

MORFOLOGÍA, REDES DE HAPLOTIPOS Y FRECUENCIA DEL COMPLEJO DE PICUDOS (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE) EN 16 ACCESIONES DE *MUSA* SPP.

Jose S. Cordova-Campos¹, Pedro S. Castillo-Carrillo², Andy J. Luna-Sócola², Segundo M. García-García¹, César A. Mogollón-Farías¹ y Archi A. Ruiz-Polo³

RESUMEN

Los picudos constituyen plagas de importancia fitosanitaria en cultivos de plátano y banano por los daños que ocasionan y su impacto potencial sobre la productividad. El objetivo del estudio fue caracterizar morfológica, molecular y filogenéticamente el complejo de picudos asociado a 16 accesiones de *Musa* spp. del Instituto Nacional de Innovación Agraria (INIA), Perú, y evaluar diferencias en su abundancia. Se realizaron capturas mediante tres repeticiones, con evaluaciones a las 24 y 72 horas y 7 días. Los especímenes se identificaron morfológicamente y se les extrajo ADN de las patas. La caracterización molecular comprendió la amplificación por PCR del gen mitocondrial citocromo c oxidasa subunidad I (COI), secuenciación Sanger bidireccional y análisis bioinformáticos. La abundancia se analizó mediante RStudio v.4.5. Se identificaron las especies *Cosmopolites sordidus*, *Metamasius hemipterus*, *Polytus mellerborgii* y *Rhynchophorus palmarum*, cuyas abundancias variaron entre las accesiones evaluadas. *R. palmarum* presentó diferenciación molecular basada en COI. La reconstrucción filogenética delimitó cuatro clados concordantes con los géneros identificados. Las accesiones Valery y Zapatito registraron mayores abundancias de las cuatro especies. Se infiere que, entre las 16 accesiones evaluadas, Valery y Zapatito presentaron una mayor asociación con las cuatro especies de picudos identificadas. Asimismo, el análisis del gen COI proporcionó evidencia molecular y filogenética complementaria que respaldó su diferenciación taxonómica.

Palabras clave adicionales: COI, filogenia, identificación molecular, *Musa* spp., picudos, susceptibilidad

ABSTRACT

Morphology, haplotype networks and frequency of the weevil complex (Coleoptera: Curculionidae) in 16 accessions of *Musa* spp.

Weevils are phytosanitary pests of major importance in plantain and banana crops due to the damage they cause and their potential impact on productivity. This study aimed to characterize morphologically, molecularly, and phylogenetically the weevil complex associated with 16 *Musa* spp. accessions from the National Institute for Agrarian Innovation (INIA), Peru, and to evaluate differences in their abundance. Weevils were collected in three replicates, with assessments conducted at 24 and 72 hours and 7 days. Specimens were morphologically identified, and DNA was extracted from leg tissue. Molecular characterization involved PCR amplification of the mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I (COI) gene, bidirectional Sanger sequencing, and bioinformatic analyses. Weevil abundance was analyzed using RStudio v.4.5. Four species were identified: *Cosmopolites sordidus*, *Metamasius hemipterus*, *Polytus mellerborgii*, and *Rhynchophorus palmarum*, whose abundances varied among the evaluated accessions. *R. palmarum* showed molecular differentiation based on COI. Phylogenetic reconstruction resolved four clades consistent with the identified genera. The Valery and Zapatito accessions exhibited the highest abundances of all four species. Among the 16 accessions evaluated, Valery and Zapatito were therefore inferred to have a stronger association with the four identified weevil species. Furthermore, COI gene analysis provided complementary molecular and phylogenetic evidence supporting their taxonomic differentiation.

Additional Keywords: COI; molecular identification; *Musa* spp.; phylogeny; susceptibility; weevils

Editor Asociado: Dra. Iris Pérez Almeida.

INTRODUCCIÓN

Los picudos (Coleoptera: Curculionidae)

constituyen uno de los grupos de insectos fitófagos de mayor importancia económica por su amplia distribución geográfica y asociación con

Recibido: Febrero 6, 2026

Aceptado: Agosto 3, 2026

¹Estación Experimental Agraria Los Cedros. Subdirección de Recursos Genéticos de la Dirección de Recursos Genéticos y Biotecnología. Instituto Nacional de Innovación Agraria (INIA), Tumbes, Perú.

e-mail: jcordova@inia.gob.pe (autor de correspondencia); melecio.leo2000@gmail.com; cmogollonf@gmail.com

²Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Tumbes. Tumbes, Perú.

e-mail: lunasocola2002@gmail.com; pcastillocarrillo@yahoo.es

³Universidad Tecnológica del Perú. Piura, Perú. e-mail: aruizpo@utp.edu.pe

numerosos cultivos agrícolas (Chamarro *et al.*, 2021; Lira *et al.*, 2026). En el cultivo de *Musa* spp., *Cosmopolites sordidus* es una de las especies de picudos de mayor importancia a nivel mundial, siendo considerada una de las principales plagas después de la sigatoka negra y los nemátodos (Velepucha *et al.*, 2019; Gold y Messiaens, 2000). Su impacto se debe a que las larvas perforan el cormo formando galerías internas que alteran el transporte de agua y nutrientes, provocan el debilitamiento fisiológico de la planta, incrementan el riesgo de volcamiento y facilitan la entrada de microorganismos fitopatógenos (Collins *et al.*, 1991; Gold *et al.*, 2001; Gold *et al.*, 2004). Como resultado, las infestaciones por esta especie pueden ocasionar pérdidas de rendimiento que oscilan entre 10 y 70 %, comprometiendo la productividad y la sostenibilidad del cultivo en diversas regiones productoras del mundo (Castillo y Montenegro, 2022; Farah *et al.*, 2022).

En Sudamérica, los picudos asociados al cultivo de *Musa* spp. presentan una amplia distribución y han sido documentados en diversos países productores, lo que evidencia su persistencia, capacidad de adaptación a diferentes condiciones agroecológicas e importancia fitosanitaria para la producción bananera. Esta situación resalta la necesidad de fortalecer las estrategias de vigilancia, identificación y manejo de las especies presentes (Agurto *et al.*, 2019; Saltos y Vera, 2022; Vallejo *et al.*, 2007).

En Perú, se ha registrado la ocurrencia de estas plagas, principalmente en la región amazónica, mientras que en la costa existen menos investigaciones disponibles sobre su diversidad y distribución (Guerra, 2018; Cerna, 2022; Santiago *et al.*, 2022). Dicha situación adquiere especial importancia porque el banano constituye uno de los frutos de mayor consumo a nivel mundial y representa un cultivo estratégico para la seguridad alimentaria y la economía agrícola de numerosos países (Martínez y Rey, 2021; Mehendran *et al.*, 2022).

Los curculiónidos constituyen uno de los principales grupos de insectos de importancia fitosanitaria en el cultivo de *Musa* spp.; sin embargo, en Perú existe escasa información que integre su caracterización morfológica, la diversidad genética de sus poblaciones y su distribución en colecciones de germoplasma. La identificación basada únicamente en caracteres

morfológicos puede resultar insuficiente para diferenciar variantes genéticas o reconocer la relación entre poblaciones locales y secuencias previamente registradas. En este contexto, el análisis de redes de haplotipos derivadas del gen mitocondrial COI permite evaluar la estructura genética y las relaciones evolutivas de las poblaciones mediante la comparación con secuencias de referencia disponibles en el banco de genes, mientras que la estimación de la frecuencia de las especies proporciona información sobre su distribución dentro del banco de germoplasma. La integración de estos enfoques genera una línea base para fortalecer la vigilancia fitosanitaria, la conservación de los recursos fitogenéticos y futuras investigaciones sobre genética poblacional, dispersión y manejo de los curculiónidos asociados a *Musa* spp.

