trichome polymorphism would no longer exert selection pressure on the performance of the *L. daturaphila* species, so this beetle may have developed strategies to counteract the defences imposed by the species of *D. wrightii*.

Keywords: Trichomes, genetic variation, beetles, polymorphism, survival

Dedicatoria

A Ana y Gustavo, mis padres, y a Iván y Alan, mis
hermanos

Gracias por creer en mi



Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por el apoyo económico otorgado para la realización de mis estudios de maestría por medio de la beca CVU: 993878.

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE) y al Posgrado en Ciencias de la Vida por darme la oportunidad de llevar a cabo mis estudios de maestría, así como al apoyo económico brindado para concluir con la escritura de mi tesis.

Al Departamento de Biología de la Conservación, por la convivencia tanto académica, como social.

A la Universidad Autónoma de Baja California (UABC) y al Laboratorio de Genética Ecológica y Evolución, por darme un espacio para realizar mi trabajo de tesis.

Uno muy particular a mis directores de tesis, el Dr. Rafael Bello Bedoy y la Dra. María Clara Arteaga Uribe, por recibirme y brindarme todo el apoyo necesario para llevar con éxito el trabajo de investigación. Gracias por las enseñanzas y la orientación, que fueron esenciales para efectuar un buen proyecto de investigación.

A mi comité de tesis, Dr. Rodrigo Méndez Alonso, Dra. M. del Pilar Sánchez Saavedra, y Dra. Fabiola Lafarga de la Cruz, por los valiosos comentarios que ayudaron a mejorar mi trabajo.

A los miembros del Laboratorio de Genética Ecológica y Evolución, que, a pesar de la sana distancia, nos seguimos apoyando para seguir adelante y culminar con nuestra investigación.

A Edna, Diego, Cristina y Cristóbal, por su valiosa ayuda con el traslado a distintos puntos de Ensenada, así como en la búsqueda de escarabajos y toloache.

A mis padres y hermanos por el apoyo brindado sin importar la distancia, y por siempre confiar en mí.

A Diego, Cristina, Sebas, Luz, Fran, Matus, Eduardo, Edna y Vianey, por brindarme su bonita y valiosa amistad.

Un agradecimiento muy especial a Cristina Álvarez, por estos maravillosos y memorables dos años. Gracias por todo el apoyo que me has brindado y por abrirme las puertas de tu corazón y de tu hogar.

A la familia Álvarez Nafarrate, por todo.

A Sam y Nala, por compartir su tiempo conmigo. Gracias por ayudarme a sacar mis calcetines viejos del closet.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatorias.....	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	viii
Lista de tablas.....	x
Capítulo 1. Introducción.....	1
1.1 Antecedentes.....	7
1.2 Justificación.....	14
1.3 Hipótesis.....	15
1.4 Objetivos.....	15
1.4.1 Objetivo general.....	15
1.4.2 Objetivos específicos.....	15
Capítulo 2. Metodología.....	16
2.1 Sistemas de estudio.....	16
2.2 Área de estudio.....	18
2.3 Recolecta de ejemplares.....	19
2.4 Crecimiento de individuos.....	20
2.5 Diseño experimental.....	21
2.6 Análisis estadístico.....	23
Capítulo 3. Resultados.....	24
3.1 Ensayo preliminar.....	24
3.2 Efecto de los tricomas sobre los caracteres de historia de vida de <i>L. daturaphila</i>	25
3.3 Variación en los caracteres de historia de vida de <i>L. datruaphila</i>	26
3.4 Análisis de supervivencia.....	29
Capítulo 4. Discusión.....	32
4.1 Desarrollo de <i>L. daturaphila</i> en plantas de <i>D. wrightii</i>	32

4.2 Variación entre familias de <i>L. daturaphila</i>	34
4.3 Supervivencia de escarabajos <i>L. daturaphila</i>	35
4.4 Desbalance de <i>L. daturaphila</i> provenientes de plantas de <i>D. wrightii</i>	38
Capítulo 5. Conclusiones	39
Literatura citada	40
Anexo	48

Lista de figuras

1	Defensa de las plantas contra insectos (AJ= ácido jasmónico, AS= ácido salicílico).....	4
2	<i>Lema daturaphila</i> y <i>Datura wrightii</i>	17
3	Ciclo de vida de <i>Lema daturaphila</i>	18
4	Ubicación de los cuatro sitios (puntos de color verde) de recolección de los escarabajos <i>L. datruaphila</i>	19
5	Planta de <i>Datura wrightii</i> y sus hojas con tricomas a) glandulares y b) no glandulares. Para las fotos de los tricomas se utilizó un microscopio estereoscópico marca Zeiss con un aumento de 20x.....	20
6	Contenedor tipo bisagra donde se mantenían a los escarabajos <i>L. daturaphila</i> . A la izquierda se muestra cómo se mantenían a los escarabajos por dentro. A la derecha se muestra al contenedor cerrado para evitar que los insectos escaparan.....	21
7	Contenedor tipo bisagra donde se mantenían a los escarabajos <i>L. daturaphila</i> junto a sus cuatro puestas correspondientes a cada réplica. A la derecha se muestra cómo se mantenían a los individuos dentro de las cajas de Petri, las cuales eran cerradas para que las larvas no se escaparan. Además, la caja fue reforzada con una liga para aumentar la seguridad.....	22
8	Trayectoria diaria en la acumulación del número de puestas de las 16 parejas de <i>L. daturaphila</i> provenientes de plantas de <i>D. wrightii</i> con fenotipo glandular (G) y no glandular (NG). A partir del día 14 se comenzó el conteo de las parejas 9-16.....	24
9	Trayectoria diaria en la acumulación del número de huevos de 15 parejas de <i>Lema daturaphila</i> provenientes de plantas glandulares de <i>D. wrightii</i> con fenotipo glandular (G) y no glandular (NG). La pareja número cinco fue excluida al no presentar puesta alguna durante los 12 días del ensayo preliminar.....	25
10	Comparación del ensayo preliminar y de los caracteres de historia de vida entre individuos de <i>L. daturaphila</i> asociados a plantas glandulares y no glandulares de <i>D. wrightii</i> . A) Número de puestas, B) Número de huevos, C) Esfuerzo reproductivo, D) Éxito de eclosión, E) Número de pupas, F) Número de adultos.....	28
11	Comparación de los caracteres de historia de vida entre las 15 familias de escarabajos <i>L. daturaphila</i> . A) Esfuerzo reproductivo, B) Éxito de eclosión, C) Número de pupas, D) Número de adultos.....	29
12	Probabilidad de supervivencia de larvas de <i>L. daturaphila</i> mantenidos con plantas glandulares (curva roja) y no glandulares (curva azul) de <i>D. wrightii</i> . Los símbolos + sobre las curvas indican los individuos que llegaron a la etapa adulta (datos censurados).....	30

13	Probabilidad de supervivencia de 15 familias de <i>L. daturaphila</i> desarrolladas en plantas de <i>D. wrightii</i> . Los símbolos + sobre las curvas indican los individuos que llegaron a la etapa adulta (datos censurados).....	31
14	Promedio del total acumulado de puestas de las 16 parejas de <i>L. daturaphila</i> . G= glandular, NG= glandular.....	48
15	Promedio del total acumulado de puestas de las 16 parejas de <i>L. daturaphila</i> . G= glandular, NG= glandular.....	48

Lista de tablas

1	Modificada de Jena et al. (2012), mostrando las diversas funciones de los tricomas en la naturaleza (las letras negritas representan las funciones de defensa de las plantas) TS: Tricomas simples; TSG: Tricomas Secretores Glandulares.....	5
2	Insectos herbívoros que atacan a plantas de <i>Datura wrightii</i>	7
3	Estudios en donde se ha utilizado como modelo de estudio al género <i>Datura</i> y los diversos insectos que se desarrollan sobre la planta.....	10
4	Prueba <i>post hoc</i> que muestra las comparaciones múltiples en el esfuerzo reproductivo (número de huevos) y el éxito de eclosión (número de larvas emergidas de los huevos) entre parejas de <i>L. daturaphila</i> . Las diferencias significativas son menores a 0.05.....	27

Capítulo 1. Introducción

La interacción entre plantas y herbívoros es considerada uno de los procesos ecológicos más importantes en la naturaleza. Se ha documentado que los herbívoros pueden consumir más del 15% de la biomasa producida anualmente, haciendo de la herbivoría, el principal conducto por el cual la energía ingresa a las redes alimentarias (Johnson, 2011). Se estima que alrededor del 80% del material vegetal consumido por los insectos, puede igualar, o ser mayor, a la biomasa vegetal consumida y reconstruida como productividad secundaria por los herbívoros vertebrados (Rehman et al., 2009). Al mismo tiempo, el consumo del tejido vegetal producido por los insectos provoca daños a la mayoría de las plantas, generando un impacto negativo en su supervivencia, crecimiento y reproducción. (Whitman, 2009).

Un gran número de especies de insectos dependen de las plantas en algún momento de su vida. En muchas especies, las hembras eligen y ovipositan sobre la planta donde se alimentarán y desarrollarán sus larvas. Además, dado que las plantas pueden diferir enormemente en la calidad nutricional y defensiva intrínseca, así como en los niveles de mortalidad extrínseca, es decir, a la muerte asociada a enfermedades y/o depredación (McCoy y Gillooly, 2008), se esperaría que la selección de la planta huésped tenga consecuencias significativas en el desarrollo y supervivencia de los insectos (Agosta, 2006). Así, el comportamiento, la alimentación, el apareamiento y la oviposición, están influenciados por señales relacionadas con las plantas (Carrasco et al., 2015). Como regla general, cada especie de planta posee más de una característica de defensa. Con base en las compensaciones de la asignación de recursos entre diferentes partes del cuerpo, las especies de plantas pueden tener varias características de defensa coexistiendo en diferentes individuos en lugar de invertir todas las características defensivas en uno solo (Gong y Zhang, 2014).

Belete (2019), estableció que los mecanismos de defensa de las plantas operan a distintos niveles, que van desde defensas externas, hasta complejas respuestas químicas que conducen al envenenamiento del atacante. La primera línea de defensa de las plantas está presente en la superficie al exhibir una enorme variedad de microtexturas y excrecencias unicelulares y multicelulares en la epidermis (Schoonhoven et al., 2005). Por otro lado, las plantas secretan compuestos químicos como flavonoides y fenólicos quienes, por ejemplo, juegan un papel importante como disuasivos en la oviposición de los insectos. Mientras que otras especies de plantas que sintetizan y liberan mezclas complejas de compuestos orgánicos volátiles (COVs), también resisten al proceso de oviposición de los insectos, haciendo que el daño sea mínimo (Chen, 2008). Se ha documentado que los componentes nutricionales de los tejidos

vegetales tienen un efecto sobre desarrollo y la supervivencia en los insectos. Los aminoácidos, por ejemplo, se utilizan en las etapas larvarias para el crecimiento y desarrollo, mientras que en los adultos, las proteínas se asignan en la reproducción y mantenimiento del cuerpo (Salgado y Saastamoinen, 2019). Como resultado, la interacción entre plantas e insectos es considerada como un sistema dinámico, sujeto a variaciones y cambios continuos. Las defensas que desarrollan las plantas para reducir el ataque de los insectos, y paralelamente los insectos que desarrollan estrategias para superar las barreras de las plantas, es la base de la teoría de coevolución propuesta por Ehrlich y Raven en 1964 (Mello y Silva, 2002). Esta teoría propone que dos especies evolucionan entre sí, es decir, que hay un cambio fenotípico recíproco en las especies que están interactuando debido a la selección natural recíproca impuesta por cada una de ellas (Futuyma, 2005). Este proceso, ha dado como resultado el desarrollo de un sistema de vigilancia en plantas que tienen la capacidad de detectar moléculas o señales asociadas a los herbívoros, así como patrones generales de daño celular y permitir el desarrollo de un sistema de protección (Abdul Rashid War et al., 2012). Simultáneamente, los insectos desarrollan un sistema de defensa contra las plantas como la desintoxicación y/o retención de compuestos tóxicos, o disuasión de las defensas impuestas por las plantas (Volf et al., 2015).

De acuerdo con Bernays y Chapman (1994) la preferencia de los herbívoros por las especies de plantas, se pueden dividir en insectos generalistas y especialistas. Los primeros, se desarrollan en una amplia variedad de plantas y poseen complejos mecanismos de adaptación. Mientras que los insectos especialistas, se crían en pocas especies de plantas, lo que ayudaría a que tuvieran una forma de adaptación más eficiente (Mello y Silva, 2002). La mayoría de estos insectos son especialistas, y suelen utilizar un número de huéspedes con fitoquímicos similares para colonizar un nuevo nicho (Bernays, 2001). Sin embargo, la noción de que los especialistas sean inmunes a las defensas de las plantas está muy extendida pero es incorrecta (Ali y Agrawal, 2012), ya que existe información en la que se ha evaluado el efecto negativo que causan las plantas sobre los herbívoros especializados (Berenbaum et al, 1989; Adler et al., 1995; Agrawal, 2003). Por lo tanto, se ha propuesto que los insectos especialistas pueden presentar diferentes grados de especialización para hacer frente a las defensas de las plantas (Volf et al., 2015). Los primeros son los insectos monófagos, y son aquellos que en la naturaleza se encuentran solo en una o pocas especies de plantas estrechamente relacionadas. Están los insectos oligófagos, quienes se alimentan de varias especies de plantas que pertenecen a la misma familia. Por último, se encuentran los insectos polífagos, los cuales se caracterizan por alimentarse de muchas especies de plantas pertenecientes a diferentes familias (Schoonhoven et al., 2005). De manera que, se esperaría que los herbívoros especialistas compartieran una historia evolutiva más íntima con sus plantas hospederas, al tolerar sus defensas y usarlas en su beneficio para desarrollar formas de reducir la depredación y el parasitismo más fácilmente, en

comparación con los herbívoros generalistas (Anderson et al., 2014). Sin embargo, acorde a lo mencionado por Ali y Agrawal (2012) y Mello y Silva (2002), existen algunos escenarios en los que los insectos especialistas y sus plantas hospederas podrían coevolucionar, como: 1) que los especialistas puedan llegar a ser tolerantes a las defensas de las plantas, y por lo tanto, no puedan beneficiarse de ellas; 2) que los insectos especialistas pueden maximizar su adecuación, protegiéndose de parasitoides y depredadores a través del secuestro de compuestos tóxicos de las plantas; 3) que las plantas reconozcan a los especialistas, y así defenderse adecuadamente, particularmente de aquellos con fuertes impactos en la adecuación de la planta.

Mecanismos y estrategias de defensa en plantas

Las plantas tienen mecanismos de defensa contra herbívoros que incluyen barreras físicas, producción de químicos tóxicos, y atracción de enemigos naturales (War et al., 2012). Las estructuras físicas son la primera línea de defensa de las plantas contra los ataques de insectos herbívoros (Belete, 2019). Estas defensas incluyen rasgos morfológicos y anatómicos que reducen el daño al disuadir a los herbívoros de alimentarse permitiendo así, la supervivencia, crecimiento y reproducción de la planta. Los rasgos físicos van desde tricomas, espinas, hojas rugosas o endurecidas, incorporación de minerales granulares en los tejidos (War et al., 2012), hasta cambios microscópicos en el grosor de la pared celular como resultado de la lignificación y la suberización (Belete, 2019).

Específicamente, los tricomas, derivado del griego “*trichos*” que significa pelo (Jena et al., 2012), son extensiones uni- o pluri- celulares de la epidermis de las plantas (Wagner y Wang, 2004). Los tricomas se pueden encontrar en las hojas, pétalos, tallos, peciolo, pedúnculos y cubiertas de semillas (Dai et al., 2010; Chaudhary et al., 2018). Se han descrito importantes funciones de los tricomas, entre los que destacan la reducción de la pérdida de agua, protección contra la radiación UV y defensa contra herbívoros (Tabla 1, Jena et al., 2012). De todas ellas, el papel que desempeñan los tricomas en la protección contra los herbívoros es la que ha sido más estudiada (Haberlandt, 1914; Donald, 1973). De acuerdo con Riddick y Simmons (2014), se han realizado estudios que determinan los efectos beneficiosos, neutrales o nocivos de los tricomas en la historia de vida de los insectos herbívoros y sus depredadores. Los parámetros de los rasgos de historia de vida típicamente estudiados incluían, tiempo de desarrollo, oviposición, depredación, defensa y supervivencia (Riddick y Simmons 2014). Todos son heredables y por lo tanto, están sujetos a la selección natural (Brown y Choe 2019).

Los tricomas también afectan mecánicamente al interferir con el movimiento de los insectos herbívoros en la superficie de la planta, reduciendo así, su acceso a la epidermis de las hojas (Chaudhary et al., 2018). Se ha registrado además, que las características morfológicas y mecánicas (densidad, tamaño, forma, textura de la superficie) de los tricomas, puede influir en muchos aspectos de la fisiología y ecología de las plantas (Wagner et al., 2004). Entre la diversidad morfológica de los tricomas se encuentran dos que particularmente llaman la atención en la defensa contra herbívoros. Estos son los tricomas glandulares y los no glandulares (Mayekiso et al., 2008; Bhatt et al., 2010; Kariyat et al., 2018). Los glandulares poseen una estructura secretora (i. e., glándula) por la cual exudan compuestos químicos como azúcares, flavonoides, terpenoides y alcaloides. Los metabolitos secundarios secretados impiden el ataque de los herbívoros (Núñez-farfán, 2020). Por el contrario, los no glandulares carecen de dicha glándula y no secretan compuestos químicos. Este tipo de tricomas pueden ser no ramificados o ramificados (también conocidos como *estelados*) (Núñez-farfán, 2020). Estos actúan principalmente como barreras mecánicas al restringir el movimiento y reducir el consumo por insectos, así como dañar su sistema digestivo (Mayekiso et al., 2008). Por lo que estas estructuras forman así, una combinación de defensas estructurales y químicas que pueden llegar a ser letales para los insectos y otros organismos (T. Shanower, 2014).

