



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS

**DESEMPEÑO DEL GUSANO ROJO DE MAGUEY
Comadia redtenbacheri Hamm. (LEPIDOPTERA:
COSSIDAE) EN DIFERENTES HOSPEDEROS.**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(AMBIENTAL)**

**P R E S E N T A
BIOL. VANIA CHAGOYA LIZAMA**

DIRECTOR DE TESIS: DR. ZENÓN CANO SANTANA

MÉXICO, D.F.

DICIEMBRE DE 2008.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer de manera especial al Dr. Zenón Cano Santana quien cuenta con toda mi admiración, respeto y cariño. Mil gracias Zenón por todo tu apoyo, por las enseñanzas tanto académicas como de vida, por haberme formado, por tus consejos, energía, disposición y protección, por confiar en mí e impulsarme siempre a seguir adelante, ¡Lo logramos!.

Gracias al Dr. Carlos Rafael Cordero Macedo y al M. en C. Moisés Armando Luis Martínez, miembros de mi Comité Tutoral, por sus atinados comentarios, su paciencia y apoyo durante la realización de este trabajo.

Al Dr. Santiago Zaragoza Caballero, Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza y Dra. Rosa Gabriela Castaño Meneses por su pronta revisión y sus comentarios para mejorar este trabajo.

A la beca CONACYT No. 193060 ¡¡Bendita beca!! con la cual pude mantenerme y dedicarme exclusivamente a mis estudios durante dos años.

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, por la oportunidad de formar parte éste.

AGRADECIMIENTOS

Dedico este trabajo a mis padres, gracias por impulsarme siempre, por hacerme ser quien soy, por su apoyo incondicional y todo su amor, ¡Los amo con todo mi corazón!.

A mi chaparrito, el amor de mi vida, por estar conmigo siempre. Gracias por todos los momentos juntos, las presiones, jalones de orejas, por tu paciencia, por todo tu apoyo, pero sobre todo por tu amor. Tú mejor que nadie sabes lo que el término de este trabajo significa para mí, ¡Te amo Bernardo!.

A Zazil por estar siempre conmigo, por tu apoyo, por tus consejos y deseos lindos, ¡Te amo hermanita!.

A Charly, gracias cuñado por ayudarme en los muestreos, por soportar el agua fría ¡jajaja! y por todo tu apoyo.

Al Sr. Enrique Baig y la Sra. Rosa María Osorio, por crear a esa persona que compartirá mi vida siempre, por las noches de desvelo y por mantener abiertas las puertas de su casa para mí, ¡Los quiero!.

A mi amigo Enrique Llanos, por su ayuda en el muestreo en San Martín, por todos los momentos compartidos, las tunas, los botones jóvenes y maduros, los frutos seniles, los tacos, los viajes, las consultas a mitad de la noche, etc. ¡Gracias miijo!

A la familia Camarillo por su hospitalidad y proporcionarnos todas las facilidades para el muestreo. Gracias Aracely por la comida tan rica y tu disposición para ayudar. Gracias Javier por la ayuda en el muestreo y por todas las molestias causadas.

Gracias al Sr. Javier Camarillo Medina por su apoyo, por el traslado y compartir sus experiencias con el gusano rojo.

A las autoridades del municipio de Monjas, Oaxaca, gracias por todas las facilidades otorgadas para la realización de este trabajo.

A las autoridades de San Martín, Zacatecas, por las facilidades otorgadas para la realización de este trabajo.

A los Sres. Juan (Monjas) y Toribio (San Martín) porque sin su experiencia en el trabajo de campo jamás hubiera terminado de sacar las plantas de las área correspondientes.

A Hebe Marina por ser mi segunda hermana. ¡Te quiero mucho viejita!

A mis compadres Gabriel y Vero, por todo su apoyo y ánimo para concluir este trabajo.

A Katy por soportarme en mis días de estrés, por su apoyo y su amistad.

A todos aquellos que me ayudaron en alguno de los tantos proyectos iniciados: mi buen amigo Neto, al gran Juliancito, a Víctor, Marcela, Ernesto, Audrea y todos aquellos que por falta de memoria a largo plazo se me escapan en este momento.

¡GRACIAS A TODOS!