En ese sentido, el objetivo del presente estudio fue caracterizar morfológica y molecularmente, mediante el análisis de redes de haplotipos del gen COI, el complejo de picudos (Coleoptera: Curculionidae) asociado a 16 accesiones de *Musa* spp. y determinar la frecuencia de las especies registradas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Diseño y área de estudio. Se realizó un estudio básico, no experimental, cuantitativo, descriptivo y de corte transversal en una colección de *Musa* spp. integrada por 16 accesiones, establecida en un área de 10 335,36 m² en la Estación Experimental Agraria Los Cedros del Instituto Nacional de Innovación Agraria (INIA), ubicada en Tumbes, Perú (Figura 1 y Cuadro 1).

Instalación de trampas y recolección de insectos. Se instalaron tres trampas tipo sándwich por cada accesión, colocadas junto al cormo de plantas adultas de cada una de las 16 accesiones. Cada trampa consistió en un fragmento fresco de pseudotallo de aproximadamente 30 cm de longitud y entre 15 y 20 cm de diámetro, cubierto con una hoja de banano de 30 × 30 cm para favorecer la atracción y el refugio de los insectos (Carvajal, 2009; Farah *et al.*, 2022). Las trampas fueron inspeccionadas a las 24 y 72 horas, y 7 días después de su instalación, registrándose y recolectándose los especímenes capturados en cada inspección. Posteriormente, los insectos fueron depositados en frascos plásticos con tapa

Cordova et al. Morfología del complejo de picudos (coleópteros) en 16 accesiones de *Musa* spp.

hermética y trasladados al Museo Entomológico de la Facultad de Ciencias Agrarias de la

Universidad Nacional de Tumbes para su identificación y análisis.

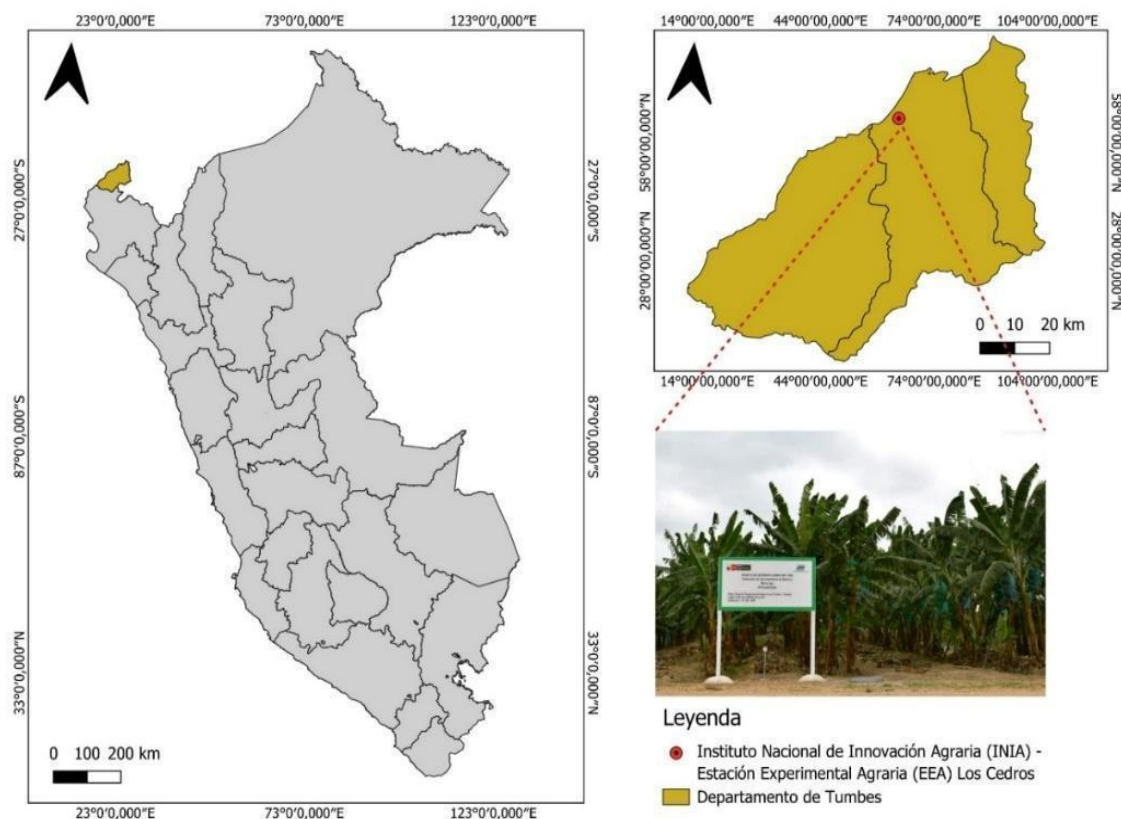


Figura 1. Ubicación de la colección de *Musa* spp. de la EEA-Los Cedros INIA, Perú.

Cuadro 1. Accesiones de la colección de *Musa* spp. de la EEA -Los Cedros INIA, Perú.

Nº de Accesoión	Variedad	Nº de Accesoión	Variedad
1	Valery	9	Filipino
2	Hartón	10	Orito
3	Gran Enano	11	Isla
4	Musa	12	Bluggoe
5	IC2	13	FHIA
6	Manzano	14	Dominico
7	Montecristo	15	Gros Michel
8	Red Dacca	16	Zapatito

Caracterización morfológica. Los especímenes fueron caracterizados morfológicamente mediante estereomicroscopía utilizando las claves taxonómicas de Sepúlveda y Rubio (2009).

Análisis molecular. Se seleccionó un individuo representativo de cada especie identificada morfológicamente, se inmovilizaron a

-20 °C durante 20 minutos y posteriormente se disecaron las patas (coxa, trocánter, fémur y tibia), cuyo tejido muscular se empleó para la extracción de ADN genómico mediante el kit Zymo BIOMICS DNA Miniprep, adaptado para insectos por Ruiz *et al.* (2025).

Posteriormente, el ADN se sometió a la amplificación del gen *COI* mediante la técnica

de reacción en cadena de la polimerasa (PCR, en inglés) utilizando los cebadores *LCO1490* (5'-GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG-3') y *HCO2198* (5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA-3'), que amplifican un fragmento de aproximadamente 710 pares de bases (pb) (Folmer *et al.*, 1994). La reacción se realizó en un volumen final de 50 µL, compuesto por 22,5 µL de agua libre de nucleasas, 10 µL de *buffer* (1×), 3 µL de MgCl₂ (1,5 mM), 1 µL de dNTPs (200 µM), 2,5 µL de cada cebador (10 µM), 0,5 µL de *GoTaq* ADN polimerasa (1 U/reacción) y 8 µL de ADN molde. El programa de amplificación consistió en una desnaturalización inicial a 95 °C durante 5 min, seguida de 35 ciclos de 95 °C por 30 s, 58 °C por 30 s y 72 °C por 1 min, con una extensión final a 72 °C durante 5 min.