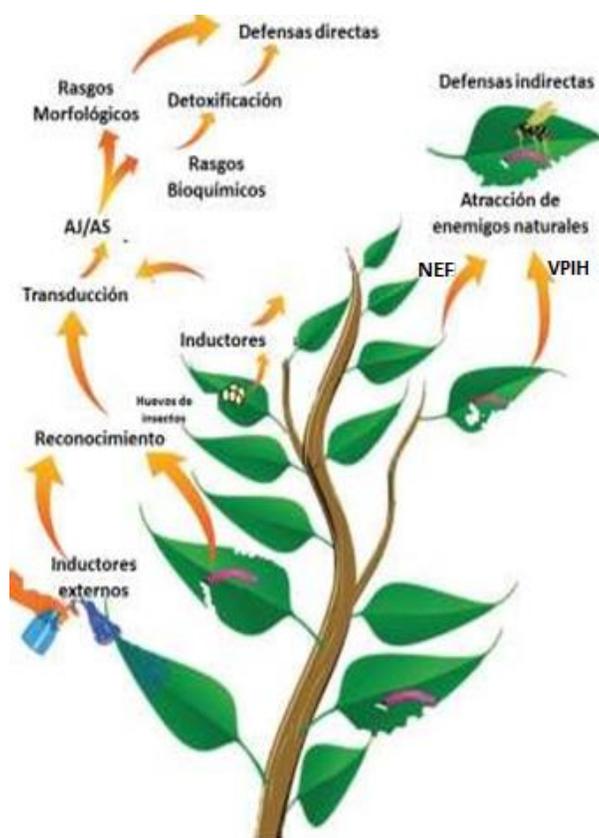


Figura 1. Defensas de las plantas contra insectos (AJ= ácido jasmónico; AS= ácido salicílico; NEF= Nectar extraflorar; VPIH= Volátiles de plantas inducidos por herbívoros) (War et al., 2018).

Tabla 1. Modificada de Jena, et al (2012), mostrando las diversas funciones de los tricomas en la naturaleza (las letras en negritas representan las funciones de defensa de las plantas) **TS:** Tricomas simples; **TSG:** Tricomas Secretores Glandulares.

Función	Tricoma	Referencia
Reducción en el movimiento de los insectos	TS y TSG	(Levin 1973); (Johnson 1975) ;(Kessier, et al.,2002)
Regulación de la temperatura	TS y TSG	(Johnson 1975) ;(Deli, et al., 1978)
Aumento del reflejo de la luz (incluido UV)	TS y TSG	(Ehleringer 1984)
Disminución de la pérdida de agua por la reflexión	TS y TSG	(Ehleringer 1984)
Reducción de la abrasión mecánica	TS y TSG	(Ehleringer 1984)
Protección de organismos filoplanos	TS y TSG	(Uphof 1962); (Kessier, et al., 2002)
Reducción de la humedad de la hoja	TS y TSG	(Beattie, et al, 1999)
Fotosíntesis reducida a través de la reflectancia	TS y TSG	(Brewer, et al. 1997)
Dispersión y establecimiento de semillas	TS y TSG	(Uphof 1962); (Werker 2000)
Homeóstasis epidérmica de Ca ⁺⁺	TS y TSG	(Johynson 1975); (Kelsey, et al., 1984) ;(Wollenweber 1984)
Recolección y dispersión de polen	TS y TSG	(Kennedy 2003)
Disuasión de insectos y herbívoros	TSG	(Johnson 1975); (Behnke 1984)
Inmovilización de insectos	TSG	(Werker 2000)
Toxicidad fúngica y bacteriana/nutrición	TSG	(Choi, et al., 2001) ; (Salt, et al., 1995); (Kupper, et al., 2000)
Atracción de polinizadores	TSG	(Werker 2000)
Secreción de iones y metales contaminantes	TSG	(Macías, et al., 1999); (Werker, 2000)
Retención de agua y disminución de la desecación	TSG	(Uphof 1962); (Werker 2000)
Alelopatía	TSG	(Macías, et al., 1999); (Werker, 2000)
Asistencia en el establecimiento de semillas	TS	(Sakai, et al., 1980); (Uphof 1962); (Werker 2000)
Absorción de agua y nutrientes	TS	(Johnson 1975)
Guía de polinizadores	TS	(Johnson 1975)

Algunas especies de plantas producen ambos tipos de tricomas. En algunos casos, dentro de la misma especie hay individuos que únicamente producen tricomas glandulares y otros que solo producen tricomas no glandulares, lo que resulta en un sistema conocido como polimorfismo (Dalin et al., 2008). La expresión polimórfica de tricomas glandulares y no glandulares resulta en diferentes niveles defensivos de la planta.

Estudios han mostrado que las plantas glandulares son dañadas en menor proporción por los herbívoros, o bien, pueden afectar en mayor medida el desempeño de los insectos que las consumen (Elle y Hare, 2000). Sin embargo, se ha encontrado que en diferentes plantas estos resultados pueden variar dependiendo de los herbívoros y su estado ontogenético. Un trabajo realizado por Kariyat et al. (2018), evaluó el efecto de los tricomas dimórficos de 11 especies de solanáceas sobre la capacidad de alimentación de las orugas de la especie *Manduca sexta*. El estudio sugirió que los tricomas no glandulares fueron más efectivos que los glandulares para disuadir el inicio de la alimentación por parte de las orugas de primer y segundo estadio. Sin embargo, no afectaron significativamente la capacidad de las orugas del tercer estadio para alimentarse, suscitando que la contribución de ambos tipos de tricomas en las etapas larvales avanzadas puede depender de los efectos posteriores al inicio de la alimentación.

El género *Datura*

Uno de los géneros de plantas en donde también se ha evaluado el papel defensivo de los tricomas contra los herbívoros, ha sido en el género *Datura* (Solanaceae), o popularmente conocido como “Toloache”. Este grupo engloba aproximadamente 14 especies consideradas nativas del continente americano, y en donde México, es un importante centro de diversidad del género (Luna-Cavazos y Bye, 2011). De acuerdo con Kariñho-Betancourt (2015), todas las especies del género *Datura* poseen tricomas, y se pueden dividir también en tricomas glandulares y no glandulares. Se ha documentado además que, existen especies que incluso presentan ambos fenotipos como *D. innoxia*, *D. ceratocaula*, *D. stramonium* y *D. wrightii* (Gómez-Nucamendi et al., 2016; Hassan et al., 2016; Van Dam y Hare, 1999). Estudios en estas especies han demostrado que algunas como *Datura stramonium*, *D. innoxia*, y *D. wrightii* son atacadas con frecuencia por insectos especializados como los escarabajos crisomélidos *Epitrix parvula* y *Lema daturaphila* (Coleoptera: Chrysomelidae) (Kariñho-Betancourt et al., 2015), así como por herbívoros generalistas como el saltamontes *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) (Nunez-Farfan y Dirzo, 1994). Aunado a ello, *Datura wrightii* también es consumida por insectos como el gusano del tabaco *Manduca sexta*, una especie de gorgojo (*Trichobaris compacta*; Coleoptera: Curculionidae), la chinche mirida, *Tupiocoris notatus* (Hemiptera: Miridae), y otros herbívoros especializados en plantas de la familia Solanaceae (Tabla 2, Hare y Elle, 2002; Kariñho-Betancourt et al., 2015).

Tabla 2. Insectos herbívoros que atacan a plantas de *Datura wrightii* (Hare y Elle, 2002).

Especies	Orden, Familia	Modo de alimentación
<i>Lema daturaphila</i> Kogan y Goeden	Coleoptera, Chrysomelidae	Elimina la lámina de la hoja, evitando las venas principales
<i>Manduca sexta</i> (Johansson)	Lepidoptera, Sphingidae	Elimina toda o parte de hojas enteras, incluyendo las venas
<i>Trichobaris compacta</i> (Casey)	Coleoptera, Curculionidae	Hace pequeños agujeros, principalmente en la base de la hoja
<i>Epitrix hirtipennis</i> y <i>E. subcrinita</i> (Melsheimer y Le Conte)	Coleoptera, Chrysomelidae	Hace pequeños agujeros, usualmente no perfora la hoja
<i>Tupiocoris notatus</i> (Distant)	Hemiptera, Miridae	Insecto chupador, quita el contenido de las células
<i>Empoasca sp.</i>	Homoptera, Cicadellidae	Perfora y mata a las células, causa áreas necróticas
<i>Bemisia argentifolii</i> Belows y Perring	Homoptera, Aleyrodidae	Perfora y mata a las células, quita el contenido celular
<i>Liriomyza trifolii</i> (Burgess)	Diptera, Agromyzidae	Larvas se alimentan de células foliares entre capas epidérmicas

1.1 Antecedentes

De los primeros estudios relacionados a la defensa en plantas del género *Datura*, se encuentra el de la pubescencia (Peter et al., 1995). Un rasgo importante contra la herbivoría impuesta por los insectos, en el que los tricomas más densos, prolongados y erguidos, se defienden mejor contra el ataque de los insectos (Núñez-farfán, 2020). La investigación realizada en torno a este sistema planta-herbivoría ha confirmado lo descrito anteriormente (Tabla 3). Por ejemplo, Valverde et al (2001) demostraron que la densidad de tricomas pertenecientes a las poblaciones de *Datura stramonium*, son un componente de resistencia a los insectos herbívoros. Sin embargo, estudios más recientes, como el realizado por Castillo et al (2013), menciona que las plantas con una alta densidad de tricomas también son más propensos a recibir mayor daño foliar.

Van Dam y Hare (1998b), establecieron que los tricomas, tanto glandulares como no glandulares, no confieren resistencia de manera universal a los insectos herbívoros. En su estudio, evaluaron a algunas especies de succionadores de savia (*Bemisia argentifolii*, *Trialeurodes vaporariorum* y *T. abutilonea*) quienes fueron incapaces de colonizar plantas glandulares de *Datura wrightii*, a diferencia de otras especies succionadoras como *Tupiocoris notatus*, donde sus larvas presentaron tasas de supervivencias más altas y periodos de desarrollo más cortos que en plantas no glandulares. Por otra parte, Ali y Agrawal (2012) demostraron que las poblaciones de plantas a menudo se distribuyen a lo largo de amplias áreas

geográficas, y por ende, están expuestas a diferentes comunidades de herbívoros tanto generalistas como especialistas. Se ha planteado que los rasgos defensivos son una barrera eficaz contra herbívoros generalistas, ya que pueden alimentarse de plantas alternativas. Por otro lado, los herbívoros especializados han desarrollado mecanismos para afrontar las defensas del hospedero (Castillo et al., 2014). Por ejemplo, se ha demostrado que los herbívoros especializados pueden usar alcaloides tropano como señales para la ubicación de las plantas. En *D. stramonium* se ha documentado que la escopolamina puede actuar como fagoestimulante para el escarabajo especialista *E. párvula* (Castillo et al., 2013). Similarmente, Hare (2005) encontró que los tricomas glandulares contienen una serie de fitoquímicos (ésteres de glucosa y ácidos grasos) que son tóxicos, y que pueden inhibir el crecimiento y supervivencia de una amplia variedad de insectos herbívoros. No obstante, halló que los efectos de los azúcares variaban ampliamente entre especies. En su trabajo, encontró que los tricomas glandulares de la especie *D. wrightii*, confirieron resistencia al reducir el proceso de herbivoría del escarabajo del tabaco (*Epitrix hirtipennis*) y *Trichobaris compacta* (una especie de gorgojo). En contraste, *Lema daturaphila* (su escarabajo especialista), provocó el mismo daño en plantas tanto glandulares como no glandulares.

Price et al. (1980) establecieron una hipótesis en donde plantearon que las estructuras defensivas de las plantas hacia los herbívoros podrían resultar de una selección equilibrada debido a los beneficios que generan dichas estructuras, y a los costos de los efectos perjudiciales sobre los enemigos naturales de los herbívoros. Gassmann y Hare (2005) probaron esta hipótesis al demostrar que el fenotipo glandular de la planta *D. wrightii*, impone un costo ecológico al disminuir las tasas de depredación por parte de los enemigos naturales de los herbívoros. En las especies estudiadas, *L. daturaphila* y *T. notatus*, la supervivencia resultó ser mayor en plantas glandulares en comparación con las no glandulares, cuando los enemigos naturales estaban presentes. Sin embargo, la supervivencia de ambas especies fue similar en ausencia de enemigos naturales, apoyando la idea de que los herbívoros podrían estar experimentando una selección natural para utilizar plantas glandulares que les proporcionen un espacio libre de sus enemigos.

En los últimos años se ha tratado de comprender sobre el mantenimiento de la variación genética en las defensas de las plantas. La teoría propone que los enemigos naturales tienen el potencial de mantener la variación genética entre los rasgos de resistencia al crear una selección negativa dependiente de la frecuencia (SDFN) (Garrido et al., 2016). Este régimen selectivo propone que los morfos raros son favorecidos sobre los comunes, es decir, se espera que las frecuencias en la morfología fluctúen como consecuencia de que la adecuación esté condicionada a la frecuencia, y que las morfologías raras tengan mayor adecuación en relación a las comunes (Dominguez et al., 2009). Goldberg et al (2019), demostraron

que la variación dentro de las poblaciones en la frecuencia de tricomas glandulares y no glandulares en *D. wrightii* se mantiene mediante selección negativa dependiente de la frecuencia. Además, se registró que el cambio en la frecuencia de los fenotipos se correlacionó con el daño infligido por dos herbívoros especialistas. Por un lado, *T. notatus* ocasionó un mayor daño a las plantas glandulares, y *L. daturaphila*, que provocó mayor daño a medida que aumentó la frecuencia del fenotipo no glandular. Por lo que dichos hallazgos sugieren que estos herbívoros contribuirían a equilibrar la selección en el dimorfismo de tricomas observados.

Los insectos han desarrollado diferentes patrones de asociación con las plantas hospederas, junto con diferentes estrategias de historia de vida para la explotación de sus hospederos (Mello y Silva., 2002). Dichas estrategias describen el ciclo de vida del organismo, es decir, como es que se forma, cómo funciona internamente o cómo se comporta, así como describir cuantitativamente las transiciones entre diferentes partes del ciclo de vida (Nylin, 2008; Pérez Mendoza y Zúñiga-Vega, 2010). Por lo general, incluyen factores tales como el número, tamaño, y sexo de la descendencia, momento de la reproducción, la edad y el tamaño a la madurez, así como el patrón de crecimiento y la longevidad, entre otros. Todos estos son heredados y por lo tanto, están sujetos a la selección natural (Brown y Choe, 2019). De acuerdo con Wagner (2018), los insectos tienen rasgos de historia de vida que los convierten en organismos ideales para estudios evolutivos. Poseen tiempos de desarrollo muy cortos que, al combinarse con su fecundidad, les da a los insectos el potencial de adaptarse (evolucionar) rápidamente. La investigación relacionada al desarrollo del ciclo de vida de los insectos sobre sus plantas hospederas, ha sido pobremente estudiado, y más aún, en plantas género *Datura*. Por ejemplo, Van Dam y Hare (1998a), estudiaron la actividad biológica de los tricomas glandulares y no glandulares de la especie *D. wrightii* en el desempeño y supervivencia de *M. sexta*, a través de la diferencia en el tiempo de desarrollo, tasa de alimentación y la oviposición. En dicho trabajo se encontró que, tanto la tasa de consumo, como el tiempo en el desarrollo de las larvas de *M. sexta*, fue mayor en plantas no glandulares en comparación con las glandulares. No obstante, no encontraron diferencias en la supervivencia de las larvas por parte de ambos fenotipos de *D. wrightii*. Otro estudio fue el realizado por Garrido (2004), en donde evaluó el efecto de la tolerancia de plantas de *D. stramonium* sobre el desarrollo individual de los individuos de *L. daturaphila*. La autora de dicha investigación encontró una correlación genética significativa entre la duración del desarrollo y el aumento en masa de las larvas, y la duración del desarrollo con la eficiencia de consumo y masa de los adultos. Lo cual sugiere que podría existir un compromiso (*trade-off*) entre la duración del desarrollo, la eficiencia y el tamaño de los adultos. Por lo tanto, dado que la eficiencia es un atributo de los insectos, la selección natural sobre la eficiencia podría afectar la evolución de las historias de vida de los herbívoros y así afectar la duración del desarrollo y el tamaño de los adultos.

Tabla 3. Estudios en donde se ha utilizado como modelo de estudio al género *Datura* y los diversos insectos que se desarrollan sobre la planta (Continúa).

Número de estudio	Autor(es)	Año	Revista	Planta	Campo o invernadero	Poblaciones	Presencia de herbívoro
1	Van Dam y Hare	1998	Ecological Entomology	<i>Datura wrightii</i>	Ambos	Cuatro	Si
2	Van Dam y Hare	1998	Journal of Chemical Ecology	<i>Datura wrightii</i>	Laboratorio	Dos	Si
3	Elle et al.	1999	Evolution	<i>Datura wrightii</i>	Laboratorio	Cinco	Si
4	Valverte et al.	2001	Journal of Evolutionary Biology	<i>Datura stramonium</i>	Ambos	Seis	Si
5	Hare y Elle	2001	Madroño	<i>Datura wrightii</i>	Campo	56	No
6	Hare y Elle	2002	Ecology	<i>Datura wrightii</i>	Laboratorio	Cinco	Si
7	Valverte et al.	2003	Journal of Evolutionary Biology	<i>Datura stramonium</i>	Ambos	Tres	No
8	Hare	2005	Journal of Chemical Ecology	<i>Datura wrightii</i>	Ambos	Una	Si
9	Gassman y Hare	2005	Oecología	<i>Datura wrightii</i>	Laboratorio	Una	Si
10	Garrido y Fornoni	2006	New Physiologist	<i>Datura stramonium</i>	Laboratorio	Una	Si
11	Carmona y Fornoni	2012	New Physiologist	<i>Datura stramonium</i>	Ambos	Una	Si
12	Castillo et al.	2013	Ecology Res	<i>Datura stramonium</i>	Campo	28	Si
13	Castillo et al.	2014	Plos One	<i>Datura stramonium</i>	Campo	Ocho	Si
14	Bustos et al.	2019	Arthropod Plant-Interactions	<i>Datura stramonium</i>	Laboratorio	Una	Si
15	Goldberg et al.	2019	Evolution Letters	<i>Datura wrightii</i>	Campo	37	Si

Tabla 3. Estudios en donde se ha utilizado como modelo de estudio al género *Datura* los diversos insectos que se desarrollan sobre la planta (Continúa).