ÍNDICE

RESUMEN	1
1.-INTRODUCCIÓN	3
2.- ANTECEDENTES	5
3.- OBJETIVOS E HIPÓTESIS	7
4.- ÁREA DE ESTUDIO	8
5.- MÉTODOS	
5.1. Identificación de hospederos alternativos en Monjas	10
5.2. Identificación de hospederos del gusano rojo de maguey en San Martín	10
5.3. Infestación en plantaciones de <i>A. tequilana</i> y <i>A. angustifolia</i> en Tlacolula	11
5.4. Infestación de hospederos	12
5.5. Relación filogenética y fisicoquímica de los hospederos	13
6.- RESULTADOS	
6.1. Hospederos alternativos en Monjas	14
6.2. Hospederos en San Martín	15
6.3. Infestación en plantaciones de <i>A. tequilana</i> Y <i>A. angustifolia</i> en Tlacolula	15
6.4. Infestación de hospederos alternativos	15
6.5. Relación filogenética entre los diferentes hospederos	19
6.6. El papel de los metabolitos secundarios	21
6.7. El papel de la defensa física	24
7. DISCUSIÓN	
7.1. Presencia de hospederos alternativos del gusano rojo de maguey en Monjas, Oax.	26
7.2. Ausencia de hospederos alternativos en San Martín, Zac.	29
7.3. Infestación en <i>A. tequilana</i> y <i>A. angustifolia</i>	29
7.4. Infestación en diferentes hospederos	30
8. CONCLUSIONES	33
9. LITERATURA CITADA	34

Chagoya-Lizama, V. 2008. Desempeño del gusano rojo de maguey *Comadia redtenbacheri* Hamm. (Lepidoptera: Cossidae) en diferentes hospederos. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 44 pp.

RESUMEN

El gusano rojo de maguey *Comadia redtenbacheri* Hamm. es un insecto comestible de gran importancia económica en la República Mexicana puesto que se utiliza como abocado en el mezcal, especialmente en el estado de Oaxaca. Este insecto ha sido descrito como especialista fitófago del género *Agave*, siendo el agave pulquero (*A. salmiana* Otto) su hospedero principal; sin embargo las actividades humanas, como cambio en el uso de suelo, han provocado que *A. salmiana* esté disminuyendo su densidad poblacional o desapareciendo en ciertos municipios oaxaqueños, provocando que el gusano rojo colonice nuevos hospederos. Con la finalidad de conocer a los nuevos hospederos y la frecuencia de infestación del gusano rojo de maguey, se realizó un muestreo por área en dos sitios con distinta disponibilidad del hospedero principal. En Monjas, Oaxaca, *A. salmiana* está ausente y el gusano rojo de maguey utiliza nueve hospederos alternativos (*Wigandia urens* Ruiz & Pavón, *Croton ciliatoglanduliferus* Ort., *Solanum chrysotrichum* Schltdl., *Mentzelia* aff. *hispida* Willd., *Cordia curassavica* Jacq., *Lippia graveolens* Kunth, *Brickellia veronicifolia* Kunth y *Agave karwinskii* Zucc., entre otras no identificadas). La frecuencia de infestación en los nuevos hospederos osciló de 0.2% a 58.5% siendo las plantas más grandes de *W. urens* las más propensas al ataque del gusano rojo de maguey.

Por otro lado, en San Martín, Zacatecas, donde *A. salmiana* es abundante, no se encontraron hospederos alternativos. El ataque de este insecto fue significativamente mayor hacia los agaves de dos a tres años de edad. Los resultados sugieren que en ausencia de *A. salmiana*, el gusano rojo de maguey coloniza nuevos hospederos.



ABSTRACT

The agave red worm *Comadia redtenbacheri* Hamm is an edible insect of great economic importance in México because of its use for mezcal, mostly in the state of Oaxaca. This insect has been described as a phytophagous specialist for the genus *Agave*, with the agave pulquero *Agave salmiana* as its main host. Nevertheless, human activities such as change in the land use have elicited a reduction of populational density or the disappearance of *A. salmiana* in certain localities of the state, thus possibly promoting colonization of new hosts by the insect. With the purpose of identify new hosts and to ases the frequency of infestation of the agave red worm, an area was sampled over two sites with different avalliability of the main host. In Monjas, Oaxaca, *A. salmiana* is absent and the agave red worm infects nine alternative hosts (*Wigandia urens* Ruiz & Pavón, *Croton ciliatoglanduliferus* Ort., *Solanum chrysotrichum* Schltld., *Mentzelia* aff. *hispida* Willd., *Cordia curassavica* Jacq., *Lippia graveolens* Kunth, *Brickellia veronicifolia* Kunth y *Agave karwinskii* Zucc., amongst other non identified species). The infestation frequency of new hosts varied between 0.2% and 58.5% being the bigger plants of *W. urens* the most prone to the attack of the worm.