Los productos de PCR se visualizaron mediante electroforesis en gel de agarosa al 2 % preparado en tampón TAE 1 X y teñido con bromuro de etidio (0,5 µg·mL). Para cada muestra se cargaron 8 µL del producto de PCR mezclados con 4 µL de *buffer* de carga (6×), mientras que el marcador de peso molecular de 1000 pb se cargó en un carril independiente (la visualización de las bandas se realizó utilizando un transiluminador UV). Luego de corroborar la amplificación del gen, este se secuenció mediante la tecnología de Sanger bidireccional, un servicio brindado por la compañía Biotecnológica Macrogen (<https://dna.macrogen.com/>).

Finalmente, los productos de secuenciación se obtuvieron lecturas en formato FASTA que se analizaron en el programa de genética evolutiva molecular (*MEGA*, en inglés) v.11 (<https://www.megasoftware.net/>), donde se alinearon las cadenas complementarias del gen *COI* de cada especie para obtener secuencias consenso. Las secuencias se introdujeron en la herramienta de búsqueda de alineación local (*BLAST*, por sus siglas en inglés) (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>), con el propósito de identificar similitudes con secuencias depositadas en la base de datos del Centro Nacional de Información Biotecnológica (*NCBI*,

en inglés) (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) para la construcción de redes de haplotipos.

La construcción de redes de haplotipos se realizó en el programa R v.4.5.1 (R Core Team, 2025) utilizando la herramienta *pegas*, ejecutado en el programa R Studio Desktop v.2025. La red de haplotipos se obtuvo mediante el algoritmo TCS implementado en la función *haploNet* (). Los haplotipos fueron identificados con la función *haplotype* () y su frecuencia se estimó mediante *haploFreq* ()).

Análisis estadístico. Los datos correspondientes al número de individuos capturados por especie en cada accesión de *Musa* spp. fueron registrados y sistematizados en Excel v.2021. Posteriormente, se realizó un análisis estadístico descriptivo basado en frecuencias absolutas para caracterizar la distribución de las especies de picudos entre las accesiones evaluadas. Con el fin de facilitar la visualización de los patrones de abundancia y distribución, se elaboró un mapa de calor, en el cual la intensidad del color representó el número de individuos registrados para cada combinación especie-accesión. El mapa de calor se generó utilizando el programa R v.4.5.1 mediante las aplicaciones *ggplot2* y *viridis*, con ajustes gráficos para mejorar la interpretación visual de los datos.

Aspectos éticos. El estudio se ejecutó mediante el permiso N°0011-2025-MIDAGRI-INIA-UO.EEA.LC-T/D proporcionado por la Estación Experimental Agraria (EEA) Los Cedros-Tumbes del Ministerio de Desarrollo Agrario y Riego (MIDAGRI) del Perú.

RESULTADOS

Caracterización morfológica. Los especímenes capturados evidenciaron diferencias morfológicas en el tamaño corporal, la coloración, la conformación del rostro y de los élitros, logrando diferenciarse en 4 especies de acuerdo con las características observadas y las claves taxonómicas empleadas (Figura 2).

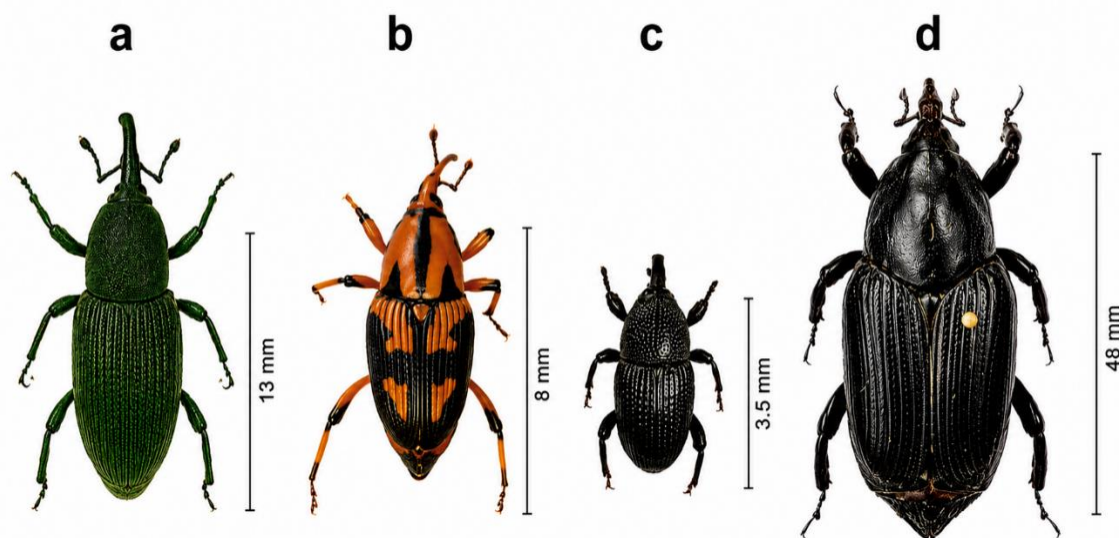


Figura 2. Ejemplares de especies del orden Coleóptera familia Curculionidae: (a) *C. sordidus*, (b) *M. hemipterus* (c) *P. mellerborgii*, (d) *R. palmarum*.

Los cuerpos poseían la característica de ser alargados u ovalados, cuya longitud osciló entre 3,5 y 48 mm. La coloración varió desde verde oscuro uniforme y negro brillante hasta patrones anaranjados con bandas negras longitudinales.

Asimismo, el rostro presentó variaciones en longitud y robustez, mientras que los élitros mostraron diferentes grados de convexidad y estriación longitudinal (Cuadro 2).

Cuadro 2. Características morfológicas del complejo de picudos.

Carácter	<i>C. sordidus</i>	<i>M. hemipterus</i>	<i>P. mellerborgii</i>	<i>R. palmarum</i>
Forma corporal	Alargado-ovalada	Ovalada	Ovalada corta	Robusta y alargada
Tamaño	13 mm	8 mm	3.5 mm	48 mm
Coloración	Verde oscuro uniforme	Amarillo-anaranjado con bandas negras	Negro brillante	Negro brillante
Rostro	Largo	Largo y delgado	Corto	Corto y grueso
Pronoto	Subcilíndrico	Trapezoidal	Ancho	Muy ancho
Élitros	Estriados	Estriados con bandas	Estriados cortos	Muy estriados y acanalados
Robustez corporal	Moderada	Moderada	Baja	Muy alta

Redes de haplotipos. El análisis de las redes de haplotipos evidenció distintos patrones de variación genética entre las secuencias obtenidas en Tumbes, Perú, y las secuencias homólogas

disponibles en el banco de genes del NCBI para las especies de Curculionidae evaluadas (Figura 3).