Número de estudio	Tipo de herbívoro	Diferencias entre Glandular y No Glandular en daño	¿Se midió carácter defensivo?
1	Succionador (tres especies)	Diferencias significativas	Si
2	Masticador	Diferencias en el peso y el tiempo (en días) al llegar a prepupa	No
3	Masticador y minador	Diferencias en la mortalidad de plantas glandulares que las no glandulares	Si
4	No especifica	No aplica	Si
5	No aplica	La frecuencia de plantas G aumenta con la precipitación y disminuye con un nivel imitado	No
6	Masticador y succionador	Diferencias en la defoliación entre tipo de planta y herbívoro	Si
7	No aplica	No aplica	Si
8	Masticador y succionador	Diferencias de consumo entre plantas G que secretan ésteres de glucosa, y NG	Si
9	Masticador y succionador	Diferencias entre el tipo de planta y la presencia de enemigos naturales de los herbívoros	Si
10	Masticador	No aplica	Si
11	Masticador	No aplica	Si
12	Masticador	No aplica	SI
13	Masticador	No aplica	Si
14	Masticador	No aplica	Si
15	Masticador y succionador	No aplica	Si

Tabla 3 Estudios en donde se ha utilizado como modelo de estudio al género *Datura* los diversos insectos que se desarrollan sobre la planta (Continúa).

Número de estudio	Carácter defensivo se midió	Relación entre carácter y daño
1	Tricomas	Negativa
2	Tricomas, azúcares, alcaloides, fenoles	Negativa
3	Tricomas	Negativa
4	Tricomas	Negativa
5	Tricomas	No evaluado
6	Tricomas	Negativa
7	Crecimiento y resistencia	Variación genética entre poblaciones en cuanto a la resistencia
8	Tricomas, ésteres de glucosa	Los ésteres no ocasionaron un daño severo a los insectos
9	Tricomas	No hubo diferencias entre el daño y el tipo de planta
10	Tolerancia	No hay efecto entre la tolerancia y el daño a herbívoros
11	Tolerancia y Resistencia	Daño difiere entre herbívoros especialistas y generalistas
12	Tricomas, Alcaloides	Variación entre poblaciones de <i>Datura</i> relacionado al daño foliar
13	Tricomas, Alcaloides	Variación entre alcaloides y herbívoro (especialista o generalista)
14	Alcaloides	Negativa (alcaloides-supervivencia)
15	Tricomas	Daño no está correlacionado con los cambios dimórficos

Tabla 3 Estudios en donde se ha utilizado como modelo de estudio al género *Datura* los diversos insectos que se desarrollan sobre la planta.

Número de estudio	Efecto en la adecuación de la planta por el herbívoro	Efecto en la adecuación del insecto la planta
1	Efecto negativo	No evaluado
2	En ocasiones las larvas consumen toda la planta	Efecto significativo de las plantas glandulares
3	No hubo diferencias significativas entre ambos tipos	No evaluado
4	El fitness es mayor en poblaciones con mayor resistencia	No evaluado
5	No evaluado	No evaluado
6	Efecto en la producción de semillas por herbivoría	No evaluado
7	Crecimiento y resistencia	No evaluado
8	No evaluado	No hubo un daño significativo en las tres especies de insectos
9	No evaluado	Mayor efecto por parte de plantas glandulares
10	No evaluado	Resistencia afecta negativamente la supervivencia del insecto
11	Diferencias en la producción de frutos por presencia/asusencia de herbívoros	No evaluado
12	A mayor concentración de atropina y densidad de tricomas, reciben más daño	Rasgos defensivos en plantas no tuvieron efecto en los herbívoros especialistas
13	Los niveles de atropina no previenen el ataque de los herbívoros	No evaluado
14	No evaluado	Efecto de la escopolamina en la supervivencia
15	No evaluado	No evaluado

1.2 Justificación

La investigación realizada para comprender el papel de los tricomas en las interacciones planta-herbivoría ha sido variada e importante. Sin embargo, de acuerdo con Núñez-farfán (2020) aún se carece de total comprensión sobre ciertos aspectos de los tricomas. Por un lado, están los tricomas glandulares, que varían en los mecanismos por los cuales confieren resistencia como, efectos insecticidas, y/o repelentes, así como inhibidores de la alimentación u oviposición de los insectos herbívoros (T. Shanower, 2014). Este conocimiento ha ayudado a los programas de mejoramiento clásico, así como la ingeniería genética dirigida para optimizar la densidad y fisiología de los tricomas y facilitar la producción de aceites esenciales, o para protección de los cultivos (Glas et al., 2012). Por otro lado, están los tricomas no glandulares, que no solo protegen a las plantas de los estresores bióticos sino también de los abióticos (Dalin et al., 2008). Por lo que ambos fenotipos comprenden un sistema altamente complejo y que ha planteado desafíos en el desarrollo de variedades de plantas con resistencia a plagas de insectos o virus (War et al., 2018), y evitar enormes pérdidas económicas (Stokstad, 2019). Se considera que los insectos herbívoros son responsables de una quinta parte de la producción agrícola total del mundo anualmente (Dhaliwal, 2015). En México, las últimas encuestas nacionales agropecuarias, reportan pérdidas de más del 70% de las unidades de producción agropecuaria debida a causas climáticas, plagas y enfermedades (Zepeda, 2018; Roldán, 2019). En los sistemas agrícolas, existen parcelas que están compuestas de monocultivos, lo cual provoca un aumento en la vulnerabilidad a plagas, causando que los herbívoros puedan alimentarse de la planta sin ser afectado (Begoña, 2006). Por otro lado, los insectos son considerados uno de los mejores grupos debido a su enorme diversidad, y la cual es explicada por su pequeño tamaño corporal, alta movilidad, altas tasas reproductivas, metamorfosis y adaptabilidad a diversos climas (Akunne et al., 2013). A medida que los ecosistemas naturales y agrícolas enfrentan grandes desafíos ambientales, como pandemias en los cultivos, entender cómo los herbívoros responden a un sistema polimórfico de defensa nos ayudaría a comprender y planear mejores estrategias que coadyuven a la resistencia de cultivos. Además, ayudaría a comprender más a fondo la crisis ambiental que se está enfrentando actualmente, ya que la continua exploración está revelando cómo las interacciones ecológicas serán moldeadas por los cambios globales y cómo se podría mitigar potencialmente (Savary et al., 2019).

1.3 Hipótesis

Debido a que las plantas de *Datura wrightii* muestran una variación dimórfica en el tipo de tricomas (glandulares y estelados), y que tienen características que les confieren un valor defensivo diferente, se espera que afecten de manera distinta el desempeño (tanto en supervivencia como desarrollo) de su herbívoro especialista, *Lema daturaphila*.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

Evaluar el efecto de los tricomas glandulares y estelados de *Datura wrightii* en la supervivencia y desarrollo de escarabajos de la especie *Lema daturaphila*.

1.4.2 Objetivos específicos

- Analizar el efecto de los tricomas glandulares y no glandulares en los caracteres de historia de vida de *L. daturaphila*
- Evaluar la variación de los caracteres de historia de vida de *L. daturaphila* desarrollados en plantas de *D. wrightii*
- Evaluar la supervivencia de los individuos de *L. daturaphila* a través de los días a la adultez

Capítulo 2. Metodología

2.1 Sistemas de estudio

El escarabajo crisomélido, *Lema daturaphila* (Chrysomelidae), es conocido comúnmente como “escarabajo tri rayado de la papa” (Kogan y Goeden, 1970a). Los adultos presentan un cuerpo alargado, con la cabeza y el tórax por lo regular más angosto que los élitros. Las hembras regularmente son más grandes que los machos, siendo esta la única característica asociada con el dimorfismo sexual de la especie (Hernández, 2006). La parte dorsal presenta un color amarillo claro testáceo (forma típica) (Figura 2); sin embargo, existe un amplio gradiente de coloración que va desde el amarillo (forma clara) hasta el negro (forma melánica) (Garrido, 2004). Estos escarabajos también son conocidos por ser consumidores restringidos al grupo de plantas pertenecientes a la familia de las solanáceas, y mostrando una marcada preferencia alimenticia de plantas correspondientes al género *Datura* (Kogan y Goeden, 1970b).

Todo el ciclo de vida de este insecto se desarrolla sobre las plantas del género *Datura*, con excepción de la pupa. Los adultos emergen del suelo y rápidamente comienzan a aparearse utilizando a las plantas de *Datura* como hospederos (Hernández, 2006). Las hembras ovipositan en el envés de las hojas agrupadas en puestas que contienen de entre 5 y 30 huevos. Estos son de color amarillo ovoides de 1mm, y cubiertos con una sustancia pegajosa que se oscurece hasta el momento de la eclosión (Villanueva, 2019). La eclosión ocurre a los 4-5 días de ser puesto. Las larvas inician el consumo de tejido foliar de la planta, alcanzando su tamaño máximo a los 13 días (Garrido, 2004). *Lema daturaphila* presenta cuatro estadios larvales (Kogan y Goeden, 1970a). Durante el primer estadio, las larvas realizan pequeñas cavidades sobre la epidermis y parénquima superior; al alcanzar el segundo estadio, las larvas mastican todo el mesófilo consumiendo la totalidad de las hojas. Las larvas de los últimos estadios llegan a alimentarse de peciolo, frutos inmaduros y flores. Una vez completada la etapa larvaria, éstas se entierran para entrar a estadio de pupa. Los adultos regresan a alimentarse y reproducirse sobre la planta (Figura 3) (Garrido, 2004).

La especie *Datura wrightii* Regel (Solanaceae) es una hierba perenne autocompatible que se distribuye en lugares secos del suroeste de los Estados Unidos y norte de México (Bronstein et al., 2009). La temporada de crecimiento de esta hierba es de mayo a octubre anualmente (Figura 2). Las plantas pueden germinar de semilla o rebrotar de rizomas que permanecen inactivos todo el año (Bello-Bedoy, México, obs. pers.).

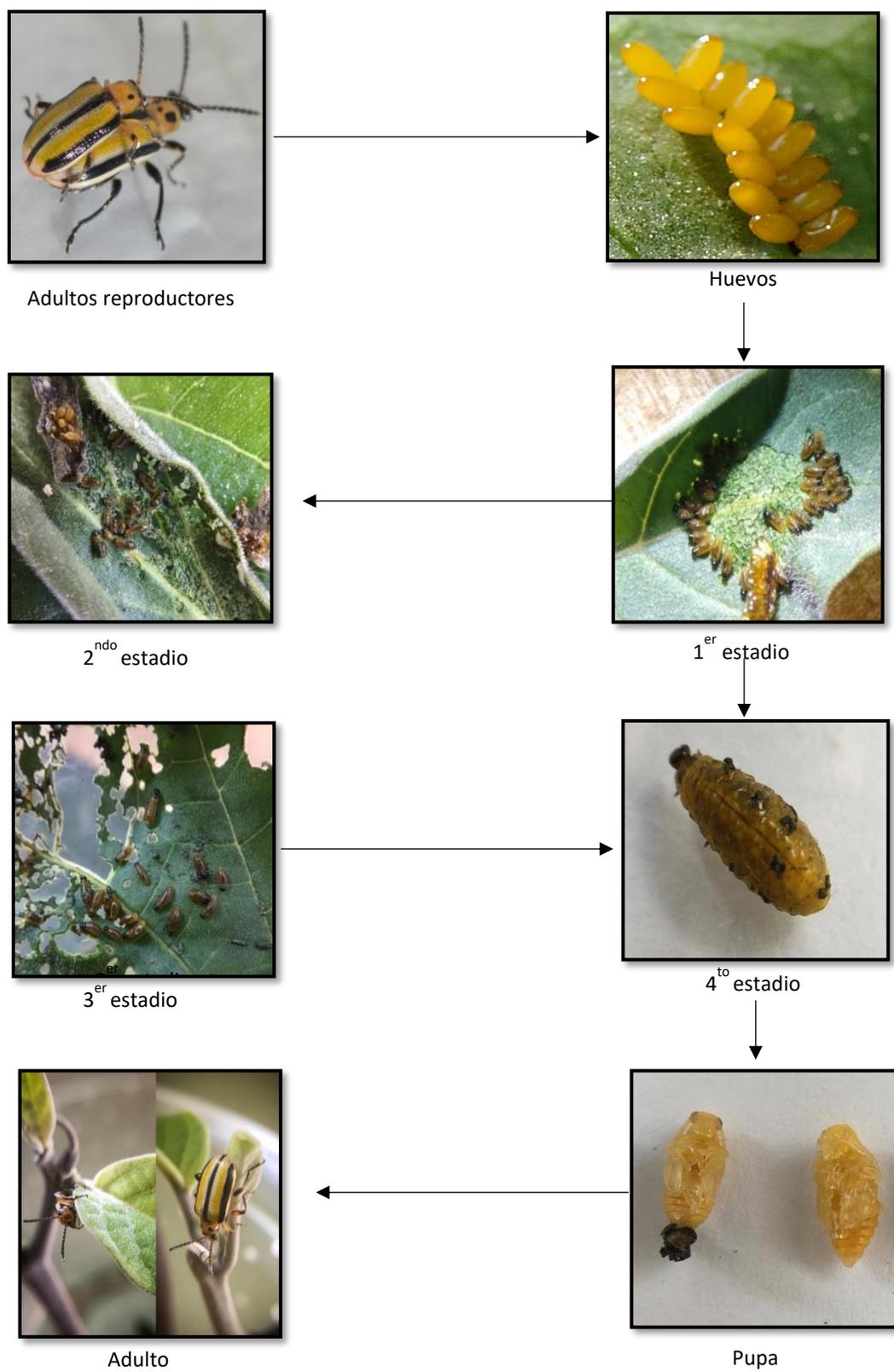


Figura 2. Ciclo de vida de *Lema daturaphila*

La época de floración ocurre entre abril y noviembre, produciendo flores blancas vistosas de 8-12 cm de largo. Las flores presentan antesis nocturna, y pueden permanecer abiertas por varias horas durante el día siguiente. Por la noche, las flores son polinizadas por esfíngidos de la especie *Manduca sexta* principalmente (Van Dam y Hare, 1998a). Dentro de las poblaciones de esta planta, los tricomas glandulares poseen una glándula secretora que les da una textura pegajosa. Mientras que otras plantas están cubiertas con una mayor densidad de tricomas con textura aterciopelada (Hare, 2005). Esta diferencia está bajo control de un solo gen, con la condición glandular (pegajosa) dominante sobre la no glandular (Hare y Elle, 2002).



Figura 3. *Lema daturaphila* y *Datura wrightii* (Naturalista, 2017)

2.2 Área de estudio

La recolección de los individuos se llevó a cabo en el municipio de Ensenada, Baja California, México (31°51'00''N y 116°37'30''O) (Figura 3). El sitio se caracteriza por presentar dos tipos de clima: 1) los templados húmedos, que se presentan en las partes altas de las sierras y, 2) los secos, que se localizan en el resto del municipio (INAFED, 2001). Existen además cuatro subtipos climáticos: 1) subtipo de clima seco templado, 2) subtipo de clima muy seco y cálido, 3) subtipo de climas muy secos y semicálido, y 6) subtipo de clima muy seco templado. La precipitación pluvial promedio anual es de 266.5 mm, pero varía según las regiones de desierto, costa y montañas (INEGI, 2017).

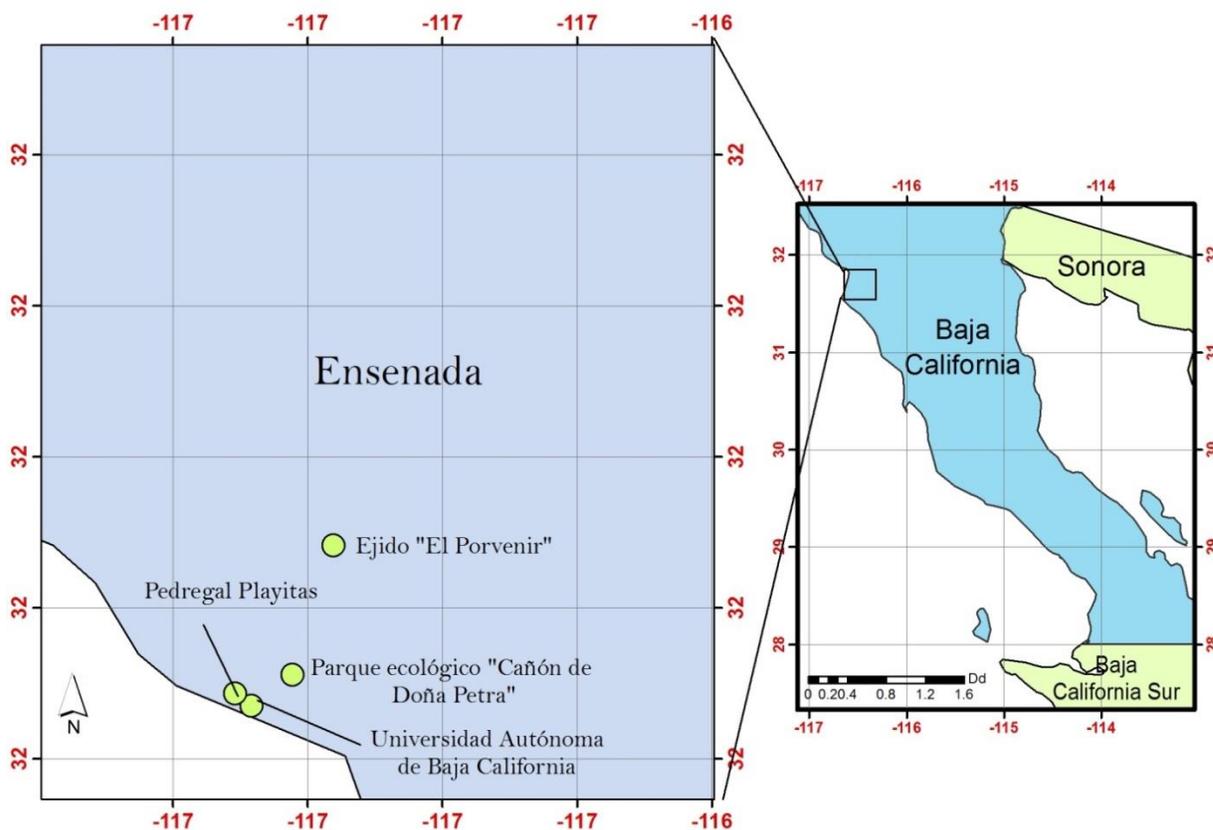


Figura 4. Ubicación de los cuatro sitios (puntos de color verde) de recolección de los escarabajos *L. daturaphila*

2.3 Recolección de ejemplares

Durante los meses de agosto y septiembre del año 2020, se realizaron seis visitas a distintos puntos del municipio de Ensenada para recolectar ejemplares de escarabajos de la especie *L. daturaphila* que se encontraban sobre las plantas de *D. wrightii*. Los sitios visitados fueron: L.A. Cetto, Valle de Guadalupe (32°07'12''N y 116°31'16''O), San Antonio de las Minas, Villa Juárez (32°00'06''N y 117°16'33''O), Pedregal Playitas (31°52'26''N y 116°39'37''O), Universidad Autónoma de Baja California, Sauzal (31°51'33''N y 116°39'24''O), Cañón de Doña Petra (31°53'52''N y 116°36'55''O) y el ejido "El Porvenir" (32°02'15''N y 116°39'52''O). Se recolectaron en total 16 parejas (4 parejas de plantas glandulares y 12 de plantas no glandulares) provenientes de cuatro sitios (Figura 4).