On the other side, in San Martín, Zacatecas (where *A. salmiana* is abundant) no alternative hosts were found, nevertheless the attack of the insect was significantly higher towards plants of two and three years old. These results suggests that *C. redtenbacheri* infects other hosts in case of the absence of *A. salmiana*.

1. INTRODUCCIÓN

El gusano rojo de maguey (*Comadia redtenbacheri* Hamm.) también llamado comúnmente chinicuil, chilocuil, tecol, recol, gusano colorado, gusanito de la sal (Ancona, 1931; Macedo, 1950; Varela, 1965; Ramos-Elorduy, 1982) o belatobe (obs. pers.) fue descrito por Hammerschmidt en el año de 1848. A lo largo de los años se le ha conocido por las siguientes sinonimias: *Comadia agavis* Blásquez, *Cossus redtenbacheri* Hamm., *Hypopta agavis* Blásquez, *H. chilodora* Dyar, *Noctua agavis* Gándara, *Xyleutes redtenbacheri* Hamm. y *Zeuzera redtenbacheri* Hamm.

Es uno de los insectos comestibles de mayor importancia económica en la República Mexicana, pues además de poseer un alto valor nutrimental (Ramos-Elorduy *et al.*, 1998; Ramos-Elorduy, 2000, 2001) juega un papel muy importante en la cadena productiva maguey-mezcal, al ser utilizado como signo característico dentro de las botellas de mezcal oaxaqueño. Su uso beneficia a más de 25,000 familias relacionadas directamente con la producción de mezcal en el país (Sánchez, 1989; Chagoya, 2004).

El comercio de gusano rojo de maguey se lleva a cabo en cadena. Grupos de personas los recolectan y venden a los acaparadores, éstos a su vez los venden al consumidor, de modo que al llegar a este último el gusano puede aumentar su precio en un poco más del 300% dependiendo la temporada (Manzano, 1989). Este comercio se basa únicamente en la recolección de larvas, localizando las plantas infestadas para extraer todas ellas, independientemente de su estado de desarrollo. Este hecho pone en peligro la existencia de la especie al interrumpir su ciclo de vida y al dar poca oportunidad a la recuperación poblacional del insecto (Granados, 1993).

En la primera mitad del siglo pasado, el gusano rojo de maguey era abundante en la Altiplanicie Mexicana, entre los 1800 y 2700 m s.n.m., distribuyéndose en los estados de Zacatecas, Aguascalientes, San Luís Potosí, Michoacán, Oaxaca, Jalisco, Guanajuato, Querétaro, Veracruz, México, Puebla, Durango, Hidalgo y Tlaxcala (Blásquez, 1870; Dampf, 1927; Ancona, 1931, 1934).



El gusano rojo de maguey ha sido descrito por todos los autores que lo estudian como una especie fitófaga especialista del género *Agave*, siendo su hospedero principal el *Agave salmiana* Otto (Ancona, 1931; Macedo, 1950; Granados, 1993). En Oaxaca el *A. salmiana* o maguey pulquero se encontraba silvestre de forma abundante a principios del siglo pasado (Ramírez, 1931); sin embargo, ante el constante crecimiento de la industria del mezcal, se empezaron a cultivar grandes extensiones de agave mezcalero (*A. angustifolia* Haw), convirtiéndose *A. salmiana* en una especie cada vez más escasa. La superficie actual de *A. angustifolia* cultivado en el estado es de 15,503 ha (Chagoya, 2004), siendo el distrito de Tlacolula el que presenta la mayor cantidad de hectáreas dedicadas al cultivo de este agave.