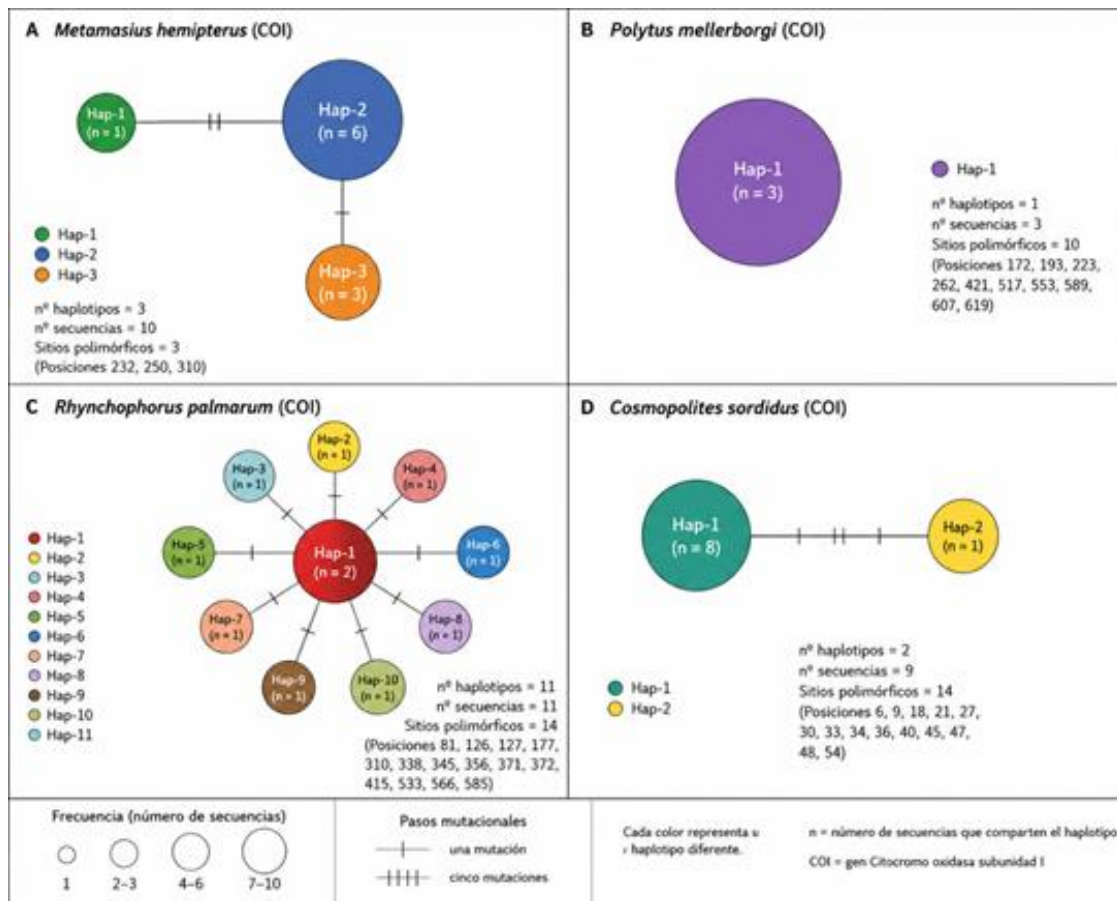


Figura 3. Redes de haplotipos del gen COI de especies de Curculionidae obtenidas en Tumbes, Perú, y comparadas con secuencias de referencia del banco de genes.

En *M. hemipterus*, la secuencia procedente de Tumbes conformó un haplotipo exclusivo (Hap-1), diferenciado de los haplotipos representados por las secuencias de referencia mediante tres sitios polimórficos. En *P. mellerborgii*, la secuencia de Tumbes compartió un único haplotipo con las secuencias de referencia, sin detectarse variación haplotípica en el fragmento del gen COI analizado. En *R. palmarum*, la secuencia de Tumbes correspondió a Hap-1, mientras que las secuencias del banco de genes se distribuyeron en diez haplotipos adicionales, lo que evidencia una mayor diversidad haplotípica en el conjunto de secuencias de referencia. Por su parte, en *C. sordidus*, la secuencia obtenida en Tumbes se agrupó en el mismo haplotipo que la mayoría de las secuencias de referencia, aunque una secuencia adicional del banco de genes conformó un segundo haplotipo, indicando la

existencia de dos variantes haplotípicas para esta especie.

Frecuencia del complejo de picudos. El mapa de calor mostró una distribución heterogénea de las especies de curculiónidos entre las 16 accesiones de *Musa* spp. *C. sordidus* y *M. hemipterus* fueron las especies predominantes y estuvieron presentes en la mayoría de las accesiones, alcanzando sus mayores abundancias en la accesión 1 (36 y 29 individuos, respectivamente). En contraste, *P. melanoborqi* se registró únicamente en la accesión 16, mientras que *R. palmarum* presentó una distribución restringida a cuatro accesiones y bajas frecuencias de captura. Las accesiones 1, 2, 7 y 16 concentraron los mayores números de individuos, mientras que las accesiones 9, 10, 14 y 15 registraron las menores capturas (Figura 4).

Cordova et al. Morfología del complejo de picudos (coleópteros) en 16 accesiones de *Musa* spp.

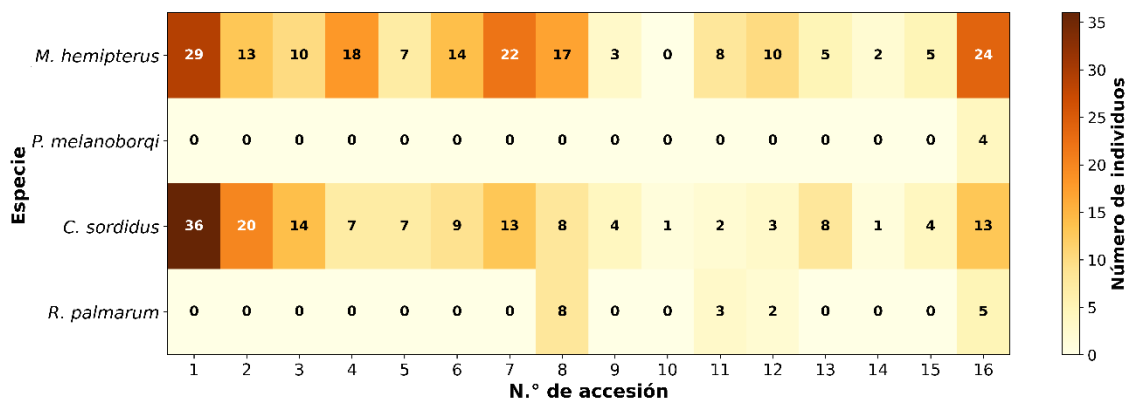


Figura 4. Mapa de calor de la frecuencia de captura de especies de curculiónidos en las accesiones de *Musa* spp.

DISCUSIÓN

La caracterización morfológica de los ejemplares capturados permitió diferenciar cuatro especies pertenecientes a la familia Curculionidae (*C. sordidus*, *M. hemipterus*, *P. mellerborgii* y *R. palmarum*) mediante caracteres diagnósticos relacionados con la forma corporal, la longitud y conformación del rostro, la morfología del pronoto, el patrón de estriación de los élitros y la coloración externa. Estos caracteres constituyen rasgos taxonómicos ampliamente utilizados para la identificación de curculiónidos, debido a que presentan una elevada estabilidad intraespecífica y permiten discriminar especies morfológicamente próximas (Mckenna et al., 2018; Suhriani et al., 2023; Ahmed et al., 2025).

Aunque los cuatro curculiónidos pertenecen a la misma familia, presentaron una marcada variación en el tamaño corporal, que osciló entre 3,5 y 48 mm, así como diferencias en la robustez corporal y en la conformación del rostro (Fleuret et al., 2022; Carvalho et al., 2023; Suhriani et al., 2023). Estas variaciones reflejan adaptaciones morfofuncionales asociadas con sus hábitos alimenticios y reproductivos, particularmente en especies xilófagas o rizófagas, donde la longitud del rostro determina la capacidad de perforar diferentes tejidos vegetales para la alimentación y la oviposición (Bonal et al., 2011; Huang et al., 2018; Matsumura et al., 2021).