La recolección se realizó directamente por medio de una búsqueda exhaustiva sobre, y debajo de las hojas de la planta *D. wrightii* para ubicar a las parejas de escarabajos. Las parejas recolectadas fueron colocadas

dentro de contenedores de plástico de 14 oz, anotando la fecha de recolección, coordenadas y tipo de planta, es decir, qué tipo de tricomas presentaban las plantas (glandulares o no glandulares), verificándolas con el tacto y con una lupa 10x (Figura 5). Las parejas de escarabajos que fueron recolectadas se transportaron al insectario del Laboratorio de Genética y Evolución de la Universidad Autónoma de Baja California.

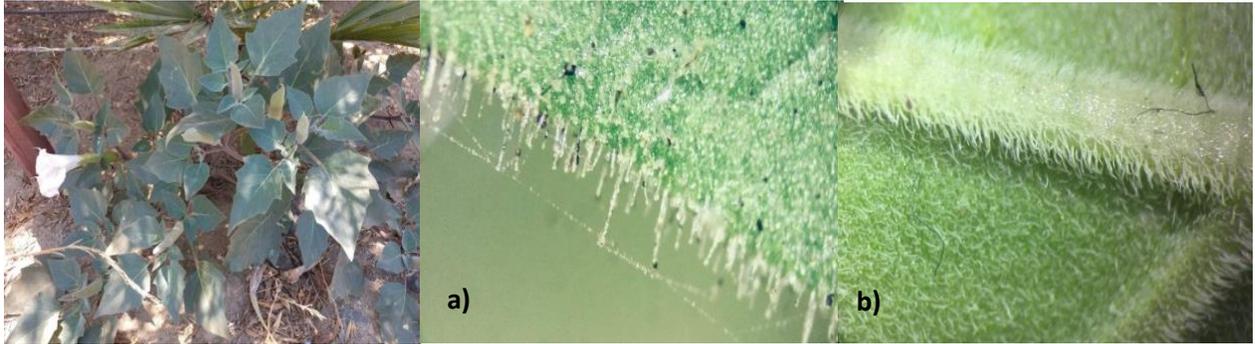


Figura 5. Planta de *Datura wrightii* y sus hojas con tricomas a) glandulares y b) no glandulares. Para las fotos de los tricomas se utilizó un microscopio estereoscópico marca Zeiss con un aumento de 20x.

2.4 Crecimiento de individuos

Las 16 parejas de escarabajos fueron mantenidas bajo condiciones controladas de temperatura (20 a 25°C), humedad relativa (70%) y utilizando luz natural. Cada pareja fue colocada en un contenedor transparente tipo bisagra de 14 oz, con medidas de 13x13x8cm y 13cm de diámetro. Cada pieza fue perforada de la parte superior con cinco orificios para mantener el flujo de oxígeno. Dentro de cada contenedor se colocó como base un pedazo de papel estraza, y cuando era necesario, un trozo de algodón para mantener la humedad. Diariamente, los contenedores fueron rociados con agua utilizando un atomizador comercial. Así mismo, los insectos fueron alimentados con hojas de *D. wrightii*, de acuerdo con el fenotipo donde originalmente se recolectaron, es decir, las cuatro parejas procedentes de plantas glandulares fueron mantenidas con hojas glandulares, y las 12 parejas provenientes de plantas no glandulares, con hojas con fenotipo no glandular. Posteriormente, los contenedores fueron etiquetados con la misma información de su recolección (sitio de recolección, fenotipo de la planta y fecha de recolección). El tejido foliar era cambiado cada dos días por una hoja fresca de aproximadamente 3-8 cm de largo, y proveniente de las plantas ubicadas dentro de la Universidad Autónoma de Baja California. El tejido foliar fue recolectado una misma planta para toda la fase de crecimiento y la experimental, es decir, una planta de *D. wrightii* con tricomas glandulares y otra con tricomas no glandulares (Figura 6).

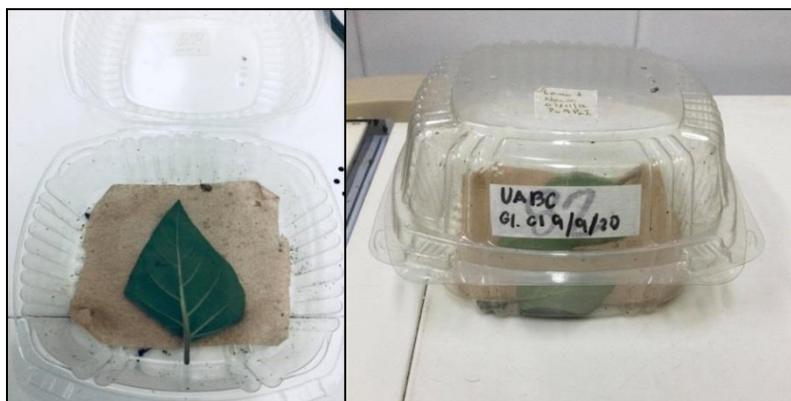


Figura 6. Contenedor tipo bisagra donde se mantenían a los escarabajos *L. daturaphila*. A la izquierda se muestra cómo se mantenían a los escarabajos por dentro. A la derecha se muestra al contenedor cerrado para evitar que los insectos escaparan.

Las 16 parejas de *L. daturaphila* fueron sometidas a un proceso de aclimatación a las condiciones de laboratorio mediante un proceso de crianza con el propósito de observar cuál era el comportamiento de oviposición reflejado en el número de puestas y el número de huevos dentro de cada puesta. Dicho registro se realizó por un periodo de 26 días y de manera desfazada, puesto que las 16 parejas de escarabajos no fueron recolectadas en la misma fecha. Inicialmente, se registraron los datos del número de puestas y número de huevos por puesta de ocho parejas; ya en el quinceavo día, se comenzó el registro del número de puestas y número de huevos de las ocho parejas restantes que fueron recolectadas un día anterior. Para el conteo de puestas y número de huevos se utilizó un microscopio estereoscópico marca Zeiss. Simultáneamente, cada puesta fue separada y colocada dentro de una caja de Petri de plástico de 100x15 mm y siendo etiquetada con el número de puesta y de la pareja correspondiente. Una vez que los huevos eclosionaron, las larvas fueron alimentadas diariamente con hojas frescas de aproximadamente 3-8 cm de largo, y hasta el día en el que pasaron a la fase de pupa. Posteriormente, una vez que se llegaron a la fase adulta, fueron trasplantados a los contenedores tipo bisagra de 14 oz con las mismas características antes mencionadas.

2.5 Diseño experimental: efecto de tricomas glandulares y no glandulares en *L. daturaphila*

Una vez que el proceso de aclimatación concluyó, se prosiguió a evaluar el efecto de los tricomas glandulares y no glandulares de *D. wrightii* sobre los caracteres de historia de vida y la supervivencia en los escarabajos *L. daturaphila*. El primero fue el esfuerzo reproductivo, reflejado con el número de huevos

por cada pareja. El siguiente fue el éxito de eclosión, que corresponde al número de larvas que emergieron de los huevos. Posteriormente se registraron el número de larvas que llegaron a pupa, y el número de individuos que llegaron a la fase adulta para evaluar la supervivencia de los escarabajos. Cada puesta recolectada fue colocada dentro de una caja Petri de plástico de 10x15 mm, y encima de hojas de plantas de *D.wrightii* de entre 3-8 cm de largo. Dentro de cada caja se colocó un trozo de papel estroza, y diariamente era rociado con agua utilizando un atomizador comercial (Figura 7).



Figura 7. Contenedor tipo bisagra donde se mantenían a los escarabajos *L. daturaphila* junto a sus cuatro puestas correspondientes a cada réplica. A la derecha se muestra cómo se mantenían a los individuos dentro de las cajas de Petri, las cuales eran cerradas para que las larvas no se escaparan. Además, la caja fue reforzada con una liga para aumentar la seguridad.

El tejido foliar fue recolectado de plantas glandulares y no glandulares que se hallaban dentro del campus de la Universidad Autónoma de Baja California. Una vez que las larvas eclosionaron, fueron alimentadas diariamente con hojas frescas de plantas con fenotipo glandular y no glandular, respectivamente. De septiembre a octubre, tanto los adultos como las larvas se mantuvieron en las condiciones de temperatura entre 20 a 25°C, humedad relativa de 70% y bajo luz natural. Durante los meses de noviembre y diciembre, esta temperatura se alcanzó utilizando un calefactor, y combinando el fotoperiodo con luz natural y luz controlada (12:12). Para este último, se utilizaron seis tubos LED de 120 cm y 20 Watts de potencia montadas en una tabla. Diariamente se registró el número de huevos colocados por cada una de las parejas de *L. daturaphila*, número de larvas emergidas, así como el número de días entre estadios desde el 1^{er} estadio hasta la fase adulta. El experimento concluyó hasta que todos los individuos llegaron a la fase adulta.

De 64 puestas esperadas (cuatro puestas por las 16 familias de escarabajos), 52 fueron obtenidas en total por 15 familias de escarabajos. La pareja número 7 tuvo dos puestas, las parejas 1 y 5 únicamente tuvieron una puesta durante el periodo experimental, y la pareja 8 feneció antes de iniciar dicha fase de experimentación. Específicamente, 13 puestas procedieron de cuatro parejas de plantas glandulares, y 39 puestas provenientes de las 11 parejas recolectadas de plantas no glandulares.

2.6 Análisis estadístico

Oviposición

Con el propósito de evaluar diferencias en el comportamiento de oviposición de las 16 parejas de *L. daturaphila* entre plantas glandulares y no glandulares de *D. wrightii*, se realizó una prueba de la U de Mann-Whitney, utilizando como variables de respuesta el número de puestas y número de huevos por puesta. Previo a la prueba, se realizaron las pruebas de Shapiro-Wilk para confirmar la normalidad de los datos y test de Levene para corroborar la homogeneidad de varianzas. Estos análisis estadísticos se realizaron con el lenguaje de programación R 4.0.3.

Experimento. Caracteres de historia de vida y supervivencia

Para determinar si existieron diferencias en los caracteres de historia de vida de las familias de *L. daturaphila* alimentadas con plantas glandulares y no glandulares, se realizó una prueba de U de Mann-Whitney. Las variables de respuesta utilizadas fueron, el número de huevos, número de larvas emergidas, número de pupas y número de adultos. Para determinar si existieron diferencias en los caracteres de historia de vida entre las familias de *L. daturaphila*, se realizó una prueba de Kruska-Wallis. Posteriormente, con el fin de conocer qué parejas difirieron significativamente, se aplicó el estadístico de Dunn. Por otro lado, para el análisis de supervivencia se utilizó una comparación de las curvas de supervivencia de Kaplan-Meier mediante un análisis de Log-Rank, con un nivel de significancia del 95%. Estas curvas evalúan la probabilidad de supervivencia en función del tiempo de observación del bioensayo. El análisis de los datos se realizó utilizando el lenguaje de programación R 4.0.3.

Capítulo 3. Resultados

3.1 Comportamiento de oviposición

Las parejas de *L. daturaphila* provenientes de plantas glandulares y no glandulares de *D. wrightii*, no mostraron diferencias significativas en cuanto al número de puestas ($W= 40$, $p= 0.059$, $n= 16$), ni en el número de huevos por puesta ($W= 31$, $p= 0.44$, $n= 16$) en condiciones ambientales controladas (Figuras 10a y 10b). Sin embargo, si se observó una variación en el número de puestas a lo largo de la etapa observacional. El promedio semanal del número de puestas de las parejas que primeramente fueron recolectadas (1-8) fue 4.84 ± 1.9 , mientras que el promedio semanal de las ocho familias que posteriormente se recolectaron (9-16) fue de 4.5 ± 1.8 . En el gráfico de la figura ocho se puede observar que la pareja número dos, procedente de plantas glandulares, fue quien mostró una trayectoria ascendente de oviposición, alcanzando un máximo de 36 puestas. En el gráfico número 14 (Anexos), se aprecia otra perspectiva de estos resultados, al mostrar el promedio acumulado de puestas de cada una de las 16 parejas a lo largo de 26 días.

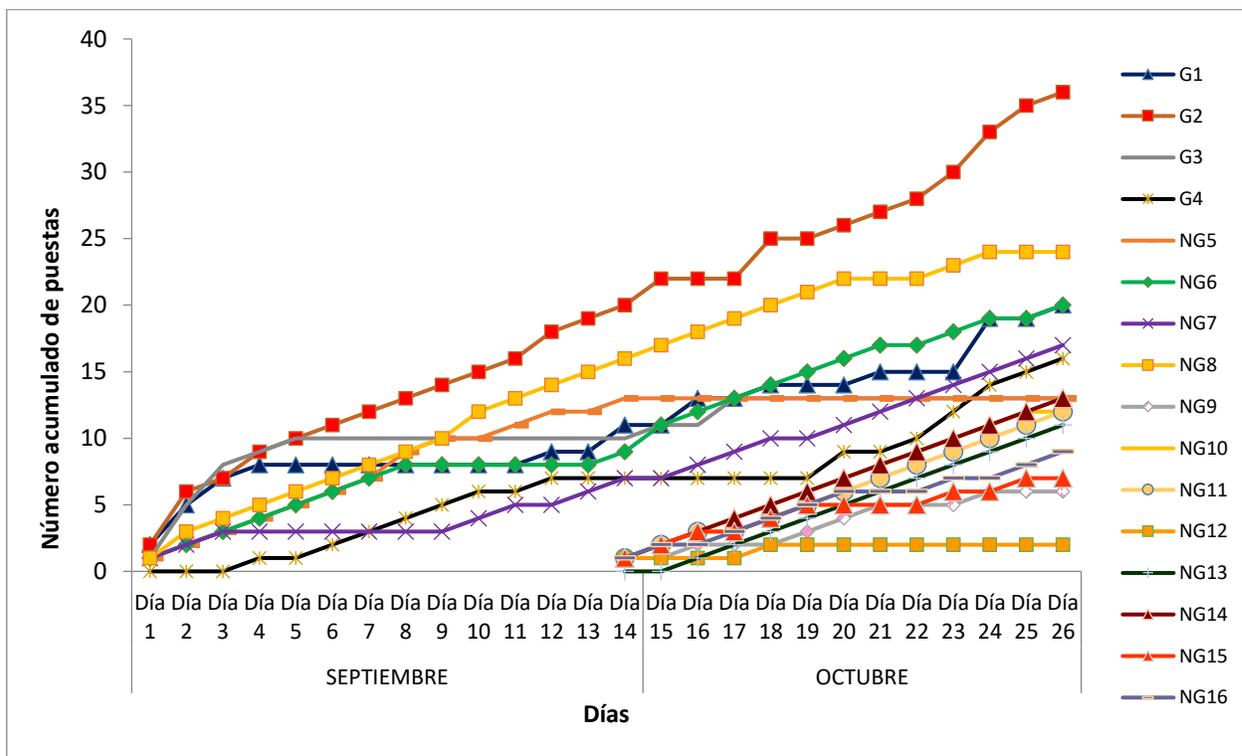


Figura 8. Trayectoria diaria en la acumulación del número de puestas de las 16 parejas de *L. daturaphila* provenientes de plantas de *D. wrightii* con fenotipo glandular y no glandular. A partir del día 14 se comenzó el conteo de las parejas 9-16. “G” corresponde a glandular y “NG” a no glandular, a un lado se muestra en número de pareja.

La trayectoria total acumulada del número de huevos por cada una de las parejas de *L. daturaphila* también fue variable. La pareja número dos, procedente de plantas glandulares, fue la que produjo un mayor número de huevos dentro de cada puesta. Por otro lado, la pareja número cinco, proveniente de plantas no glandulares, no tuvo puestas durante dicho periodo, por lo que fue excluida del gráfico (Figura 9). Aunado a lo anterior, el gráfico número 15 (Anexos), muestra el promedio acumulado de huevos de cada una de las 16 parejas de *L. daturaphila* a lo largo de 12 días. El promedio del número de huevos al final del periodo de observación fue de 238.25 ± 165.18 de las parejas procedentes de plantas glandulares, mientras que las parejas originarias de plantas no glandulares colocaron en promedio 156.6 ± 87 huevos, que fue 34% mejor en relación con el de las plantas no glandulares.

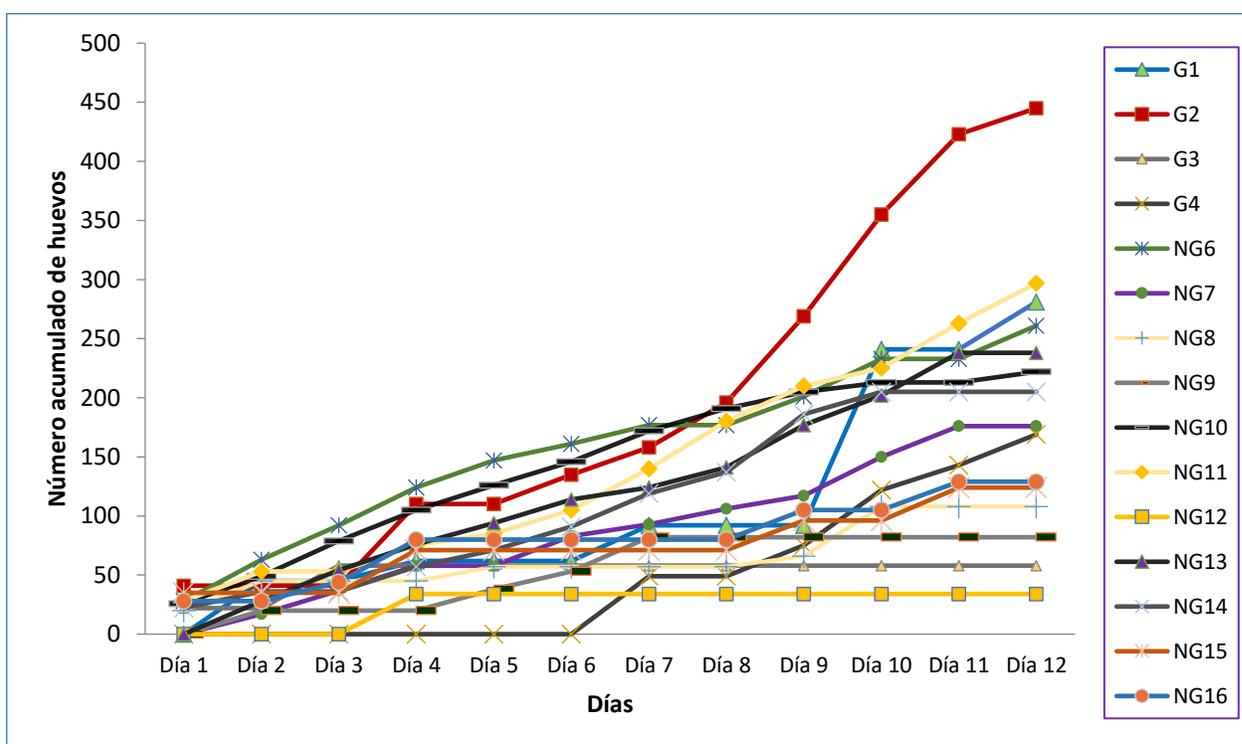


Figura 9. Trayectoria diaria en la acumulación del número de huevos de 15 parejas de *L. daturaphila* provenientes de plantas de *D. wrightii* con fenotipo glandular y no glandular. La pareja número cinco fue excluida al no presentar puesta alguna durante los 12 días de observación. "G" corresponde a glandular y "NG" a no glandular, a un lado se muestra el número de cada pareja de escarabajo.