Aunque el gusano rojo de maguey ha sido registrado como plaga del agave mezcalero y tequilero (Pérez, 1980; MacGregor y Gutiérrez, 1983; Pineda, 1983; Chen y Osorno, 1984 y Sánchez, 1989), la infestación por gusanos en estos agaves es muy reducida debido al uso de insecticidas. Adicionalmente, se ha sugerido que la sobreexplotación del insecto, el cambio de uso de suelo, la deforestación, la erosión y el cambio en los niveles de precipitación media anual, han profundizado la disminución de sus poblaciones en toda la República en los últimos 15 años (Manzano, 1989; Nolasco *et al.*, 2002). Lo anterior obliga muy probablemente a las poblaciones del gusano rojo de maguey a atacar los pocos agaves silvestres y a la búsqueda de hospederos alternativos que no pertenecen al género *Agave*.

Las adaptaciones locales y la evolución en la búsqueda de nuevos hospederos han sido ampliamente documentadas para insectos fitófagos, lo cual podría ocasionar nuevas preferencias en las poblaciones locales y diferenciación genética a lo largo del tiempo (Futuyma, 1983; Mitter y Futuyma, 1979; Barton y Charlesworth, 1984; Diehl y Bush, 1984; Emelianov y Goncharenko, 1992; Singer *et al.*, 1993; Kuussaari *et al.* 2000; Cunningham y West, 2001; Bergström *et al.*, 2004).

2. ANTECEDENTES

El gusano rojo de maguey ha sido estudiado por los siguientes autores en diferentes estados de la República Mexicana: en Oaxaca, Ancona (1931) y Varela (1965); Manzano (1989) en Hidalgo; Nolasco *et al.* (2002), Sánchez (2003), Camacho *et al.* (2003, 2005) y Hernández-Livera *et al.* (2005) en el estado de México y Rojo (1934), Macedo (1950) y Pérez (1980) en todos los estados de la meseta central del país donde se ha registrado su presencia. Esta información nos muestra algunos aspectos biológicos y ecológicos de la especie, como se señala a continuación.

Después de la cópula, las hembras adultas depositan en la base del maguey o en el suelo circundante entre 40 y 80 huevos en grupos de cinco a 12 entre enero y mayo (Ancona, 1931; Rojo, 1934; Macedo, 1950; Varela, 1965; Manzano, 1989 y Camacho *et al.*, 2003). Los huevos son de color café oscuro, alargados, cilíndricos, de consistencia coriácea, superficie áspera, reticulada, de 1.5 mm de diámetro y recubiertos con una sustancia pegajosa que les permite fijarse al sitio de oviposición (Ancona, 1931; Rojo, 1934; Macedo, 1950; Manzano, 1989).

La eclosión de los huevos puede presentarse de 10 a 20 días después de la puesta (Macedo, 1950; Manzano, 1989). Las larvas recién emergidas miden de 3 a 4 mm, y son blanquecinas o translúcidas con un ligero tinte rosado (Ancona, 1931; Camacho *et al.*, 2003), éstas barrenan el agave, alimentándose de su pulpa y labrando galerías que descienden hacia el cuello de la raíz (conocido como mezontete), lugar donde se encuentran larvas de los últimos estadios larvarios (Ancona, 1931).

En las galerías se pueden concentrar grupos de seis a 30 larvas (Ancona, 1931; Macedo, 1950; Manzano, 1989). A medida que las plantas son carcomidas, aparecen manchas de color amarillo-rojizo en las pencas del agave, las cuales se secan con el paso del tiempo (Ancona, 1931).

Las larvas permanecen algún tiempo en el agave (Macedo, 1950) dentro del cual realizan varias mudas, según el número de estadios larvarios que presenten. Se han registrado de tres a cuatro estadios larvarios (Dampf, 1927; Ancona, 1931; Manzano, 1989; Pérez, 1980), aunque otros estudios han registrado siete estadios, el último de los cuales se alcanza entre julio y agosto (Camacho *et al.*, 2003 y Hernández-Livera *et al.*, 2005).



Desde septiembre y principios de octubre (Ancona, 1931) y hasta comenzar el invierno (Macedo, 1950), las orugas salen de sus galerías, se introducen en la tierra floja y con ayuda de una secreción forman una tela sedosa tupida, a la que se adhieren los granos de tierra. Permanecen en estado de pupa toda la estación fría hasta los meses de marzo y abril (Ancona, 1931; Macedo, 1950; Manzano, 1989), aunque puede prolongarse uno o dos meses más dependiendo de la intensidad del invierno (Rojo, 1934).

Los adultos viven como máximo 5 días, durante los cuales permanecen ocultos durante el día y sólo salen en la noche para aparearse (Macedo, 1950; Camacho *et al.*, 2003).