Posteriormente, el análisis de la frecuencia de captura reveló una distribución diferencial del complejo de picudos entre las 16 accesiones de *Musa* spp., con un predominio marcado de *C. sordidus* y *M. hemipterus*. Este patrón coincide

con la evidencia generada en sistemas bananeros de América Latina, África y Asia, donde ambas especies constituyen los principales integrantes del complejo de curculiónidos asociados al cultivo (Gold et al., 2001; Velepucha et al., 2019; Angulo et al., 2020; Bakaze et al., 2022). La amplia representación de *C. sordidus* es consistente con su reconocimiento como la plaga clave del banano a escala mundial, por la elevada capacidad destructiva de sus larvas sobre el cormo y el sistema radical, condición que limita el desarrollo vegetativo, compromete la estabilidad de la planta y ocasiona pérdidas significativas de productividad (Gold et al., 2001; Heck et al., 2021; Castro et al., 2024). En concordancia, estudios desarrollados en África la identifican de forma reiterada como el principal insecto limitante de *Musa* spp., particularmente en bananos de altura y plátanos (Twesigye et al., 2018; Bakaze et al., 2022), mientras que registros provenientes de Asia y otras regiones productoras evidencian una distribución ampliamente extendida, incluso fuera de sus áreas tradicionales de cultivo, lo que confirma su carácter cosmopolita y su relevancia fitosanitaria global (Gupta y Kumar, 2023; Al-Sarar et al., 2024). Por su parte, aunque la evidencia disponible sobre *M. hemipterus* es comparativamente menor, diversos estudios coinciden en señalarla como un componente relevante del complejo de picudos, especialmente en plantaciones con tejidos senescentes, heridas mecánicas o elevados niveles de infestación. Tanto larvas como adultos excavan galerías en pseudotallos y cormos, generalmente entre 20 y 100 cm sobre la superficie del suelo, favoreciendo el debilitamiento estructural de las plantas, el

incremento del riesgo de quiebre y la reducción del rendimiento del cultivo (Tabima *et al.*, 2023; Mondragon *et al.*, 2026).

El análisis de las redes de haplotipos permitió evidenciar diferencias importantes en la estructura genética de las cuatro especies de Curculionidae asociadas a las accesiones de *Musa* spp., lo que refleja distintos patrones evolutivos y de dispersión poblacional. Aunque todas las especies fueron identificadas mediante el mismo marcador mitocondrial (COI), la diversidad haplotípica observada fue claramente diferente entre ellas, lo que sugiere que cada especie presenta una historia demográfica y evolutiva particular. El gen COI constituye uno de los marcadores moleculares más utilizados para estudios de genética poblacional debido a su elevada tasa de sustitución, herencia materna y capacidad para discriminar linajes intraespecíficos, permitiendo identificar variantes genéticas y reconstruir relaciones genealógicas entre poblaciones geográficamente separadas (Hebert *et al.*, 2003; Ward, 2009).

En *M. hemipterus*, la secuencia de Tumbes conformó un haplotipo exclusivo, separado de las secuencias de referencia mediante tres sitios polimórficos. Este resultado sugiere la existencia de una variante genética no representada previamente en las secuencias disponibles en el banco de genes, lo que podría reflejar procesos locales de diferenciación genética favorecidos por el aislamiento geográfico, la deriva genética o la acumulación gradual de mutaciones neutrales (Friis *et al.*, 2018; Yannic *et al.*, 2018). La presencia de haplotipos exclusivos ha sido descrita en poblaciones de insectos fitófagos sometidas a condiciones ambientales particulares o con limitado intercambio genético entre regiones, constituyendo un indicador de estructuración poblacional más que de diferenciación específica (Martínez *et al.*, 2021; Tao *et al.*, 2023; Pilap *et al.*, 2025). Sin embargo, considerando que el presente estudio sólo analizó un fragmento del gen COI y un individuo representativo por especie, estos resultados deben interpretarse con cautela y requieren ser confirmados mediante un mayor número de muestras y marcadores moleculares adicionales, preferentemente nucleares, que permitan evaluar con mayor resolución la estructura genética de las poblaciones de *M. hemipterus* presentes en el norte del Perú.

En contraste, *P. mellerborgii* presentó un único

haplotipo compartido entre la secuencia de Tumbes y todas las secuencias de referencia incluidas en el análisis. La ausencia de variación haplotípica en el fragmento analizado indica una elevada conservación del gen COI para esta especie y sugiere una baja diversidad genética mitocondrial en las poblaciones actualmente disponibles en las bases de datos. Patrones similares han sido descritos en insectos que experimentaron procesos recientes de expansión poblacional o en especies cuyos niveles de flujo génico han contribuido a mantener una escasa diferenciación mitocondrial entre regiones geográficas (Ward, 2009). Se ha demostrado que diferentes especies de insectos poseen baja diferenciación mitocondrial, haplotipos centrales compartidos o redes estrelladas tras expansiones recientes, y otros mantienen esa homogeneidad por migración extensa y flujo génico continuo entre regiones (Cao *et al.*, 2019; Silva *et al.*, 2020; De Rosas *et al.*, 2023; Dhillon *et al.*, 2026). No obstante, una baja variación en COI no equivale necesariamente a baja diversidad del genoma completo, porque distintos marcadores capturan escalas temporales, tasas de mutación y componentes del genoma diferentes (Fischer *et al.*, 2017; Hui *et al.*, 2017). Esto significa que, aunque el COI sea muy similar entre los individuos, el resto del ADN puede contener una variabilidad mucho mayor. Es decir, el COI representa solo una pequeña fracción del genoma (Fang *et al.*, 2022; Ozdemir *et al.*, 2025). En consecuencia, la uniformidad haplotípica observada en *P. mellerborgii* representa una primera aproximación al conocimiento de la estructura genética de esta especie y constituye una base para futuros estudios de genética poblacional en Sudamérica.

Por su parte, *R. palmarum* exhibió el patrón de diversidad genética más amplio entre las especies evaluadas, registrándose once haplotipos en el conjunto de secuencias analizadas. Aunque la secuencia de Tumbes correspondió al haplotipo predominante (Hap-1), las secuencias de referencia se distribuyeron en diez haplotipos adicionales, lo que evidencia una considerable variabilidad mitocondrial dentro de la especie. Esta elevada diversidad resulta consistente con la amplia distribución geográfica de *R. palmarum* en el continente americano y con su capacidad para colonizar diferentes hospederos pertenecientes

Cordova et al. Morfología del complejo de picudos (coleópteros) en 16 accesiones de *Musa* spp.

principalmente a la familia Arecaceae, además de otros ambientes agrícolas donde se dispone de tejidos vegetales en descomposición (Giblin *et al.*, 2013; Ponce *et al.*, 2022). Se ha evidenciado que especies con amplias distribuciones geográficas y elevada capacidad de dispersión suelen presentar mayores niveles de diversidad haplotípica debido a la acumulación de mutaciones en poblaciones parcialmente aisladas y a la coexistencia de múltiples linajes maternos (Twyford *et al.*, 2020; Scribner *et al.*, 2024). De acuerdo con Zuykova *et al.* (2018) y Benovics *et al.* (2025), especies ampliamente distribuidas pueden mantener alta diversidad haplotípica cuando combinan dispersión extensa con historia de colonización, aislamiento parcial e IBD o refugios múltiples. En este sentido, la red de haplotipos obtenida respalda la existencia de una mayor complejidad genética para *R. palmarum* en comparación con las otras especies del complejo evaluado.