3.2 Efecto de los tricomas sobre los caracteres de historia de vida de *L. daturaphila*

Los resultados obtenidos del experimento indicaron de manera general que, en la progenie proveniente de las cuatro parejas recolectadas en plantas glandulares, y mantenida con hojas de plantas glandulares,

no se encontró un efecto significativo en los rasgos de historia de vida impuesto por los tricomas de *D. wrightii*. Por otro lado, la progenie procedente de las 11 parejas recolectadas en plantas no glandulares, y que se desarrollaron con hojas de plantas no glandulares, tampoco presentó un efecto significativo en los rasgos de historia de vida por parte de los tricomas de *D. wrightii*.

El número promedio de huevos por puesta no mostró diferencias significativas entre parejas alimentadas de plantas glandulares (1-4) y no glandulares (5-16) de *D. wrightii* ($W= 241.5$, $p= 0.80$, $n=15$). El número de huevos promedio (\pm error estándar) por puesta de las parejas de plantas glandulares fue de 24.16 ± 6.60 , mientras que el número de huevos promedio para las parejas de plantas no glandulares fue de 25 ± 11 (Figura 10c). En cuanto al éxito de eclosión, los análisis estadísticos tampoco detectaron diferencias significativas en el número de larvas emergidas entre individuos alimentados con plantas glandulares y no glandulares de *D. wrightii* ($W= 271$, $p= 0.71$, $n=15$). El número de larvas promedio (\pm error estándar) fue de 19.66 ± 5.9 para las familias de plantas glandulares, y para las no glandulares, fue de 19.55 ± 10.30 (Figura 10d). Así mismo, no se encontraron diferencias significativas en el número de larvas promedio (\pm error estándar) que llegaron a fase de pupa entre plantas glandulares y no glandulares ($W= 188$, $p= 0.16$, $n=15$). El número promedio de pupas alcanzadas (\pm error estándar) por las larvas alimentadas de plantas glandulares fue de 1.5 ± 1.56 , mientras que el promedio de las que fueron alimentadas con plantas no glandulares fue de 3 ± 2.95 (Figura 10e). Los análisis estadísticos revelaron que el número de pupas de *L. daturaphila* que pasaron a la etapa adulta, no fue significativo ($W= 291$, $p= 0.28$, $n= 15$) entre individuos alimentados de plantas glandulares y no glandulares de *D. wrightii*. El número de adultos promedio (\pm error estándar) que sucedió de las pupas mantenidas con plantas glandulares, fue de 1 ± 1.43 , y para aquellos mantenidos con plantas no glandulares, fue de 1.82 ± 1.99 (Figura 10f).

3.3 Variación en los caracteres de historia de vida de *L. daturaphila*

Los resultados del análisis de Kruskal-Wallis mostraron diferencias significativas entre las 15 parejas en cuanto al número de huevos promedio por puesta de *L. daturaphila* ($KW= 25.16$, $g.l.=14$, $p= 0.033$, $n= 15$). El rango de variación del número promedio de huevos fue de entre 28.7 para las parejas número nueve y uno; la pareja número cinco también obtuvo el mismo valor que la uno. Esto resulta una diferencia del 27% entre los extremos. La pareja número nueve puso en promedio mayor número de huevos, mientras que el esfuerzo reproductivo de las parejas uno y cinco, fue menor (Figura 11a). Así mismo, el número de larvas que emergieron de los huevos colocados, mostraron diferencias significativas entre las 15 parejas

(KW= 31.48, g.l.= 14, p= 0.0047, n= 15). La pareja número nueve puso en promedio un número mayor de huevos, mientras que el esfuerzo reproductivo de las parejas número uno y cinco, fue menor (Figura 11a). Por otra parte, el número de larvas que emergieron de los huevos colocados mostraron diferencias significativas entre las 15 parejas (KW= 31.48, g.l.= 14, p= 0.0047, n= 15). Los huevos puestos por la pareja número nueve presentaron un mayor éxito de eclosión en comparación a los colocados por la pareja número seis, quien tuvo el menor éxito de eclosión (Figura 12b). Posteriormente, la prueba *post hoc* de Dunn señaló que, de las 15 parejas evaluadas, nueve parejas difirieron entre sí significativamente en el esfuerzo reproductivo (número de huevos colocados). Mientras que la misma prueba indicó que, de 15 parejas evaluadas, 11 parejas difirieron entre sí significativamente en el éxito de eclosión (número de larvas emergidas) (Tabla 4). El número promedio de larvas que llegaron a la fase de pupa, y número de adultos sucedidos de la fase de pupa, no mostraron diferencias significativas entre las 15 parejas de *L. daturaphila* (Pupas: KW= 16.24, g.l.= 14, p= 0.29, n=15; Adultos: KW= 21.20, g.l.= 14, p= 0.096, n= 15; Figura 11c y 11d).

Tabla 4. Prueba *post hoc* que muestra las comparaciones múltiples en el esfuerzo reproductivo (número de huevos) y el éxito de eclosión (número de larvas emergidas de los huevos) entre parejas de *L. daturaphila*. Las diferencias significativas que se muestran son menores a 0.05.

Contraste entre parejas	P-valor del esfuerzo reproductivo	Contraste entre parejas	P-valor del éxito de eclosión
10 difiere con la 11	0.058	11 difiere con la 6	0.007
10 difiere con la 15	0.041	15 difiere con la 6	0.006
16 difiere con la 7	0.045	10 difiere con la 9	0.013
14 difiere con la 9	0.009	12 difiere con la 9	0.005
1 difiere con la 9	0.021	13 difiere con la 9	0.008
3 difiere con la 9	0.006	16 difiere con la 9	0.014
5 difiere con la 9	0.023	6 difiere con la 9	0.001
6 difiere con la 9	0.004	5 difiere con la 9	0.025
		4 difiere con la 9	0.048
		3 difiere con la 9	0.019
		1 difiere con la 9	0.025

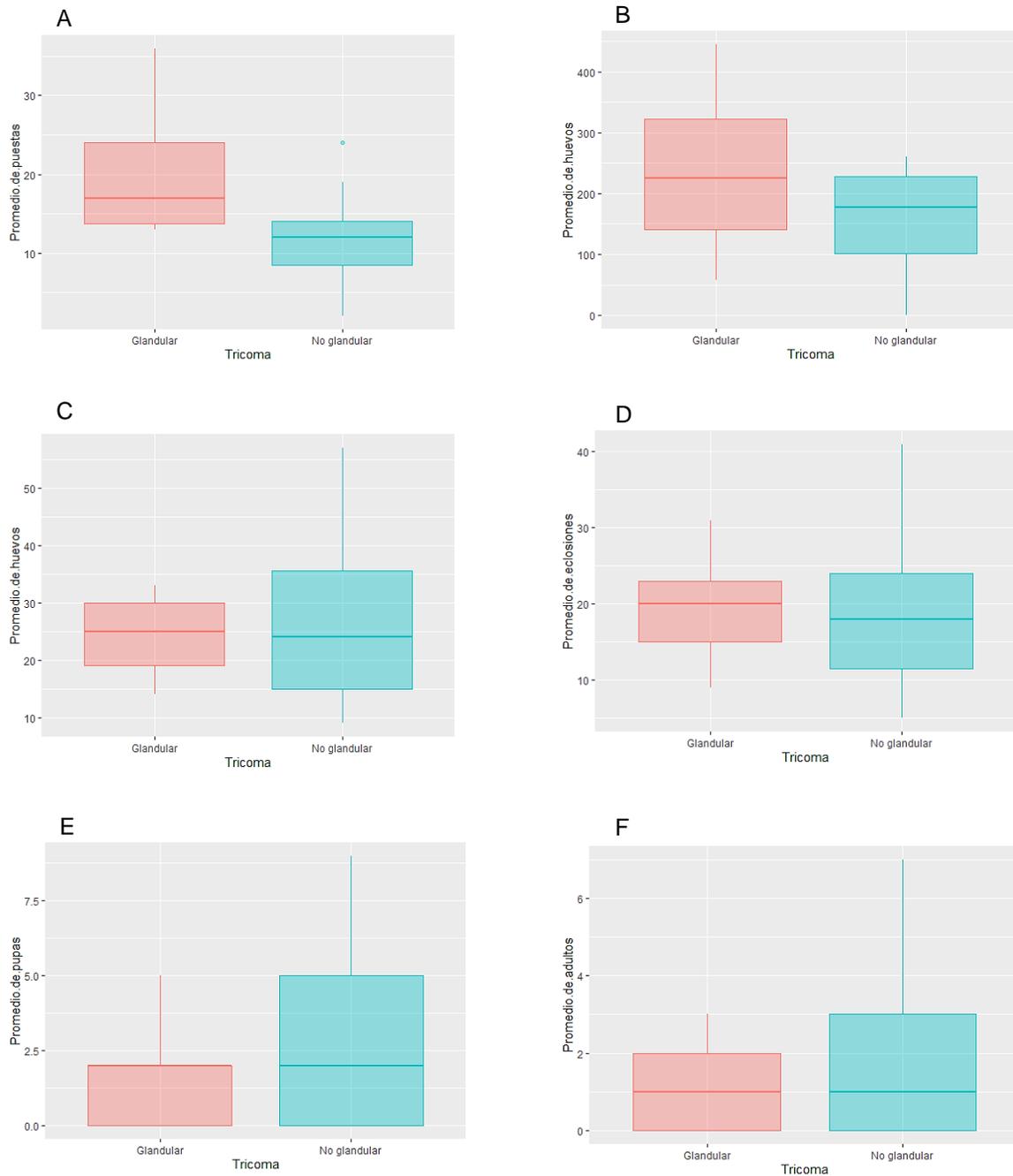


Figura 10. Comparación del comportamiento de oviposición y de los caracteres de historia de vida entre individuos de *L. daturaphila* asociados a plantas glandulares y no glandulares de *D. wrightii*. A) Número de puestas. B) Número de huevos. C) Esfuerzo reproductivo. D) Éxito de eclosión. E) Número de pupas. F) Número de adultos

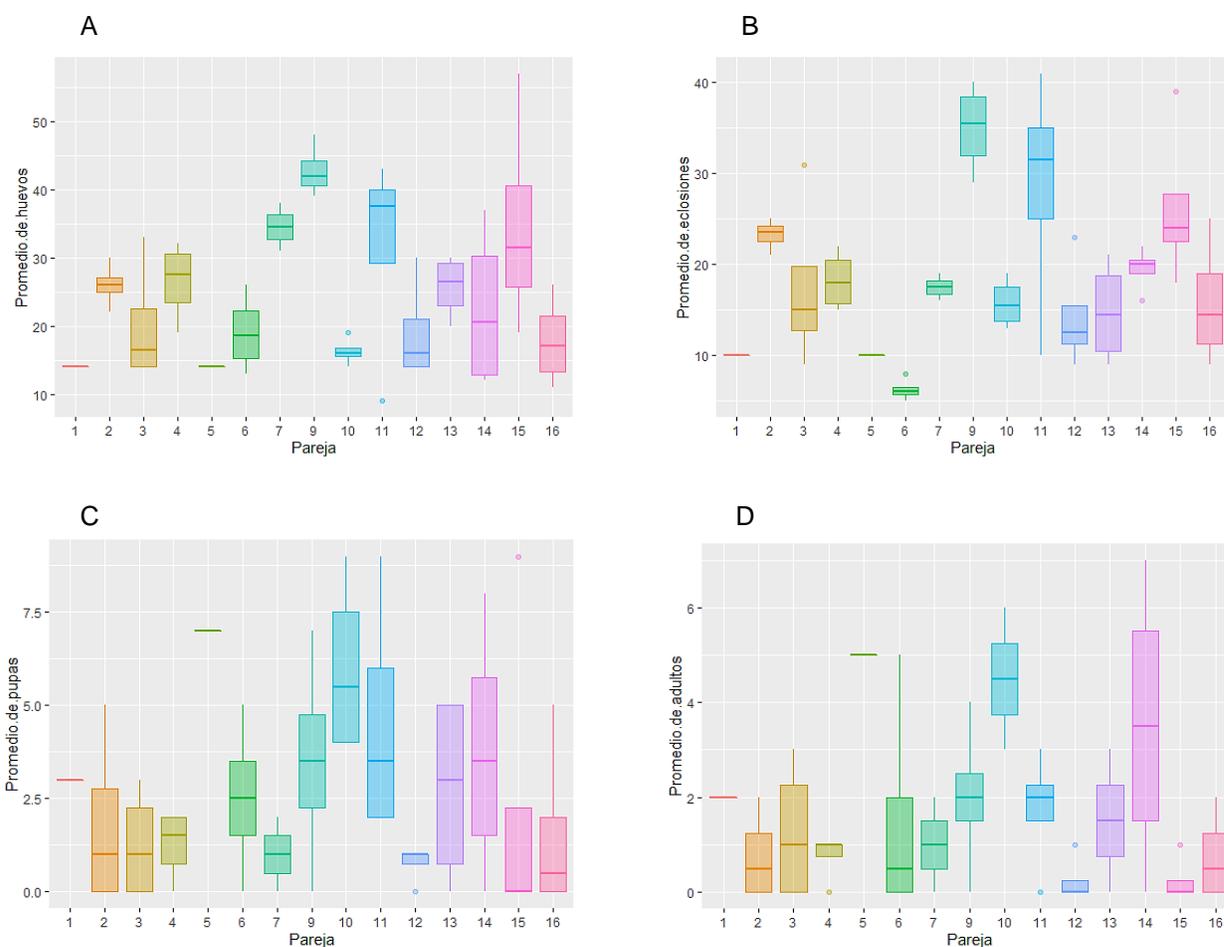


Figura 11. Comparación de los caracteres de historia de vida entre las 15 familias de escarabajos *L. daturaphila*, mantenidas con plantas de *D. wrightii*. A) Esfuerzo reproductivo. B) Éxito de eclosión. C) Número de pupas. D) Número de adultos

3.4 Análisis de supervivencia

La probabilidad de supervivencia se analizó para un total de 970 individuos provenientes de 15 parejas de escarabajos. Las curvas de supervivencia Kaplan-Meier no mostraron diferencias significativas entre los individuos de *L. daturaphila* desarrollados en plantas glandulares y no glandulares de *D. wrightii* (Log-Rank, $\chi^2 = 1.7$, g.l. = 1, $p = 0.2$, $n = 970$). En la figura 13 se observan las curvas Kaplan-Meier, mostrando una tendencia por parte de las larvas alimentadas con plantas glandulares a morir antes que las larvas mantenidas con plantas no glandulares. Se observa que, del primer día al treceavo, hubo una pequeña diferencia en cuanto al número de individuos que morían. Sin embargo, las curvas de supervivencia se traslapan a partir del día 14, indicando un número similar de muertos, y de individuos que llegaron a la

etapa adulta (representado por el símbolo +). Por otra parte, el análisis realizado entre la progenie procedente de las 15 parejas de *L. daturaphila*, si mostró diferencias significativas (Log-Rank, $X^2= 79.2$, g.l.= 14, $p<0.0001$, $n= 970$). En la figura 12, se observa la tendencia de cada una de las curvas, representadas por cada familia de escarabajos, una variabilidad marcada en cuanto al tiempo en la mortalidad de las larvas a través de los días, y las que sobrevivieron llegando a la etapa adulta (representado con el símbolo +). Aunado a ello, en ambas gráficas (Figura 12 y 13) se puede apreciar una variación en el tiempo en el que los organismos alcanzaron la etapa adulta.

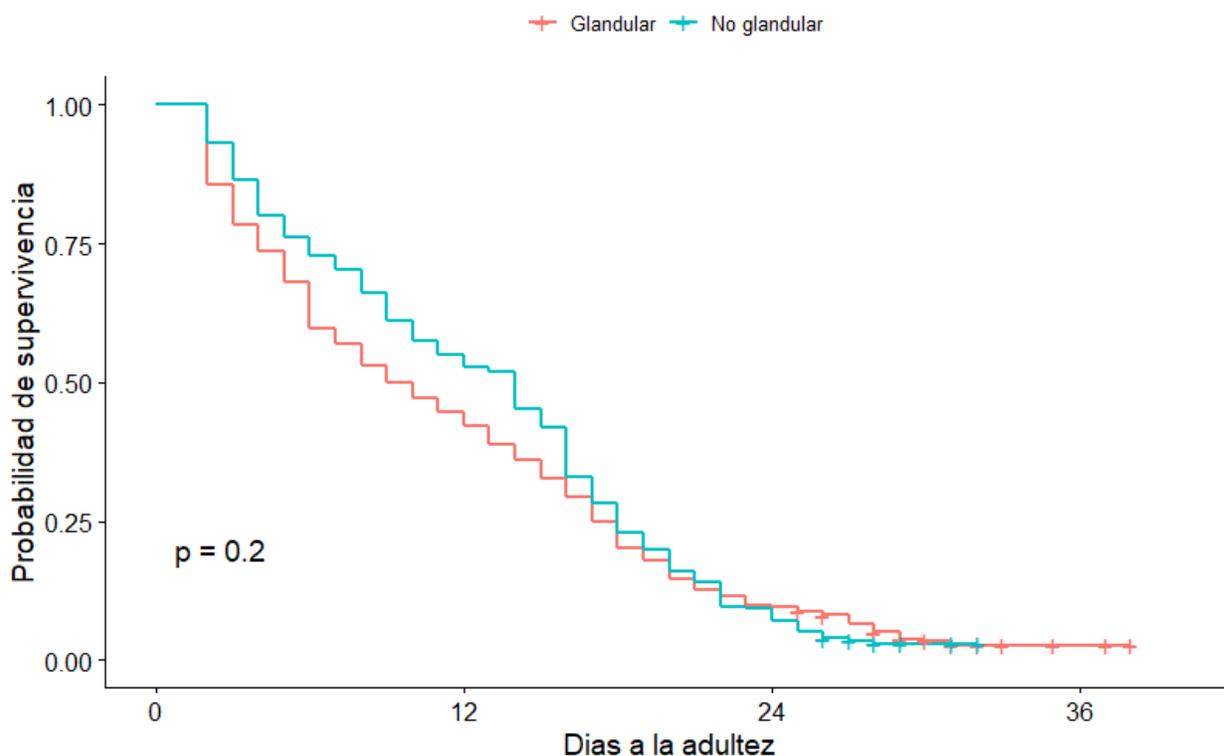


Figura 12. Probabilidad de supervivencia de larvas de *L. daturaphila* mantenidos con plantas glandulares (curva roja) y no glandulares (curva azul) de *D. wrightii*. Los símbolos + sobre las curvas indican los individuos que llegaron a la etapa adulta (datos censurados).