2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

3.1. Objetivos

Los objetivos de este estudio son lo siguientes:

- 1).- Conocer los hospederos alternativos de *C. redtenbacheri* en dos sitios que presenten distinta disponibilidad de su hospedero principal *Agave salmiana* (Monjas, Oaxaca y San Martín, Zacatecas)
- 2).- Determinar la frecuencia de infestación del gusano rojo de maguey en *A. salmiana* y hospederos alternativos en los dos sitios de estudio.
- 3).- Determinar las frecuencias de infestación de *C. redtenbacheri* en plantaciones de agave tequilero (*A. tequilana*) y agave mezcalero (*A. angustifolia*) del municipio de Tlacolula de Matamoros, Oaxaca.
- 4).- Conocer la relación filogenética y las características fisicoquímicas de los diferentes hospederos

2.2. Hipótesis

Se plantea como hipótesis que en San Martín, Zac., donde abunda *A. salmiana*, no se encontrarán hospederos alternativos del gusano rojo de maguey, en tanto que en Monjas, Oax., donde la población de *A. salmiana* es muy reducida, el gusano rojo de maguey se encontrará en hospederos alternativos.

2. ÁREA DE ESTUDIO

Este estudio se llevó a cabo en los municipios de Tlacolula de Matamoros y Monjas en el estado de Oaxaca y en la localidad de San Martín, Pinos en el estado de Zacatecas (Figs. 1 y 2)



Figura 1. Localización del área de estudio en el estado de Oaxaca

Monjas se localiza en el Distrito de Miahuatlán, en la porción centro-sur del estado de Oaxaca ($16^{\circ} 22' N$ y $96^{\circ} 38' W$) a 1,530 m s.n.m. Su clima es semiseco semicálido con temperatura media anual de $20^{\circ} C$ y una precipitación media anual de 700 mm con picos entre junio y agosto; la vegetación predominante es el pastizal y tiene un suelo de tipo regosol eútrico (INEGI, 1997).

Tlacolula de Matamoros pertenece al Distrito de Tlacolula y se localiza en la Región de los Valles Centrales del estado de Oaxaca. Se localiza a $16^{\circ} 57' N$ y $96^{\circ} 28' W$ a 1,600 m s.n.m. Su clima es templado, con verano cálido y lluvias en verano y otoño. La vegetación predominante es una asociación de pastizal con plantas semidesérticas y un chaparral bajo y el tipo de suelo es cambisol cálcico (INEGI, 1997).



Figura 2. Localización de San Martín, en el estado de Zacatecas

San Martín forma parte del municipio de Pinos, en la parte este del estado de Zacatecas ($22^{\circ} 45' N$ y $101^{\circ} 49' W$), a 2,090 m s.n.m. Tiene un clima semiseco templado, con una temperatura media anual de $16.2^{\circ} C$, una precipitación media anual de 429.6 mm y una incidencia de heladas entre noviembre y febrero, asimismo, la vegetación predominante es el matorral xerófilo y el tipo de suelo es acrisol (INEGI, 1997).

5. MÉTODOS

5.1 Identificación de hospederos alternativos en Monjas

En el municipio de Monjas no hay disponibilidad de *A. salmiana*, sin embargo, se ha encontrado a *C. redtenbacheri* atacando a nuevos hospederos que no pertenecen al género *Agave*. Para identificar a estos nuevos hospederos del gusano rojo se realizó una salida del 4 al 8 de julio de 2005 a dicho municipio, en la cual se mantuvieron entrevistas con recolectores del insecto.

Del 26 de julio al 2 de agosto de 2006 se realizó un muestreo por área en el cual se trazaron 12 parcelas de 20 x 30 m (600 m²) al azar, cubriendo un total de 0.7 ha. Todas las plantas mayores a 30 cm de altura fueron revisadas y las especies que estuvieron infestadas con el gusano rojo de maguey se registraron como hospederos alternativos.

Adicionalmente, se realizó un muestreo por vagabundeo en el cual se buscaron activamente al menos 40 individuos de cada una de las especies conocidas localmente como hospederos del gusano rojo de maguey, se revisaron todos los individuos para comprobar la infestación y de este modo considerarlos hospederos alternativos.