Finalmente, *C. sordidus* presentó únicamente dos haplotipos, predominando ampliamente el compartido entre la secuencia de Tumbes y la mayoría de las secuencias de referencia. Este patrón sugiere una baja diferenciación genética mitocondrial y coincide con estudios realizados en poblaciones de esta especie en diferentes regiones productoras de banano, donde se ha descrito una reducida variabilidad genética atribuida a la dispersión mediada por el intercambio de material de propagación y a la expansión de linajes ampliamente distribuidos (Velepucha *et al.*, 2019; Bakaze *et al.*, 2022). La presencia de un haplotipo predominante sugiere una baja variabilidad del marcador mitocondrial COI en la población analizada. Sin embargo, la identificación de un segundo haplotipo evidencia la existencia de variación genética intraespecífica, cuya magnitud y distribución requieren ser evaluadas mediante estudios poblacionales que incluyan un mayor número de individuos, una cobertura geográfica más amplia y marcadores moleculares complementarios, especialmente de origen nuclear (Lee *et al.*, 2023; Owaresat *et al.*, 2026; Sharma *et al.*, 2026). De acuerdo con Blekhman *et al.* (2020) y Lu *et al.* (2026), las poblaciones invasoras o cultivadas pueden parecer simples en COI, pero aún conservar haplotipos únicos o raros con valor poblacional. La principal brecha no es detectar que existe variación, sino estimar cuánta variación hay y cómo se distribuye entre localidades

(Phillips *et al.*, 2019; Martin *et al.*, 2019). Estos resultados sugieren que la población de *C. sordidus* de Tumbes forma parte de un linaje mitocondrial ampliamente distribuido, posiblemente favorecido por el intercambio de material de propagación de banano. No obstante, esta inferencia deberá confirmarse mediante estudios con marcadores nucleares, un mayor número de individuos y una cobertura geográfica más amplia.

CONCLUSIONES

La caracterización morfológica, el análisis de la frecuencia de captura y la evaluación de las redes haplotípicas basadas en el gen COI evidenciaron diferencias taxonómicas, ecológicas y genéticas entre las especies del complejo de picudos asociadas a las accesiones de *Musa* spp. El predominio de *C. sordidus* y *M. hemipterus* confirma su importancia fitosanitaria en el cultivo del banano y respalda su papel como los principales componentes del complejo de Curculionidae en la zona de estudio. Asimismo, los patrones haplotípicos observados, caracterizados por la presencia de haplotipos exclusivos en algunas especies y de linajes mitocondriales ampliamente distribuidos en otras, aportan nueva evidencia sobre la diversidad genética y la historia evolutiva de estos curculiónidos en el norte del Perú. En este contexto, los resultados constituyen una base para futuras investigaciones orientadas a caracterizar con mayor resolución la estructura genética y la conectividad poblacional mediante un muestreo más amplio y el empleo de marcadores moleculares complementarios, contribuyendo al diseño de estrategias de vigilancia y manejo fitosanitario sustentadas en evidencia molecular.

LITERATURA CITADA

1. Agurto, C.D.G., J.N.Q. Guerrero y R.M.G. Batista. 2019. Alternativas para el control de picudo negro (*Cosmopolites sordidus* G.) en el cultivo de banano convencional. Revista Científica Agroecosistemas 7(2): 103-110.
2. Ahmed, A.Y., N. Khudhair y W.D.M. Al-Obeidi. 2025. Taxonomic and Morphological

- Analysis of the Weevil *Schelopius planifrons* Fåhraeus, 1840 (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae) from Ramadi, Iraq. IOP Conference Series: Earth and Environmental Science 1449.
3. Al-Sarar, A., Y. Abobakr, A.A. Alzabib y A. Saleh. 2024. First Report on Banana Weevil, *Cosmopolites sordidus* (Germar 1823) (Coleoptera: Curculionidae), an Exotic Economically Important Pest from Saudi Arabia. Neotropical Entomology 53: 461-468.
 4. Angulo Angulo, W.J., J.G. Osorio, J.E. Muñoz Flórez y D. Riascos Ortíz. 2020. Monitoreo y captura de picudos del plátano y banano. <https://repositorio.unal.edu.com> (consulta de diciembre, 2025).
 5. Bakaze, E., W. Tinzaara, C. Gold y J. Kubiriba. 2022. The status of research for the management of the banana weevil, *Cosmopolites sordidus* (Germar) (Coleoptera: Curculionidae) in Sub-Saharan Africa. European Journal of Agriculture and Food Sciences 4(2): 39-51.
 6. Benovics, M., A. Šimková, P. Papežik, K. Cívánová Křížová, M. Ondračková, M. Zach y M. Seifertová. 2025. Novel molecular data for diploids reveal similar mitochondrial and ribosomal phylogenies, unexpected geographical structure, and intra-individual mito-nuclear incompatibilities. Zoological Journal of the Linnean Society 203(4): zla021.
 7. Blekhman, A., I. Goryacheva, D. Schepetov e I. Zakharov. 2020. Variability of the mitochondrial CO1 gene in native and invasive populations of *Harmonia axyridis* Pall. comparative analysis. PLOS ONE 15(4): e0231009.
 8. Bonal, R., J.M. Espelta y A.P. Vogler. 2011. Complex selection on life-history traits and the maintenance of variation in exaggerated rostrum length in acorn weevils. Oecologia 167(4): 1053-1061.
 9. Cao, L.Z. y K.M. Wu. 2019. Genetic diversity and demographic history of globe skimmers (Odonata: Libellulidae) in China based on microsatellite and mitochondrial DNA markers. Scientific Reports 9(1): 8619.
 10. Carvalho, T.D.S., C.A.D.D. Silva, C.F. Martins, L.L.D. Silva, J.C. Zanuncio y J.E. Serrão. 2023. Morphology and morphometry of the reproductive tract of the cotton boll weevil after prolonged feeding on alternative diets. Insects 14(6): 571.
 11. Castillo, H. y G. Montenegro. 2022. Evaluación de cuatro tipos de trampas para monitoreo y control de *Cosmopolites sordidus* y *Metamasius hemipterus* (Coleoptera: Curculionidae) en cultivos de plátano en Bocas del Toro, Panamá. Revista Semilla del Este 3(1): 161-170.
 12. Castro Valarezo, W.J. 2024. Evaluación de biocontroladores en el manejo de *Cosmopolites sordidus* y *Metamasius hemipterus* en el cultivo de banano de la finca “La Chinita” en la zona de Baba. Trabajo de Grado de Licenciatura, Universidad Técnica de Babahoyo. <https://dspace.utb.edu.ec> (consulta de diciembre, 2025).
 13. Cerna Mercado, R.H. 2022. Evaluación de cuatro tipos de trampas en el control biológico del picudo negro del plátano *Cosmopolites sordidus* en tres distritos de la región Ucayali, Perú. Trabajo de Grado de Maestría, Universidad Nacional de Ucayali. <https://apirepositorio.unu.edu.pe> (consulta de diciembre 15, 2025).
 14. Chamorro, M.L., B.A. de Medeiros y B.D. Farrell. 2021. First phylogenetic analysis of Dryophthorinae (Coleoptera, Curculionidae) based on structural alignment of ribosomal DNA reveals Cenozoic diversification. Ecology and Evolution 11(5): 1984-1998.
 15. Collins, J., L. Treverrow y M. Lambkin. 1991. Organophosphorus insecticide resistance and its management in the banana weevil borer, *Cosmopolites sordidus* (Germar) (Coleoptera: Curculionidae), in Australia. Crop Protection 10(3): 215-221.
 16. De Rosas, A.P.R. y B. García. 2023. Population genetic diversity in *Nezara viridula* by analysis of mitochondrial control region sequences. Agricultural and Forest Entomology 26(1): 51-61.
 17. Dhillon, M.K., J. Jaba, A. Tanwar, K. Ashok, S.P. Gogineni y P.R. Shashank. 2026. Population genetic structure of *Chilo*

Cordova et al. Morfología del complejo de picudos (coleópteros) en 16 accesiones de *Musa* spp.