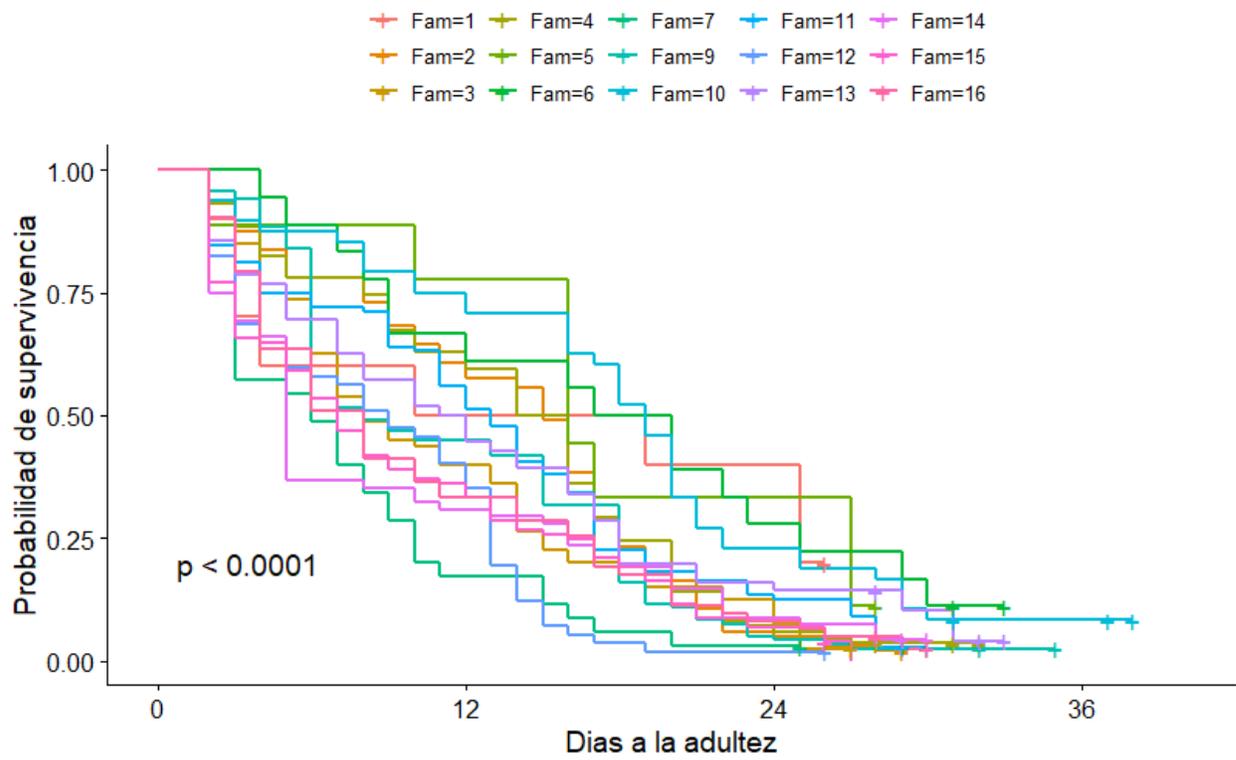


Figura 13. Probabilidad de supervivencia de 15 familias de *L. daturaphila* desarrolladas en plantas de *D. wrightii*. Los símbolos + sobre las curvas indican los individuos que llegaron a la etapa adulta (datos censurados)

Capítulo 4. Discusión

La investigación en torno a la defensa impuesta por los tricomas de las plantas contra la herbivoría, ha evidenciado que los tricomas glandulares y no glandulares impactan de manera distinta en la supervivencia y desarrollo de los insectos (Peter et al., 1995; Dalin et al., 2008; Xing et al., 2017). Por un lado, los tricomas glandulares suelen producir sustancias químicas, que dependiendo de la familia y la especie, poseen una amplia gama de compuestos de defensa como alcaloides, glucosinolatos, terpenoides e inhibidores de proteínas (Glas et al., 2012). Dichos compuestos suelen afectar el metabolismo de los insectos, alterar la membrana de las células y el transporte de nutrientes, ocasionando una reducción en la alimentación, crecimiento, desarrollo, y por lo tanto, provocar la mortalidad de las especies herbívoras afectadas (Núñez-farfán, 2020). Por otro lado, se ha encontrado que los tricomas no glandulares poseen un modo de defensa variado en las diferentes etapas del ciclo de vida de los insectos, al ser una superficie hostil para los organismos masticadores de cuerpo blando, y en larvas recién nacidas que tienden a alimentarse de la epidermis de la hoja al emerger (Kariyat et al., 2019). Sin embargo, se ha demostrado que el efecto de las defensas puede variar dependiendo del tipo de insecto y de su historia de especialización a los hospederos, lo que sugiere, que hay insectos que puedan superar las defensas impuestas por los tricomas (Schoonhoven et al., 2005).

4.1 Desarrollo de *L. daturaphila* en plantas de *D. wrightii*

La especie *D. wrightii* exhibe un dimorfismo notable al tacto en donde la planta presenta o una textura “pegajosa” que produce solamente tricomas glandulares, o una textura “aterciopelada” que está cubierta de tricomas no glandulares (Elle et al., 1999). Así mismo, las hojas de esta especie contienen un conjunto nocivo de alcaloides y otras defensas químicas que disuaden la alimentación de los herbívoros generalistas (Kariño et al., 2015). En consecuencia, esta planta tiene una pequeña, pero bien definida comunidad de herbívoros especialistas con los que se relaciona, siendo el escarabajo tri rayado de la papa, *L. daturaphila*, uno de los herbívoros más importantes al ser considerado una plaga de importancia en cultivos, como en el caso del tomatillo (género *Physalis*) (Goldberg, 2020). Investigaciones anteriores han apuntado que este escarabajo infesta a ambos fenotipos de tricomas de la planta *D. wrightii*, en comparación con los otros herbívoros especialistas (Hare, 2005). Por lo que una de las preguntas principales de este estudio fue observar si los tricomas glandulares o no glandulares de la planta *D. wrightii*, afectaba de manera

diferencial el desempeño (en términos de desarrollo y supervivencia) del escarabajo especialista, *L. daturaphila*.

Los resultados del comportamiento oviposicional mostraron que el número promedio de puestas y de huevos colocados por las hembras de *L. daturaphila* sobre las hojas glandulares y no glandulares de *D. wrightii*, fue muy similar a lo largo de 26 días. Complementario a lo anterior, los resultados del esfuerzo reproductivo (número de huevos) indicaron que no hubo una diferencia significativa entre las parejas que se mantuvieron con hojas glandulares, y aquellas que consumieron hojas no glandulares de *D. wrightii*. Estos resultados demuestran que la morfología “pegajosa” o la “aterciopelada” de los tricomas, no influye sobre el comportamiento oviposicional de *L. daturaphila*. Lo anterior se relaciona a lo hallado por Van Dam y Hare (1998a), al no encontrar diferencias significativas en la oviposición de las hembras de la especie *M. sexta* sobre plantas glandulares y no glandulares de *D. wrightii*. Dichos autores argumentan la posibilidad de que las hembras estén ovipositando sobre huéspedes que les puedan proporcionar un espacio libre de enemigos naturales. Incluso, se ha documentado que los tricomas con la morfología glandular pueden reducir las tasas de parasitación en algunas especies de insectos (Van Dam y Hare, 1998a). Esto también se puede apoyar con lo dicho por Shanower (2008) al establecer una correlación positiva entre la oviposición de los insectos y el aumento en la densidad de tricomas de muchas especies de plantas. Permitiendo así, un mejor desarrollo y supervivencia de los huevos y larvas al mejorar los factores ambientales, como el incremento en los niveles de humedad (Shanower, 2008).

Otra posible razón por la cual el polimorfismo de los tricomas de *D. wrightii* no afectó en la oviposición de las hembras de *L. daturaphila*, es que estos pueden atraer a ciertos insectos especialistas para ovipositar (Oriani y Vendramim, 2010). Un ejemplo de esto se puede apreciar en el trabajo realizado por Van Dam y Hare (1998b), en donde demostraron que los azúcares acilo secretados por los tricomas glandulares de *D. wrightii*, estimulan la oviposición del insecto chupador de savia, *Tupiocoris notatus*. Similarmente, Lynn y Bronstein (2004) reportaron que las plantas de *D. wrightii* son polinizadas por polillas adultas de la especie *M. sexta*, quienes, además dependen casi exclusivamente de señales olfativas para localizar e identificar las plantas hospederas para la oviposición. En el caso de *L. daturaphila*, aún es desconocido el mecanismo que utilizan para localizar a las plantas de *D. wrightii*, aunque acorde con Kogan y Goeden (1970b) esta especie de planta sí estaría ayudando al escarabajo a su crecimiento y desarrollo, provocando los estímulos necesarios para detener la dispersión, iniciar la alimentación, y promover la oviposición.

El polimorfismo de los tricomas de *D. wrightii* tampoco tuvo un efecto significativo en cuanto al éxito de eclosión (número de larvas emergidas) de los huevos colocados por las parejas de *L. daturaphila*. Una

característica que podría ayudar a favorecer que la mayoría de las larvas eclosionen, es que los huevos de estos escarabajos crisomélidos están recubiertos por una capa mucilaginosa que ayuda a mantenerlos unidos entre ellos y a la superficie de las hojas (Garrido, 2004). Los huevos además, son colocados en el envés de las hojas (Villanueva Hernández, 2019), lo que podría evitar que se encuentren directamente expuestos a factores abióticos como la desecación, y a factores bióticos como algunos depredadores. Lo anterior se puede apoyar por lo mencionado por Riddick y Simmons (2014), en donde los tricomas tanto glandulares como no glandulares, no solamente ayudan a las plantas contra los insectos herbívoros, sino que también pueden tener efectos dañinos en los enemigos naturales de dichos insectos. Por ejemplo, se ha demostrado que la pubescencia de los tricomas glandulares ocasiona que algunos depredadores de insectos queden atrapados, provocando su muerte por desecación o inanición. Por el contrario, los tricomas no glandulares únicamente afectarían negativamente a los enemigos naturales al inhibir el movimiento (Gassmann y Hare, 2005). También, es posible que una alta densidad de tricomas oculten los huevos de los insectos herbívoros, lo que dificultaría a los depredadores y parásitos llegar a ellos (Suleman et al., 2020).

4.2 Variación entre familias de *L. daturaphila*

Los caracteres de historia de vida de los insectos varían entre las especies (Leather y Bernays, 1994). La variación en el fenotipo de estos rasgos es relevante porque permite responder a los retos que impone el ambiente, por ejemplo, las plantas que consumen. Los datos obtenidos en este estudio nos permitieron evaluar el efecto de los tricomas sobre los caracteres de historia de vida de las progenies, y si es que existía una influencia sobre dichos caracteres. Los resultados mostraron que, no hubo una asociación entre el polimorfismo de los tricomas de las hojas de *D. wrightii*, sobre el esfuerzo reproductivo (número de huevos), éxito de eclosión (número de larvas emergidas), número de larvas promedio que puparon, ni en el número de pupas promedio que llegaron a la etapa adulta. Por otro lado, la información obtenida en este trabajo demostró que los individuos de *L. daturaphila* si mostraron diferencias en algunos de los caracteres como lo fue en el esfuerzo reproductivo y el éxito de eclosión, apoyando la idea de que la variación en la constitución genética de las parejas confiere una ventaja en algunos individuos (Futuyma, 2005).

En otras especies de insectos se ha demostrado que el patrón de oviposición puede depender de la preferencia de las hembras por ovipositar sobre un hospedero en particular (Bergamini y Almeida-Neto,

2015), o de la calidad nutricional del hospedero (Awmack, 2002), por lo que influiría en la asignación de recursos para la producción de los huevos. Así, la variación en la oviposición observada en este estudio sugiere que el número de puestas y huevos no está determinado por el fenotipo glandular y no glandular de los tricomas de *D. wrightii*. Más bien, sería explicado por la variación en la capacidad reproductiva intrínseca de cada una de las parejas con una mayor adecuación. Además, este estudio se realizó en condiciones controladas, los individuos fueron mantenidos en condiciones idénticas y, de acuerdo con nuestro conocimiento, estuvieron libres de posibles enfermedades y enemigos naturales. Por lo que es factible que las hembras de *L. daturaphila* debieron basar su decisión en las características químicas de las hojas de *D. wrightii*. Esto se puede relacionar a lo mencionado por Awmack (2002), donde las hembras que llegan a encontrar plantas con bajos componentes nutricionales pueden modificar su comportamiento de oviposición, ya sea reduciendo la cantidad de huevos que pone en cada planta, o en algunos casos, ajustando el tamaño o el contenido nutricional de los huevos. Mientras que, en casos más extremos, las hembras pueden reabsorber huevos o embriones, y utilizar los nutrientes obtenidos para aumentar su longevidad, y por lo tanto, su potencial para encontrar plantas hospederas de mejor calidad para su descendencia (Awmack, 2002). Por otra parte, Janz (2014) alude a que existe una alta heredabilidad de la preferencia por la oviposición en insectos, indicando así un fuerte componente genético en la elección del huésped; y aunque en un principio se estudió en gorgojos, más tarde se confirmó en otros grupos como mariposas y escarabajos crisomélidos (Janz, 2014). Otro aspecto importante es lo argumentado por Altesor y González (2018), donde en especies de insectos sin cuidado parental y larvas que presentan un movimiento muy lento, la elección de oviposición de la hembra determinará en gran medida el éxito de las larvas recién nacidas. Por lo tanto, elegir la planta huésped adecuada puede ser un elemento importante de aptitud en el que la selección desempeña un papel relevante. En consecuencia, se esperaría que las hembras tuvieran la capacidad de discriminar entre plantas y elegir la planta que más favorezca el rendimiento de la descendencia.

4.3 Supervivencia de escarabajos *L. daturaphila*

En el presente trabajo se demostró que no hubo diferencias significativas en la supervivencia de los escarabajos *L. daturaphila* que se desarrollaron al consumir hojas glandulares, entre aquellos que lo hicieron con hojas no glandulares de *D. wrightii*. En figura 12 se observa que ambas curvas siguieron una trayectoria similar en cuanto al número de individuos que murieron y los que sobrevivieron. La caída más pronunciada ocurrió justo al principio en ambas curvas. Después de eso, las caídas comenzaron a ser más

constantes. La probabilidad de supervivencia de los individuos alimentados con hojas glandulares fue ligeramente menor durante 20 días. Posterior a eso, ambas curvas empezaron a traslaparse hasta el final del desarrollo. Por otra parte, no todas las larvas llegaron al mismo tiempo a estadio adulto. Las larvas mantenidas con hojas no glandulares alcanzaron la etapa adulta más rápido que las alimentadas con hojas glandulares. Dichos resultados se pueden asociar con los obtenidos por Van Dam y Hare (1998a), quienes tampoco encontraron diferencias significativas en la supervivencia entre individuos de *M. sexta* desarrollados en plantas glandulares y no glandulares de *D. wrightii*. Aunado a ello, los autores encontraron que las larvas que consumieron plantas glandulares presentaron un tiempo de desarrollo más prolongado que las alimentadas con plantas no glandulares. De acuerdo con Forkner y Hare (2000), los tricomas glandulares de *D. wrightii* producen ésteres de glucosa, los cuales afectan el desarrollo y la supervivencia de ciertos insectos como la mosca blanca, áfidos y algunas mariposas. No obstante, en el trabajo realizado por Hare (2005) se demostró que dichos compuestos no causaron algún efecto negativo sobre la supervivencia y desarrollo de los adultos *L. daturaphila*. Incluso reporta que los adultos simplemente se alimentan de la planta de *D. wrightii* ingiriendo la glándula como el tallo hasta que la capa de tricomas es lo suficientemente corta para comenzar a alimentarse del tejido laminar (Hare, 2005).

A pesar del marcado descenso en las curvas de supervivencia de las larvas de *L. daturaphila* desarrolladas sobre las hojas dimórficas de *D. wrightii* de esta tesis, aún se desconoce cómo afecta de manera fisiológica el consumo de ambos tipos de tricomas. Aunque se podría especular que, debido a ciertos comportamientos, es posible que puedan llegar a superar las defensas de dichas estructuras físicas de las plantas. Por ejemplo, se ha documentado que posterior a la eclosión, las larvas de primer estadio inician el consumo del tejido foliar de manera gregaria (Kogan y Goeden, 1970a), lo que podría aminorar el daño provocado por los tricomas. Aun así, se necesitarían suficientes estudios para develar dicha conjetura.