5.2. Identificación de hospederos del gusano rojo de maguey en San Martín

Del 30 de abril al 3 de mayo de 2005 se hizo una visita a de San Martín, Zac., localidad en la cual *A. salmiana* es abundante en forma silvestre. Se mantuvieron entrevistas con los recolectores del gusano rojo en la zona con la finalidad de identificar a los hospederos de este insecto.

Del 6 al 10 de agosto de 2006 se realizó un muestreo por área, trazando 12 parcelas al azar de 20 x 30 m abarcando un total de 0.7 ha. Se revisaron todas las plantas mayores a 30 cm de altura y se consideró como especie hospedera aquella en la que se registraban gusanos rojos en sus tejidos.



5.3. Infestación en plantaciones de *A. tequilana* y *A. angustifolia* en Tlacolula

Para conocer la frecuencia de infestación del gusano rojo de maguey en cultivos de agave tequilero (*Agave tequilana* Weber) y mezcalero (*A. angustifolia* Haw.), se hicieron dos visitas al municipio de Tlacolula de Matamoros, Oax. La primera visita se realizó del 20 de diciembre de 2004 al 3 de enero de 2005. El día 22 de diciembre se presenció el corte de aproximadamente 2,000 individuos de *A. tequilana* de ocho años de edad, y se revisaron las piñas y mezontetes de cada uno de los agaves. La piña es el nombre tradicional para designar al tallo principal del agave, mientras que el mezontete es el nombre local para referirse a las raíces adventicias. La revisión de los agaves es muy sencilla, puesto que al momento de arrancarlos, en caso de estar infestados con el gusano rojo de maguey, se puede observar la presencia de gusano en la tierra circundante. Además, se revisó la base de la piña para comprobar la presencia del gusano rojo de maguey por medio de sus galerías, las cuales son sumamente fáciles de distinguir por su color ocre oscuro que contrasta con el color claro de la piña (Figs. 3 y 4). El mismo procedimiento se siguió con 1,000 individuos de *A. angustifolia* cortados el día 27 de diciembre de 2004.



Figura 3. Piñas sanas de *A. tequilana*



Figura 4. Piña de *A. salmiana* infestada por gusano rojo de maguey



Del 5 al 10 de agosto de 2005 se realizó la segunda visita. El día 6 se presenció el arranque de 23,000 individuos de *A. tequilana* de 1.5 años de edad destinados para venta. Se examinaron todos los mezontetes para determinar la presencia de gusano rojo. El día 8 del mismo mes se revisaron 20,000 individuos de *A. angustifolia* de dos años de edad vendidos para siembra. En este caso la revisión de los agaves consistió en la observación de la tierra de donde fueron arrancados los agaves en campo y, una vez “atados”, la revisión visual de los mezontetes (Figura 5).



Figura 5. Revisión de los mezontetes de *A. tequilana*

5.4. Infestación de hospederos alternativos

El 1 y 2 de mayo de 2005 se colectaron en San Martín, Zac. 81 ejemplares de *A. salmiana* de la misma edad para conocer la proporción de agaves infestados por el gusano rojo de maguey, la abundancia de éstos en dicho hospedero y conocer las dimensiones de los agaves atacados. A los todos los agaves se les midió su altura, diámetro mayor (d_1), diámetro perpendicular al anterior (d_2) y el número de gusanos.

En el mes de agosto de 2006 se llevó a cabo el muestreo por área (0.7 ha) en cada uno de los sitios de estudio. Se registró el número total de plantas por especie y el número de plantas infestadas de cada especie, con la finalidad de determinar la frecuencia de infestación de los hospederos alternativos.

En el muestreo por vagabundeo realizado en Monjas, Oax., al menos 40 individuos de todas las especies conocidas localmente como hospederas del gusano rojo fueron



muestreados. Se registró cuántas de las plantas estaban infestadas en relación al número total y se determinó su frecuencia de infestación.

Tanto en el método por área como por vagabundeo se tomaron medidas de altura, diámetro mayor y diámetro basal de todas las plantas de cada especie.

Con los datos de diámetro de las plantas se calculó la cobertura (*Cob*) de las plantas como: $Cob = \pi [(d_1 + d_2)/4]^2$.

Con los datos de diámetro basal (d_b) se calculó el área basal (*AB*) de los arbustos, agaves y cactus como $AB = \pi (d_b/2)^2$.

Muestras de todas las plantas fueron colectadas y prensadas para su identificación.