- partellus* (Swinhoe) (Lepidoptera: Crambidae) in India to unravel the genetic diversity: insights from multilocus mitochondrial DNA markers. *Bulletin of Entomological Research* 1-11.
18. Fang, D.A., H. Luo, M. He, C. Mao, Z. Kuang, H. Qi y Y. Li. 2022. Genetic diversity and population differentiation of naked carp (*Gymnocypris przewalskii*) Revealed by cytochrome oxidase subunit I and d-loop. *Frontiers in Ecology and Evolution* 10: 827654.
 19. Farah, S., G.B. Sánchez, C.A. Sacoto, E.H. Moran y A. Alvarado. 2022. Eficacia de trampas etológicas para el control de *Cosmopolites sordidus* en banano (*Musa* spp.) en la Hacienda Mechita del cantón Pueblo Viejo, Ecuador. RTE: Revista Tecnológica ESPOL 34(4): 69-79.
 20. Fischer, M.C., C. Rellstab, M. Leuzinger, M. Roumet, F. Gugerli, K.K. Shimizu y A. Widmer. 2017. Estimating genomic diversity and population differentiation-an empirical comparison of microsatellite and SNP variation in *Arabidopsis halleri*. *BMC Genomics* 18(1): 69.
 21. Fleurot, E., S. Venner, P.F. Péliesson, F. Débias y M.C. Bel-Venner. 2022. The morphological allometry of four closely related and coexisting insect species reveals adaptation to the mean and variability of the resource size. *Oecologia* 200(1): 159-168.
 22. Folmer, O., M. Black, W. Hoeh, R. Lutz y R. Vrijenhoek. 1994. Cebadores de ADN para la amplificación de la subunidad I del citocromo c oxidasa mitocondrial de diversos invertebrados metazoos. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* 3(5): 294-299.
 23. Friis, G., G. Fandos, A.J. Zellmer, J.E. McCormack, B.C. Faircloth y B. Milá. 2018. Genome-wide signals of drift and local adaptation during rapid lineage divergence in a songbird. *Molecular Ecology* 27(24): 5137-5153.
 24. Giblin-Davis, R.M., J.R. Faleiro, J.A. Jacas, J.E. Peña y P.S.P.V. Vidyasagar. 2013. Biology and management of the red palm weevil, *Rhynchophorus ferrugineus*. En: Potential invasive pests of agricultural crops. CABI. Wallingford, Reino Unido.
 25. Gold, C.S., H. Kagezi, G. Night y P. Ragama. 2004. The effects of banana weevil, *Cosmopolites sordidus* (Germar), damage on highland banana growth, yield and stand duration in Uganda. *Annals of Applied Biology* 145: 263-269.
 26. Gold, C.S., J.E. Pena y E.B. Karamura. 2001. Biology and integrated pest management for the banana weevil *Cosmopolites sordidus* (Germar) (Coleoptera: Curculionidae). *Integrated Pest Management Reviews* 6(2): 79-155.
 27. Gold, C. y E. Messiaens. 2000. El picudo negro del banano *Cosmopolites sordidus*. Plagas de Musa, hoja divulgativa N° 4. INIBAP. <https://n9.cl/7e26q> (consulta de noviembre, 2015).
 28. Guerra Abanto, D.J. 2018. Comparativo de trampas para el control del picudo negro (*Cosmopolites sordidus* Germar, 1824) en el cultivo de plátano (*Musa paradisiaca*), en Aguaytía. <https://www.lareferencia.info> (consulta de noviembre, 2025).
 29. Gupta, R. y M. Kumar. 2023. A study on the root borer pest (*Cosmopolites sordidus*) affecting banana cultivation and its cosmopolitan distribution in the Bihar region. *International Journal of Agriculture and Nutrition*. <https://n9.cl/qjswmd> (consulta de noviembre, 2025).
 30. Hebert, P.D., A. Cywinska, S.L. Ball y J.R. DeWaard. 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270(1512): 313-321.
 31. Heck, D.W., G. Alves y E.S. Mizubuti. 2021. Weevil borers affect the spatio-temporal dynamics of banana Fusarium wilt. *Journal of Fungi* 7(5): 329.
 32. Huang, Y., Y. Ao, M. Jiang y M.O. Way. 2018. Variation of body size in rice water weevil (Coleoptera: Curculionidae) and its associations with population biology. *Journal of Insect Science* 18(1): 4.
 33. Hui, M., A. Nuryanto y M. Kochzius. 2017. Concordance of microsatellite and mitochondrial DNA markers in detecting

- genetic population structure in the boring giant clam *Tridacna crocea* across the Indo-Malay Archipelago. *Marine Ecology* 38(1): e12389.
34. Lee, J., S. Kwon, M.D. Ubagan, T. Lee y S. Shin. 2023. Genetic diversity and population dynamics of invasive *Asciidiella aspersa*: Insights from cytochrome oxidase subunit I and 18S rDNA analyses in Korean and global populations. *Water* 15(22): 3886.
 35. Lira, A.D.O., A.A. Santos, H.N.B. Da Silva y P.C. Grossi. 2026. First Records of Two Invasive Weevils (Coleoptera, Curculionidae, Dryophthorinae) in Brazil with Quarantine Potential. *Neotropical Entomology* 55(1): 13.
 36. Lu, Y., B. Liu, W. Huang, A. Cheng, M. Luo, Q. Cheng y Y. Wang. 2026. Genetic diversity in wild and cultured populations of *Rhopilema esculentum* inferred from mitochondrial COI sequences. *Israeli Journal of Aquaculture-Bamidgeh* 78(1).
 37. Martin, F.N., Y. Zhang, D.E. Cooke, M.D. Coffey, N.J. Grünwald y W.E. Fry. 2019. Insights into evolving global populations of *Phytophthora infestans* via new complementary mtDNA haplotype markers and nuclear SSRs. *PLOS ONE* 14(1): e0208606.
 38. Martinez-Sañudo, I., C. Perin, G. Cavaletto, G. Ortis, P. Fontana y L. Mazzon. 2021. Studying genetic population structure to shed light on the demographic explosion of the rare species *Barbitistes vicetinus* (Orthoptera, Tettigoniidae). *PLoS One* 16(5): e0250507.
 39. Martínez-Solórzano, G.E., y J.C. Rey-Brina. 2021. Bananos (*Musa AAA*): Importancia, producción y comercio en tiempos de Covid-19. *Agronomía Mesoamericana* 32(3): 1034-1046.
 40. Matsumura, Y., M. Jafarpour, M. Reut, B. Shams Moattar, A. Darvizeh, S.N. Gorb y H. Rajabi. 2021. Excavation mechanics of the elongated female rostrum of the acorn weevil *Curculio glandium* (Coleoptera; Curculionidae). *Applied Physics A* 127(5): 348.
 41. McKenna, D.D., D.J. Clarke, R. Anderson, J. J. Astrin, S. Brown, L. Chamorro y G. Zhang. 2018. Morphological and molecular perspectives on the phylogeny, evolution, and classification of weevils (Coleoptera: Curculionoidea): Proceedings from the 2016 International Weevil Meeting. *Diversity* 10(3): 64.
 42. Mehendran, Y., T. Kartheeswaran y N.D. Kodikara. 2022. Banana freshness identification using image processing techniques. 2022 7th International Conference on Business and Industrial Research (ICBIR) 347-352.
 43. Mondragon-Herrera, E., L.M. Mena-Chacon, S.T. Leiva-Espinoza y A.F. Huaman-Pilco. 2026. New Record of *Metarhizium brunneum* Infecting Banana Weevil in Peru: Implications for Biological Control. *Journal of Fungi* 12(5): 363.
 44. Owaresat, J.K., D. Dey, M.A.H. Siam, M.A. Anam y A.Z. Siddiki. 2026. Genetic diversity, phylogeography, population structure, and demographic history of wild *Catla catla* at a transboundary scale across South Asia revealed by Mitochondrial COI sequences. *PLOS ONE* 21(2): e0341820.
 45. Ozdemir, I.O., I. Turan, M. Alkan, C. Tuncer, V. Walton y G. Özer. 2025. Invasive insect genetics: Start codon targeted (SCoT) markers provide superior data to describe genetic diversity of brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys*, in a newly colonized region. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 173(10): 1097-1111.
 46. Phillips, J.D., D.J. Gillis y R.H. Hanner. 2019. Incomplete estimates of genetic diversity within species: Implications for DNA barcoding. *Ecology and Evolution* 9(5): 2996-3010.
 47. Pilap, W., N. Pradit, C. Jaroenchaiwattanachote, J. Saijuntha, W. Kongbuntad, W. Tawong y W. Saijuntha. 2025. Unveiling Genetic Variation in the Seed Bug *Spilostethus pandurus* (Scopoli, 1763) (Hemiptera: Lygaeidae) in Thailand Using Mitochondrial CO1 Sequence. *Biology* 14(8): 1022.
 48. Ponce-Méndez, M., M.A. García-Martínez, R. Serna-Lagunes, R. Lasa-Covarrubias, E. Presa-Parra, J. Murguía-González y C. Llarena-Hernández. 2022. Local agricultural management filters morphological traits of the South American palm weevil