Contrario a lo encontrado anteriormente, otro de los resultados obtenidos en este trabajo mostró variación en la supervivencia entre 15 familias de *L. daturaphila*. En la figura 13 se puede observar una diferencia marcada en cada una de las curvas de supervivencia. Algunas curvas muestran caídas más estrechadas que otras en los diferentes estadios. Además, se puede observar que no todas las larvas llegaron a la etapa adulta al mismo tiempo, algunas les tomó más tiempo que otras. Estos resultados se pueden comparar con lo encontrado por Garrido y Fornoni (2006), quienes también detectaron variación en la supervivencia entre familias de *L. daturaphila*, pero que se desarrollaron sobre plantas de la especie *D. stramonium*. De acuerdo con estos autores, la resistencia, un rasgo relacionado a los rasgos defensivos de la planta (defensas químicas y mecánicas) que reducen el desarrollo y supervivencia de los insectos herbívoros (Chun et al., 2010), afectó negativamente el desempeño, preferencia de los escarabajos *L.*

daturaphila. Esto indicó que la expresión de la resistencia constituye una presión de selección sobre la población de los herbívoros especialistas. Aunado a ello, algunos autores han establecido que la resistencia de las plantas reduce la abundancia de los herbívoros (Garrido, 2004; Steppuhn y Baldwin, 2008; Chaudhary et al., 2018). En poblaciones donde la mayoría de las plantas presentan una estrategia de resistencia, la presión de selección sobre los consumidores se incrementaría, ocasionando una disminución en el tamaño poblacional de los herbívoros (Garrido, 2004). Similarmente, un estudio realizado por Segura et al. (2019) demostró que la variación en la supervivencia de *L. daturaphila*, aún puede representar una fuente de potencial adaptativo. Dichos autores llevaron a cabo un experimento en donde seleccionaron artificialmente escarabajos para aumentar su supervivencia sobre el huésped. Esta selección, redujo significativamente la mortalidad, evidenciando que la variación genética en la supervivencia permite una mejora en la adecuación de los escarabajos. Otro aspecto importante fue que los escarabajos *L. daturaphila* son aún sensibles (en términos de supervivencia) a la escopolamina, un alcaloide tropano considerado como un componente de resistencia en el género *Datura* (Segura et al., 2019). La hiosciamina, otro de los alcaloides altamente encontrado en los tricomas de las plantas de toloache, afecta el metabolismo de los insectos al impactar de manera negativa la supervivencia y desarrollo de los escarabajos (Wilson et al., 2018).

En este estudio, el número de larvas que alcanzaron la etapas de pupa y adulto fue similar entre las 15 familias, lo que indica que las primeras etapas de los escarabajos (desde la etapa de huevo hasta las cuatro fases larvarias), son las más vulnerables en cuanto a la selección impuesta por la resistencia de *D. wrightii* sobre *L. daturaphila*. Cabe señalar que, la supervivencia de las progenies puede depender de su capacidad para evadir las defensas de las plantas, y la capacidad que tengan para digerir las estructuras de defensa de las plantas al consumirlas (Johnson, 2011). Los resultados obtenidos en el presente estudio indican que los escarabajos son “eficientes” en la evasión de los tricomas y sus exudados, pero se desconoce de su capacidad para tolerar las defensas químicas secretadas de sus hospederos. De acuerdo con Petschenka y Agrawal (2016), uno de los rasgos defensivos que los insectos especialistas presentan es el secuestro, que se define como la captación, transporte, modificación, almacenamiento y despliegue de compuestos químicos de la planta para la propia defensa del insecto. Esto se ha demostrado en algunos estudios como en el caso del realizado por Lampert y Bowers (2010), quienes compararon el secuestro de compuestos llamados “glucósidos irioides” entre una especie de oruga (*Junonia coenia*) y otros insectos generalistas. Los resultados encontrados por estos autores mostró que el insecto especialista secuestró de tres a siete veces más glucósidos que las demás especies generalistas. Otro estudio parecido fue el realizado por Wilson et al. (2018) en donde evaluaron el efecto de la escopolamina de a través de una dieta artificial sobre dos especies de insectos, uno generalista (*Galleria mellonella*) y otro especialista (*Manduca sexta*).

Los resultados de dicho trabajo revelaron que la escopolamina no tuvo efecto sobre el desarrollo de ambas especies. Se demostró además que *M. sexta* no mostró una conducta a favor o en contra de este compuesto, revelando así, que la escopolamina podría no proporcionar resistencia a los herbívoros de amplio espectro que normalmente se le atribuye. Esto podría abrir otras incógnitas sobre la relación coevolutiva, fisiológica y conductual que tienen los insectos especialistas que se distribuyen en plantas de *D. wrightii*. Por lo que es necesario realizar otros estudios con el sistema *L. daturaphila-D. wrightii* que nos ayuden a resolver algunas de las incógnitas que se aludieron en este escrito.

4.4 Desbalance de escarabajos *L. daturaphila* provenientes de plantas de *D. wrightii*

Un pormenor de este estudio fue el balance en el número de parejas recolectadas de cada morfo de planta, ya que solamente cuatro parejas fueron recolectadas de plantas glandulares, y el resto fue de plantas no glandulares. De acuerdo con los estudios realizados por Elle et al. (1999), Elle y Hare (2000), Hare et al. (2003), Smith y Hare (2004), existe un costo ecológico asociado con la producción de plantas con tricomas glandulares, ya que éstas producen menos semillas viables que las plantas no glandulares. Se llegó a documentar que las plantas glandulares producen 45% menos semillas viables que las no glandulares en condiciones libres de herbívoros, y de 50-70% de menor producción cuando son atacadas por insectos herbívoros (Elle et al., 1999). Aunado a ello, se ha registrado que la variación entre hábitats podría explicar la distribución del rasgo glandular, ya que existe una correlación positiva entre la precipitación y la proporción de plantas con morfología glandular (Elle y Hare, 2000). Del mismo modo, la frecuencia de los dos tipos de tricomas varía entre las poblaciones, siendo las glandulares menos abundantes o ausentes en zonas más áridas, pero más numerosos en algunas poblaciones costeras más frías y húmedas (Smith y Hare, 2004). La fecha en que se llevó a cabo la recolección de los escarabajos *L. daturaphila*, fue en la temporada seca (verano) de Ensenada, lo que podría explicar la poca proporción de plantas glandulares de *D. wrightii*. Por otro lado, la población de plantas glandulares donde se recolectaron a las cuatro parejas de escarabajos se encontraba en la zona de Pedregal Playitas y UABC, ubicados cerca de la costa, lo que podría favorecer mayormente la producción de semillas con el rasgo glandular.

Capítulo 5. Conclusiones

Se demostró que no hubo diferencias en los caracteres de historia de vida de los escarabajos *Lema daturaphila* asociada al polimorfismo en las hojas de las plantas de *D. wrightii*. Las hembras pueden ovipositar sobre las hojas de *Datura wrightii* sin ningún impedimento por parte de los tricomas glandulares y/o no glandulares. Dado que aún se desconoce el mecanismo utilizado por *L. daturaphila* para localizar a las plantas de *D. wrightii*, una evaluación detallada sobre este proceso fisiológico permitiría comprender mejor el papel ecológico y evolutivo de la interacción entre estos dos grupos. Por otro lado, se encontró que la variación en el esfuerzo reproductivo y éxito de eclosión de las parejas de *L. daturaphila*, fue debida a la variación en la capacidad reproductiva y de su potencial para encontrar plantas hospederas de mejor calidad para su descendencia.

La supervivencia de los individuos *L. daturaphila* fue similar entre aquellos alimentados con hojas glandulares y los alimentados con no glandulares de *D. wrightii*. Esto indica que los tricomas no están ejerciendo más una presión de selección sobre el escarabajo especialista, *L. daturaphila*. Por el contrario, la presencia de variación en la supervivencia entre las familias de *L. daturaphila* indica que la composición genética de cada individuo responde de manera diferencial a las estrategias defensivas impuestas por la planta *D. wrightii*. Lo cual indica que, si los tricomas de las hojas no están implicados en disuadir a los escarabajos, posiblemente la planta esté utilizando otra estrategia para regular a las poblaciones del escarabajo especialista. Aunado a ello, es posible que las larvas de *L. daturaphila* hayan desarrollado algunas estrategias como la desintoxicación de compuestos químicos o el secuestro de toxinas de la planta para defensa propia contra enemigos naturales. Por lo cual, se propone realizar investigación enfocada a comprender a detalle las estrategias defensivas de los escarabajos *L. daturaphila*, y que permitirá conocer mejor la coevolución con su hospedero, *D. wrightii*.

Literatura citada

- Abid S., Karilaj L., Huzaifa M., Hurh J., Chan J., Chun D., Y. S. 2020. Molecular and morphological discrimination of *Chrysanthemum indicum* using allele-specific PCR and T-shaped trichome. *Molecular Biology Reports*, 47, 7699–7708. doi: 10.1007/s11033-020-05844-2
- Adler, L., Schmitt J., B. M. 1995. Genetic variation in defensive chemistry in *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae) and its effect on the specialist herbivore *Junonia coenia* (Nymphalidae). *Oecologia*. 101, 75–85. doi: 10.1007/BF00328903
- Agosta, S. 2006. On ecological fitting, plant–insect associations, herbivore host shifts, and host plant selection. *Oikos*, 11(3), 556–565. doi:10.1111/j.2006.0030-1299.15025.x
- Agrawal A., Kurashige., N. 2003. A role for isothiocyanates in plant resistance againsts the specialist herbivore *Pieris rapae*. *Journal of Chemical Ecology*, 29, 1403–1415. doi: 10.1023/a:1024265420375.
- Akunne, C. E., Ononye, B. U. y Mogbo, T. C. 2013. Insects: friends or enemies?. *Global Journal of Biology, Agriculture and Health Sciences*, 2(3), 134–140.
- Ali, J. y Agrawal., A. 2012. Specialist versus generalist insect herbivores and plant defense. *Trends in Plant Science*, 17(5), 293–302. doi:10.1016/j.tplants.2012.02.006
- Altesor, P. y González, A. 2018. Preference–performance in a specialist sawfly on congeneric host plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 166(6), 442–451. doi:10.1111/eea.12690
- Anderson, B., Anderson, B., Allsopp, N., Ellis, A. G., Johnson, S. D., Jeremy, J., Pauw, A. y Rodger, J. G. 2014. Biotic interactions. En: Allsopp, N., Colville J., y Verboom A. (Eds.), *Fynbos: Ecology, evolution and conservation of a megadiverse region*. Oxford University Press. pp. 224–247
- Awmack C., y Leather., S. 2002. Host Plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual Review of Entomology*, 47(5), 817–844. doi:10.1146/annurev.ento.47.091201.145300
- Begoña C, y K. T. 2006. La insostenibilidad de los monocultivos agro-industriales. Consultado el 10 de marzo de 2021, de https://www.ecologistasenaccion.org/wp-content/uploads/adjuntos-spip/pdf/Las_insostenibilidad_de_los_monocultivos_agroalimentarios.pdf
- Belete, T. 2019. Defense mechanisms of plants to insect pests:from morphological to biochemical. *Trends in Technical and Scientific Research*. 2(2), 1-8. doi:10.19080/TTSR.2018.02.555584
- Berenbaum R., Zangerl A., Lee., K. 1989. Chemical barriers to adaptation by a specialist herbivore. *Oecologia*, 80, 501–506. doi: 10.1007/BF00380073
- Bergamini, L. L. y Almeida-Neto, M. 2015. Female preference and offspring performance in the seed beetle *Gibbibruchus bergamini* Manfio & Ribeiro-Costa (Coleoptera: Chrysomelidae): a multi-scale comparison. *Neotropical Entomology*, 44(4), 328–337. doi:10.1007/s13744-015-0294-5

- Bernays, E. A. 2001. Neural limitations in phytophagous insects: Implications for diet breadth and evolution of host affiliation. *Annual Review of Entomology*. 46, pp. 703–727. doi:10.1146/annurev.ento.46.1.703
- Bernays E., y Chapman., R. 1994. Behaviour: The process of host-plant selection. En: Bernays E., y Chapman, R. (Eds.), *Host Plant Selection by Phytophagous Insects*. New York City, pp. 95-165
- Bhatt, A., Naidoo., Y. y Nicholas., A. 2010. An investigation of the glandular and non-glandular foliar trichomes of *Orthosiphon labiatus* N.E.Br [Lamiaceae]. *New Zeland Journal of Botany*. 48, 153–161. doi: 10.1080/0028825X.2010.500716
- Bronstein, J. L., Huxman, T., Horvath, B., Farabee, M. y Davidowitz, G. 2009. Reproductive biology of *Datura wrightii* : The benefits of a herbivorous pollinator. 103 (9), 1435-1443 doi:10.1093/aob/mcp053
- Brown J., y Choe., J. 2019. Life history strategy. En: Choe., J. (Ed.), *Encyclopedia of animal behavior*. Academic Press. (2nd ed.). New York. pp. 3048
- Carrasco, D., Larsson, M. C. y Anderson, P. 2015. Insect host plant selection in complex environments. *Current Opinion in Insect Science*. 8, 1–7. doi:10.1016/j.cois.2015.01.014
- Castillo, G., Cruz, L. L., Hernández-Cumplido, J., Oyama, K., Flores-Ortiz, C. M., Fornoni, J., Valverde, P. L. y Núñez-Farfán, J. 2013. Geographic association and temporal variation of chemical and physical defense and leaf damage in *Datura stramonium*. *Ecological Research*. 28(4), pp. 663–672. doi:10.1007/s11284-013-1059-4
- Castillo, G., Cruz, L. L., Tapia-López, R., Olmedo-Vicente, E., Carmona, D., Anaya-Lang, A. L., Fornoni, J., Andraca-Gómez, G., Valverde, P. L. y Núñez-Farfán, J. 2014. Selection mosaic exerted by specialist and generalist herbivores on chemical and physical defense of *Datura stramonium*. *PLoS ONE*. 9(7). doi:10.1371/journal.pone.0102478
- Chaudhary, A., Bala, K., Thakur, S., Kamboj, R. y Dumra, N. 2018. Plant defenses against herbivorous insects: A review. *International Journal of Chemical Studies*. 6(5), 681–688. <https://www.researchgate.net/publication/327703671>
- Chen, M. S. 2008. Inducible direct plant defense against insect herbivores: A review. *Insect Science*. 15(2), 101–114. doi:10.1111/j.1744-7917.2008.00190.x
- Chun, Y. J., Van-Kleunen, M. y Dawson, W. 2010. The role of enemy release, tolerance and resistance in plant invasions: Linking damage to performance. *Ecology Letters*. 13(8), 937–946. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01498.x
- Dai, X., Wang, G., Yang, D. S., Tang, Y., Broun, P., Marks, M. D., Sumner, L. W., Dixon, R. A. y Zhao, P. X. 2010. Trichome: A comparative omics database for plant trichomes. *Plant Physiology*. 152(1), 44–54. doi:10.1104/pp.109.145813

- Dalin, P., Ågren, J., Björkman, C., Huttunen, P. y Kärkkäinen, K. 2008. Leaf trichome formation and plant resistance to herbivory. En: Schaller, A. (Ed.), *Induced Plant Resistance to Herbivory*. Springer. Stuttgart. pp. 89–105.
- Dhaliwal G., J. V. y M. B. 2015. Crop losses due to insect pests: Global and indian scenario. *Indian Journal of Entomology*, 77, pp. 165–168.
- Dominguez, C. A., Fornoni, J. y Sosenski, P. 2009. ¿Que es la seleccion natural? *Ciencia*, 60(4), pp. 10–21.
- Donald, L. 1973. The role of trichomes in plant defense. *The quarterly review of biology*, 48, pp. 3–15. doi.org/10.1086/407484
- Ehrlich, Paul R., y P. H. 1964. Butterflies and Plants: A study in coevolution. *Evolution*. 18, 586–608. doi: 10.2307/2406212
- Elle, E. y Hare, D. 2000. No benefit of glandular trichome production in natural populations of *Datura wrightii*? *Oecologia*. 123, 57–65. doi: 10.1007/s004420050989.
- Elle, E., Van Dam, N. M. y Hare, D. 1999. Cost of glandular trichomes, a “resistance” character in *Datura wrightii* regel (Solanaceae). *Evolution*. 53(1), 22–35. doi:10.1111/j.1558-5646.1999.tb05330.x
- Forkner, R. y Hare, D. 2000. Genetic and environmental variation in acyl glucose Ester Production and Glandular. *Journal of Chemical Ecology*, 26(12), 23
- Futuyma, D. J (Ed.). 2005. *Evolution*. Sinauer Associates. New York City.
- Garrido, E. y Fornoni, J. 2004. Host tolerance does not impose selection on natural enemies. *New Phytologist*. 170(3), 609–614. doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01681. x.
- Garrido, E., Llamas-Guzmán, L. P. y Fornoni, J. 2016. The effect of frequency-dependent selection on resistance and tolerance to herbivory. *Journal of Evolutionary Biology*. 29(3), 483–489. doi:10.1111/jeb.12768
- Garrido Espinosa, E. 2004. Efecto de la tolerancia en líneas endogámicas de *Datura stramonium* sobre el desempeño de *Lema trilineata*. Tesis de licenciatura en biología. Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 68
- Gassmann, A. J. y Hare, J. D. 2005. Indirect cost of a defensive trait: Variation in trichome type affects the natural enemies of herbivorous insects on *Datura wrightii*. *Oecologia*. 144(1), 62–71. doi:10.1007/s00442-005-0038-z
- Glas, J. J., Schimmel, B. C. J., Alba, J. M., Escobar-Bravo, R., Schuurink, R. C. y Kant, M. R. 2012. Plant glandular trichomes as targets for breeding or engineering of resistance to herbivores. *International Journal of Molecular Sciences*. 13(12), 17077–17103. doi:10.3390/ijms131217077

- Goldberg, J. K. 2020. Towards understanding the mechanisms maintaining a stable trichome dimorphism in the sacred *Datura* plant (*Datura wrightii*). Phd dissertation. University Graduate School. Indiana University, pp. 1–16.
- Goldberg, J. K., Lively, C. M., Sternlieb, S. R., Pintel, G., Hare, J. D., Morrissey, M. B. y Delph, L. F. 2019. Herbivore-mediated negative frequency-dependent selection underlies a trichome dimorphism in nature. *Evolution Letters*. 4(1), 1–8. doi:10.1002/evl3.157
- Gómez-Nucamendi O., Hernández-Sandoval L., Figueroa-Cabaña M., Martínez., M. 2016. Leaf anatomy of four species and one variety of *Datura* (Solanoidea, Solanaceae). *Journal of Plant Biology Research*. 5, 37–47. <http://www.inast.org/jpbr.html>
- Gong, B. y Zhang, G. 2014. Interactions between plants and herbivores : A review of plant defense. *Acta Ecologica Sinica, Ecological Society of China*. 34(6), 325–336. doi:10.1016/j.chnaes.2013.07.010
- Haberlandt, G. 1914. Physiological plant anatomy. Consultado el 16 de diciembre de 2020, de <https://www.nature.com/articles/093477a0>
- Hare, J. D. 2005. Biological activity of acyl glucose esters from *Datura wrightii* glandular trichomes againsts three native insects herbivores. *Journal of Chemical Ecology*. 31(7), 1475–1491. doi:10.1007/s10886-005-5792-1
- Hare, J. D. y Elle, E. 2002. Variable Impact of diverse insect herbivores on dimorphic *Datura wrightii*. *Ecology*. 83(10), 2711–2720. doi: 10.2307/3072009
- Hare, J. D., Elle, E. y Van Dam, N. M. 2003. Costs of glandular trichomes in *Datura wrightii*: A three-year study. *Evolution*, 57(4), 793–805. doi: 10.1111/j.0014-3820.2003.tb00291.x
- Hassan I., Nasser A., Al M., Abdul., N. 2016. Morphological, epidermal and anatomical propierties of *Datura Linn.* Leaf in Sana´a City-Yemen and its taxonomical significance. *Pelagia Research Library*, 6(4), 69–80.
- Hernández C., J. 2006. Historia natural de la interacción tritrófica entre la planta datura stramonium, dos insectos herbívoros, un depredador de semillas pre-dispersión y los parasitoides asociados. Tesis de licenciatura en biología. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. pp. 57
- INAFED. 2001. Enciclopedia de los municipios y delegaciones de México. Consultado el 23 de agosto de 2020, de <http://www.inafed.gob.mx/work/enciclopedia/EMM02bajacalifornia/municipios/02001a.html>
- INEGI. 2017. Plan municipal de desarrollo 2017-2019, Ensenada, Baja California. Consultado el 23 de agosto de 2020, de <http://transparencia.ensenada.gob.mx/doc/file10455s229d87.pdf>
- Janz, N. 2014. Evolutionary ecology of oviposition strategies. En: Hilker, M. (Ed.), *Chemoecology of insect eggs and egg deposition*. Blackwell, pp. 349–376.