5.5. Relación filogenética y fisicoquímicas de los hospederos

Se hizo una revisión bibliográfica sobre la clasificación taxonómica, la relación filogenética y algunas características físicas y bioquímicas de los hospederos alternativos del gusano de maguey y el hospedero principal *A. salmiana*, comparándolas para determinar si existe alguna relación entre éstos que pueda influir en el gusano para su elección sobre otras plantas.

6. RESULTADOS

6.1. Hospederos alternativos en Monjas

De acuerdo con las entrevistas realizadas a los pobladores de este municipio, los hospederos alternativos del gusano rojo de maguey son conocidos con los siguientes nombres comunes: “San Pablo”, “shonashe”, “pegajosa”, “lengua de vaca”, “San Cayetano”, “chamizo negro”, “chamizo blanco”, “palito blanco”, “cantarilla” y “escobo negro”.

Los resultados obtenidos por los muestreos de área (parcelas) y muestreo dirigido (vagabundeo) demuestran la existencia de al menos nueve especies de hospederos alternativos del gusano rojo de maguey: *Wigandia urens* Ruiz & Pavón (Hydrophyllaceae), *Croton ciliatoglanduliferus* Ort. (Euphorbiaceae), *Solanum chrysotrichum* Schlttdl. (Solanaceae), *Cordia curassavica* Jacq. (Boraginaceae), *Brickellia veronicifolia* Kunth (Asteraceae), *Lippia graveolens* Kunth (Verbenaceae), *Mentzelia* aff. *hispida* Willd. (Loasaceae), *Agave karwinskii* Zucc. (Agavaceae) y una especie por identificar conocida localmente como “chamizo negro”. Adicionalmente, los lugareños reconocen cuatro especies de plantas hospederas conocidas con los nombres comunes de “palito blanco” (Asteraceae), “lengua de vaca” (*Rumex crispus* L., Polygonaceae), “chamizo blanco” (Chenopodiaceae) y “cantarilla” (Malvaceae), en las cuales no se constató la presencia de gusano rojo (Tabla 1).

Tabla 1. Hospederos alternativos del gusano rojo en el municipio de Monjas, Oax.

Nombre común	Especie	Familia
San Pablo ♣ ♦	<i>Wigandia urens</i>	Hydrophyllaceae
Shonashe ♣ ♦	<i>Croton ciliatoglanduliferus</i>	Euphorbiaceae
Pegajosa ♣ ♦	<i>Mentzelia</i> aff. <i>hispida</i>	Loasaceae
San Cayetano ♣ ♦	<i>Solanum chrysotrichum</i>	Solanaceae
Chamizo negro ♣ ♦	Por identificar	Por identificar
Chamizo blanco ♣	Por identificar	Chenopodiaceae
Palito blanco ♣	Por identificar	Asteraceae
Cantarilla ♣	Por identificar	Malvaceae
Escobo negro ♣	<i>Cordia curassavica</i>	Boraginaceae
Lengua de vaca ♣	<i>Rumex crispus</i>	Polygonaceae
Orejita de ratón ♦	<i>Brickellia veronicifolia</i>	Asteraceae
Reticulada ♦	<i>Lippia graveolens</i>	Verbenaceae
Bicuixe ♦	<i>Agave karwinskii</i>	Agavaceae

♣ Hospederos alternativos del gusano rojo de maguey conocidos por los habitantes del municipio de Monjas, Oax.

♦ Hospederos alternativos identificados por método de muestreo por área y vagabundeo.



La identificación de algunos individuos no fue posible debido a la ausencia de estructuras florales.

6.2. Hospederos en San Martín

Los recolectores del gusano rojo de maguey en esta localidad, reconocen como único hospedero de este insecto a *A. salmiana* y precisan que los agaves más propensos al ataque son aquellos con dos o tres años de edad.

En el muestreo por área realizado en San Martín, Zac. en agosto de 2006 se registraron un total de 21 especies de plantas en 0.7 ha. El número total de plantas muestreadas fue 1645. La especie más abundante fue *A. salmiana* con el 35.74% y sólo esta especie registró infestación por gusanos rojos. Los géneros de las plantas más abundantes (además de *Agave*) fueron *Senecio* (Compositae), *Haplotappus* (Compositae), *Stevia* (Compositae), *Acacia* (Leguminosae), *Mimosa* (Leguminosae), *Latropha* (Euphorbiaceae), *Ipomoea* (Condulaceae) y *Dalea* (Leguminosae).