Cordova et al. Morfología del complejo de picudos (coleópteros) en 16 accesiones de *Musa* spp.

- (*Rhynchophorus palmarum* L.; Coleoptera: Curculionidae) in ornamental palm plantations. *Agronomy* 12(10): 2371.
49. Ruiz-Polo, A.A., A.M. Vigil-Correa, L.E. Niño-Mendoza y R.E. Santillan-Valdivia. 2025. Molecular characterization of *Panstrongylus chinai* from northern Peru and its phylogenetic relationship to ecuadorian populations using the COI gene. *Revista Peruana de Medicina Experimental y Salud Pública* 42(1): 6-13.
 50. Saltos, D., y O. Vera. 2022. Evaluación de trampas para el control de picudo negro (*Cosmopolites sordidus*) y rayado (*Metamasius hemipterus*) con la incorporación de dos insecticidas en el cultivo de banano (*Musa paradisiaca*) en el cantón La Maná, provincia de Cotopaxi. <https://n9.cl/tookv2> (consulta de diciembre, 2025).
 51. Santiago Corisepa, K.V., A. Lizárraga Farfán y E. Yábar Landa. 2022. Aportes al conocimiento de entomofauna asociada al plátano (*Musa paradisiaca*), Madre de Dios, Perú. *Agroindustrial Science* 12(2): 169-174.
 52. Scribner, K.T., S.L. Talbot, B.J. Pierson, J.D. Robinson, R.B. Lanctot, D. Esler y K. Dickson. 2024. A phylogeographical study of the discontinuously distributed Harlequin Duck (*Histrionicus histrionicus*). *Ibis* 166(4): 1218-1240.
 53. Sepúlveda-Cano, P.A. y J.D. Rubio-Gómez. 2009. Especies de Dryophthorinae (Coleoptera: Curculionidae) asociadas a plátano y banano (*Musa* spp.) en Colombia. *Acta Biológica Colombiana* 14(2): 49-72.
 54. Sharma, G., D. Das, S. Mishra, R. Bhutiani y D.K. Sarma. 2026. Mitochondrial COI gene-based population genetic structure and diversity of *Aedes aegypti* populations across diverse climatic regions of India. *Acta Trópica* 108043.
 55. Silva, C.S., E.M. Cordeiro, J.B. de Paiva, P.M. Dourado, R.A. Carvalho, G. Head y A.S. Correa. 2020. Population expansion and genomic adaptation to agricultural environments of the soybean looper, *Chrysodeixis includens*. *Evolutionary Applications* 13(8): 2071-2085.
 56. Suhriani, S., W.A. Panhwar y A.M. Shaikh. 2023. Studies on the morphology and molecular characterization of stored grain weevils *Sitophilus* (Curculionidae: Coleoptera) from khairpur, Sindh-Pakistan. *Pakistan Journal of Biotechnology* 20(2): 258-268.
 57. Tabima, L., E. Silva Gómez y A. Gaigl. 2023. Susceptibility of *Cosmopolites sordidus* (Germar) (Coleoptera: Curculionidae) to *Heterorhabditis* sp. (Poinar), *Steinernema feltiae* (Filipjev) and isolates of entomopathogenic fungi. *Egyptian Journal of Biological Pest Control* 33(1): 20.
 58. Tao, X., Z. Li, T. Qiao, X. Kan, X. Zhou, J. Jiang y E. Sun. 2023. Genetic diversity and differentiation of *Dermatophagoides farinae* (Astigmata: Pyroglyphidae) populations in different habitats. *International Journal of Acarology* 49(3-4): 231-238.
 59. Twesigye, C.K., K. Ssekatawa, A. Kiggundu, W. Tushemereirwe, E. Matovu y E. Karamura. 2018. Corm damage caused by banana weevils *Cosmopolites sordidus* (Germar) collected from different banana growing regions in Uganda. *Agriculture & Food Security* 7(1): 73.
 60. Twyford, A.D., E.L. Wong y J. Friedman. 2020. Multi-level patterns of genetic structure and isolation by distance in the widespread plant *Mimulus guttatus*. *Heredity* 125(4): 227-239.
 61. Vallejo, L.F., R. Sánchez y M. Salgado. 2007. Redescrición del adulto y descripción de los estados inmaduros de *Cosmopolites sordidus* Germar, 1824 (Coleoptera: Curculionidae): el picudo negro barrenador del plátano en Colombia. *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural* 11(1): 361-375.
 62. Velepucha, Y.E., J.N.Q. Guerrero y R.M.G. Batista. 2019. Determinación de la eficiencia de diferentes trampas para el control de picudo negro (*Cosmopolites sordidus*) en banano orgánico. *Revista Científica Agroecosistemas* 7(1): 171-180.
 63. Ward, R.D. 2009. DNA barcode divergence among species and genera of birds and fishes. *Molecular Ecology Resources* 9(4): 1077-1085.

64. Yannic, G., J. Ortego, L. Pellissier, N. Lecomte, L. Bernatchez y S.D. Côté. 2018. Linking genetic and ecological differentiation in an ungulate with a circumpolar distribution. *Ecography* 41(6): 922-937.
65. Zuykova, E.I., E.P. Simonov, N.A. Bochkarev, S.A. Abramov, N.G. Sheveleva y A.A. Kotov. 2018. Contrasting phylogeographic patterns and demographic history in closely related species of *Daphnia longispina* group (Crustacea: Cladocera) with focus on North-Eastern Eurasia. *PLOS ONE* 13(11): e0207347.