- Jena, F., Chem, V. D. y Alexander, U. 2012. Trichomes in plant-herbivore interactions : The first line of defense of the wild tobacco *Nicotiana attenuata* against attacking insects. Phd in Science. Fakultät der Friedrich-Schiller-Universität Jen. 118 pp.
- Johnson, M. T. J. 2011. Evolutionary ecology of plant defences against herbivores. *Functional Ecology*. 25, 305–311. doi:10.1111/j.1365-2435.2011.01838.x
- Kariñho-Betancourt, E. 2015. Evolución de la defensa del género *Datura*. Tesis de Doctorado en Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 123
- Kariñho-Betancourt, E., Agrawal, A. A., Halitschke, R. y Núñez-Farfán, J. 2015. Phylogenetic correlations among chemical and physical plant defenses change with ontogeny. *New Phytologist*, 206(2), 796–806. doi:10.1111/nph.13300
- Kariyat, R. R., Hardison, S. B., Ryan, A. B., Stephenson, A. G., De Moraes, C. M. y Mescher, M. C. 2018. Leaf trichomes affect caterpillar feeding in an instar-specific manner. *Communicative and Integrative Biology*. 11(3), 1–6. doi:10.1080/19420889.2018.1486653
- Kariyat, R. R., Raya, C. E., Chavana, J., Cantu, J., Guzman, G. y Sasidharan, L. 2019. Feeding on glandular and non-glandular leaf trichomes negatively affect growth and development in tobacco hornworm (*Manduca sexta*) caterpillars. *Arthropod-Plant Interactions*. 13(2), 321–333. doi:10.1007/s11829-019-09678-z
- Kogan, M. y Goeden, R. D. 1970a. The Biology of *Lema trilineata daturaphila*, (Coleoptera: Chrysomelidae) with notes on efficiency of food utilization by larvae. *Annals of the Entomological Society of America*. 63(2), 537–546. doi:10.1093/aesa/63.2.537
- Kogan, M. y Goeden, R. D. 1970b. The host-plant range of *Lema trilineata daturaphila* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Annals of Entomological Society*. 63, 1175–1180. doi.org/10.1093/aesa/63.4.1175
- Lampert, E. C. y Bowers, M. D. 2010. Host Plant influences on iridoid glycoside sequestration of generalist and specialist caterpillars. *Journal of Chemical Ecology*. 36(10), 1101–1104. doi:10.1007/s10886-010-9849-4
- Leather, S. 1994. Life history traits of insect herbivores in relation to host quality. En: Bernays, E. (Ed.), *Insect-Plant Interactions*. C. Press. pp. 34
- Luna-Cavazos, M. y Bye, R. 2011. Phytogeographic analysis of the genus *Datura* (Solanaceae) in continental Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 82(3), 977–988. doi:10.22201/ib.20078706e.2011.3.720
- Lynn, A. y Bronstein, J. 2004. Attracting antagonists: Does floral nectar increase leaf herbivory? *Ecological Society of America*, (85) pp. 1477. <https://doi.org/10.1890/03-0409>
- Mayekiso, B., Magwa, M. L. y Coopoosamy, R. 2008. The morphology and ultrastructure of glandular and non-glandular trichomes of *Pteronia incana* (Asteraceae). *African Journal of Plant Science*. 2(7), 52–60. <http://www.academicjournals.org/AJPS>

- McCoy, M. W. y Gillooly, J. F. 2008. Predicting natural mortality rates of plants and animals. *Ecology Letters*. 11(7), 710–716. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01190.x
- Mello-Marcia O., y Silva., C. 2002. Plant-insect interactions: An evolutionary arms race between two distinct defense mechanisms. *Plant Physiology*. 14, 71–81. doi:10.1016/B978-0-12-394437-5.00190-X
- Naturalista. 2017. *Lema daturaphila*. Consultado el 22 de agosto de 2021, de <https://www.naturalista.mx/taxa/203403-Lema-daturaphila>
- Núñez-farfán, J. (Ed.). 2020. Evolutionary ecology of plant-herbivore interaction. Springer. Switzerland
- Nunez-Farfan, J. y Dirzo, R. 1994. Evolutionary ecology of *Datura stramonium* L. in Central Mexico: Natural Selection for Resistance to Herbivorous Insects. *Evolution*. 48(2), 423. doi:10.2307/2410102
- Nylin, S. 2008. Life history perspectives on pest insects: What's the use?. *Austral Ecolog*. 26(5), 507–517. doi:10.1111/j.1442-9993.2001.tb00131.x
- Oriani María, V. J. 2010. Influence of trichomes on attractiveness and ovipositional preference of *Bemisia tabaci* (Genn.) B biotype (Hemiptera : Aleyrodidae) on tomato genotypes. *Pest Management Science*.39(6), 1002–1007. doi: 10.1590/S1519-566X2010000600024
- Pérez Mendoza, H. A. y Zúñiga Vega, J. J. 2010. Las historias de vida y la teoría del continuo rápido-lento. *Revista Ciencias*. 99, 14–22.
- Peter, J. A., Shanower, T. G. y Romeis, J. 1995. The role of trichomes in insect resistance: A selected review. *Phytophaga*. 7, 41–63.
- Petschenka, G. y Agrawal, A. A. 2016. How herbivores coopt plant defenses: Natural selection, specialization, and sequestration. *Current opinion in insect science*. 14, 17–24. doi:10.1016/j.cois.2015.12.004
- Price, P., Bouton, C., Gross, P., McPheron, B., Thompson, J. y Weis, A. 1980. Interactions among three trophic levels: Influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 11, 41–65. doi:10.1146/annurev.es.11.110180.000353
- Rehman, F., Khan, F. A. y Badruddin, S. 2009. Plant defenses against insect. 14(5), 21. doi:10.1007/978-90-481-8606-8
- Riddick, E. W. y Simmons, A. M. 2014. Do plant trichomes cause more harm than good to predatory insects? †. *Pest Management Science*. 70(11), 1655–1665. doi:10.1002/ps.3772
- Roldán, K. L. 2019. Investigación y desarrollo de un instrumento para la detección y reconocimiento de plagas en cultivos de papa, impementando redes neuronales. Tesis de licenciatura en biología. Universidad Nacional Autónoma de México, 114 pp.

- Salgado, A. L. y Saastamoinen, M. 2019. Developmental stage-dependent response and preference for host plant quality in an insect herbivore. *Animal Behaviour*. 150, 27–38. doi:10.1016/j.anbehav.2019.01.018
- Savary, S., Willocquet, L., Pethybridge, S. J., Esker, P., McRoberts, N. y Nelson, A. 2019. The global burden of pathogens and pests on major food crops. *Nature Ecology and Evolution*. 3(3), pp. 430–439. doi:10.1038/s41559-018-0793-y
- Schoonhoven, L. M., Jermy, T. y Van Loon, J. J. A. 2005. *Insect-plant biology*. (2nd Ed.). Oxford, New York City
- Segura, C. B., González, D. y Juan, T. 2019. Enhanced survival of a specialized leaf beetle reveals potential trade-offs with host utilization traits. *Arthropod-Plant Interactions*. 13(4), 635–645. doi:10.1007/s11829-018-09669-6
- Shanower, T. 2014. Plant glandular trichomes. Consultado el 20 de abril de 2021, de <https://www.semanticscholar.org/paper/Plant-glandular-trichomes-Peter-Shanower/d84668945bb01118629ca3df427d528c9c37957f>
- Shanower, T. G. 2008. Trichomes and insects. En: Capinera J. (Ed). *Encyclopedia of Entomology*. Springer. Netherlands.
- Smith, J. L. y Hare, J. D. 2004. Spectral properties, gas exchange, and water potential of leaves of glandular and non-glandular trichome types in *Datura wrightii* (Solanaceae). *Functional Plant Biology*. 31(3), 267–273. doi:10.1071/FP03178
- Steppuhn Anke., B. I. 2008. Induced defenses and the cost-benefit paradigm. En: Schaller A. (Ed.). *Induced Plant Resistance to Herbivory*. Stuttgart
- Stokstad, E. 2019. Devastating banana disease may have reached Latin America, could drive up global prices. *Science*. Consultado el 5 de agosto de 2020, de <https://www.sciencemag.org/news/2019/07/devastating-banana-disease-may-have-reached-latin-america-could-drive-global-prices>
- Valverde, P. L., Fornoni, J. y Nu, J. 2001. Defensive role of leaf trichomes in resistance to herbivorous insects in *Datura stramonium*. 14, pp. 424–432. doi.org/10.1046/j.1420-9101.2001.00295.x
- Van Dam, N., Hare D., y Elle. E. 1999. Inheritance and distribution of trichome phenotypes in *Datura wrightii*. *The American Genetic Association*. 14, 220–227. doi:10.1093/jhered/90.1.220
- Van Dam, N. y Hare, J. D. 1998. Biological activity of *Datura wrightii* glandular trichome exudate against *Manduca sexta* larvae. *Journal of Chemical Ecology*. 24(9), 1529–1549. doi:10.1023/A:1020963817685
- Van Dam N, y Hare. D. 1998. Differences in distribution and performance of two sap-sucking herbivores on glandular and non-glandular *Datura wrightii*. *Ecological entomology*. 23, 22–32. doi: 10.1046/j.1365-2311.1998.00110.x

- Villanueva, C. E. 2019. Interacción *Lema daturaphila* (Chrysomelidae)-parasitoides sobre *Datura stramonium* (Solanaceae). Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, 65 pp.
- Volf, M., Hrcek, J., Julkunen-Tiitto, R. y Novotny, V. 2015. To each its own: Differential response of specialist and generalist herbivores to plant defence in willows. *Journal of Animal Ecology*. 84(4), 1123–1132. doi:10.1111/1365-2656.12349
- Wagner G., Wang E., y S. R. 2004. New approaches for studying and exploiting an old protuberance , the plant trichome. *Annals of Botany*. 93, 3–11. doi:10.1093/aob/mch011
- War, A., Taggar, G. K., Hussain, B., Taggar, M. S., Nair, R. M. y Sharma, H. C. 2018. Special issue: Using non-model systems to explore plant-pollinator and plant-herbivore interactions: Plant defence against herbivory and insect adaptations. *AoB PLANTS*. 10(4), 1–19. doi:10.1093/aobpla/ply037
- War, A., Paulraj, M. G., Ahmad, T., Buhroo, A. A., Hussain, B., Ignacimuthu, S. y Sharma, H. C. 2012. Mechanisms of plant defense against insect herbivores. 7(10), 1306–1320. doi: 10.4161/psb.21663
- Whitman, D. (Ed.). 2009. Phenotypic plasticity of insects. CRC Press. Illinois
- Wilson, J. K., Tseng, A. S., Potter, K. A., Davidowitz, G. y Hildebrand, J. G. 2018. The effects of the alkaloid scopolamine on the performance and behavior of two caterpillar species. *Arthropod-Plant Interactions*. 12, 21-29. doi:10.1007/s11829-017-9548-y
- Xing, Z., Liu, Y., Cai, W., Huang, X., Wu, S. y Lei, Z. 2017. Efficiency of trichome-based plant defense in *Phaseolus vulgaris* depends on insect behavior, plant ontogeny, and structure. *Frontiers in Plant Science*. 8, 1–8. doi:10.3389/fpls.2017.02006
- Zepeda, I. 2018. Manejo sustentable de plagas agrícolas en México. *Agricultura Sociedad y Desarrollo*, 15(1), 99. doi:10.22231/asyd.v15i1.752

Anexos

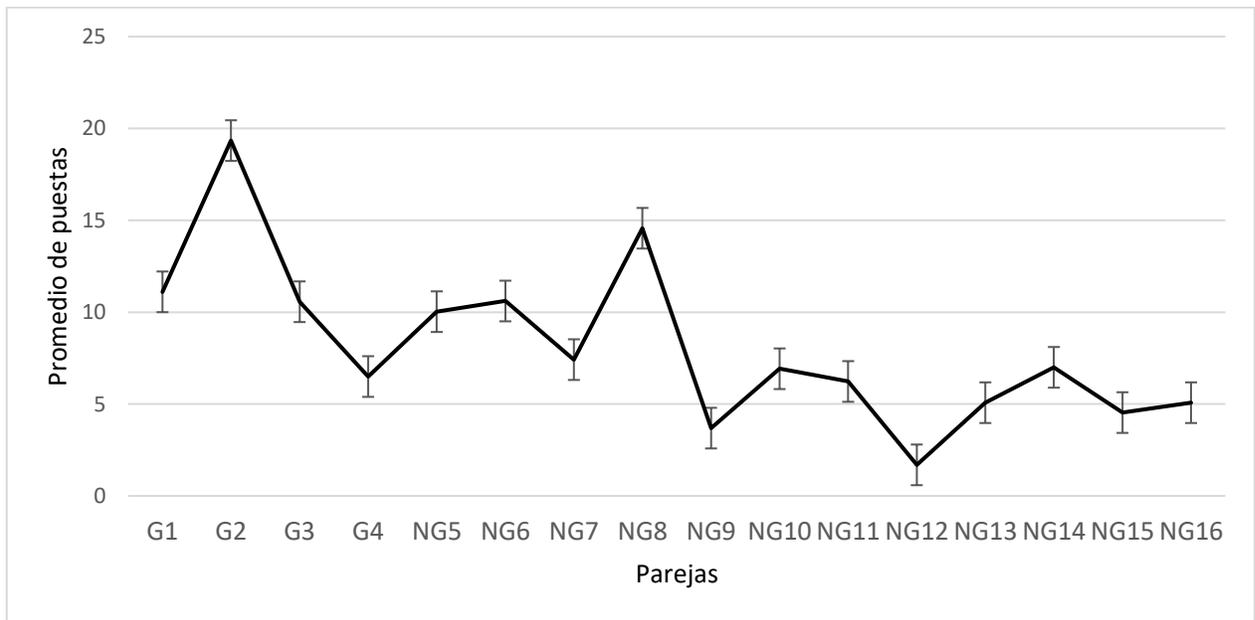


Figura 14. Promedio del total acumulado de puestas de las 16 parejas de *L. daturaphila*. G= glandular, NG= glandular

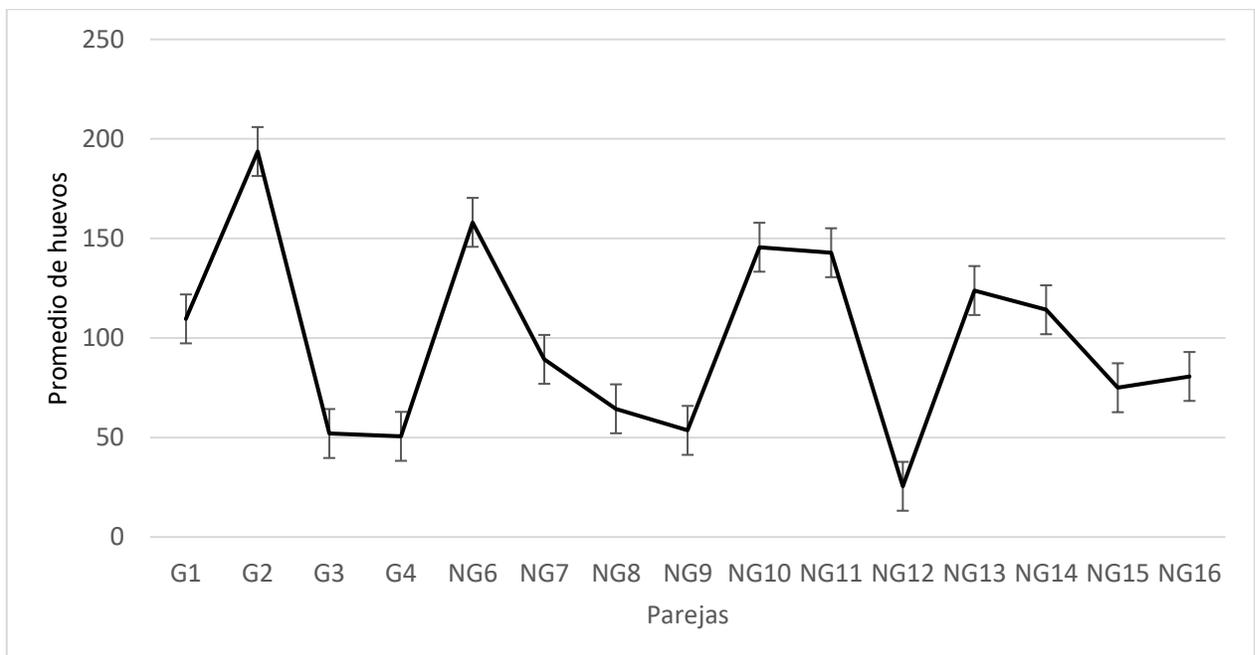


Figura 15. Promedio del total acumulado de huevos de las 16 parejas de *L. daturaphila*. G= glandular, NG= glandular