6.3. Infestación en plantaciones de *A. tequilana* y *A. angustifolia* de Tlacolula

No se encontraron gusanos rojos de maguey en los 2,000 ejemplares adultos de *A. tequilana* ni en los 23,000 ejemplares jóvenes. El mismo resultado se obtuvo de la revisión de los 1,000 ejemplares adultos y 20,000 jóvenes de *A. angustifolia*.

6.4. Infestación de hospederos alternativos

De 81 agaves de dos a tres años de edad muestreados en los meses de abril-mayo de 2005 en San Martín, Zac., el 38.3% (31 individuos) se encontró infestado con gusano rojo. No se encontraron diferencias significativas en altura y cobertura de los agaves infestados y no infestados (Tabla 2).

Tabla 2. Medidas (\pm e.e.) de *A. salmiana* infestados y no infestados por el gusano rojo de maguey en San Martín, Zac. Datos: abril-mayo de 2005.

Medida	Infestadas	No infestadas	<i>t</i>	<i>P</i>
Altura (cm)	41.7 \pm 1.3	41.4 \pm 1.4	0.457	0.647
Cobertura (dm ²)	32.8 \pm 1.4	31.1 \pm 1.2	0.784	0.433
<i>N</i>	31	50	-	-

De un total de 588 *A. salmiana* muestreados en las 12 parcelas, el nivel de infestación fue únicamente del 6.6% (39 individuos). Las plantas de *A. salmiana* infestadas fueron significativamente más pequeñas en altura que las no infestadas, aunque no se encontraron diferencias significativas en la cobertura y área basal entre agaves infestados y no infestados (Tabla 3).

Tabla 3. Medidas (\pm e.e.) de *A. salmiana* infestados y no infestados por el gusano rojo de maguey, *C. redtenbacheri* en San Martín, Zac. Datos: agosto de 2006.

Medida	Infestadas	No infestadas	<i>t</i>	<i>P</i>
Altura (cm)	43.3 \pm 1.5	56.1 \pm 1.0	2.784	0.005
Cobertura (dm ²)	61.7 \pm 6.9	100.5 \pm 4.4	1.341	0.179
Área basal (cm ²)	296.2 \pm 27.7	649.4 \pm 36.1	1.586	0.113
<i>N</i>	39	549	-	-

En Monjas, Oax. se registraron 41 especies de plantas en el muestreo por área, siendo las más abundantes: *B. veronicifolia* con 15.8% y *L. graveolens* con 13.6% (*N*= 2882). El gusano rojo en este municipio se presentó en nueve especies de plantas hospederas, registrándose una frecuencia de infestación de entre 0.2% en *B. veronicifolia* a 58.5% en *W. urens* (Tabla 4).



Tabla 4. Frecuencia de infestación por especie hospedera del gusano rojo de maguey, *C. redtenbacheri* en Monjas, Oax. Datos: agosto de 2006.

Especie hospedera	tamaño de muestra	frecuencia de infestación (%)
<i>Wigandia urens</i>	53	58.49
<i>Croton ciliatoglanduliferus</i>	130	9.23
<i>Mentzelia</i> aff. <i>hispida</i>	47	4.25
"Chamizo negro"	41	2.40
<i>Solanum chrysotrichum</i>	55	1.82
<i>Cordia curassavica</i>	50	2.00
<i>Agave karwinskii</i>	264	0.38
<i>Lippia graveolens</i>	392	0.25
<i>Brickellia veronicifolia</i>	454	0.22

Las plantas de *W. urens* y *C. ciliatoglanduliferus* infestadas por gusanos fueron significativamente más grandes en las medidas de altura, cobertura y área basal respecto a las plantas no infestadas, aunque no se encontraron diferencias significativas en el tamaño entre las plantas infestadas y no infestadas por gusanos rojos en *Mentzelia* aff. *hispida* (Tabla 5).



Tabla 5. Medidas (promedio \pm e.e.) de las plantas infestadas y no infestadas de los hospederos alternativos del gusano rojo de maguey, *C. redtenbacheri* en Monjas, Oaxaca. Datos entre paréntesis denotan tamaño de muestra. n.d.: no hay datos. Datos: agosto de 2006.

Especie y familia	Infestadas	No Infestadas	t	P
Altura (cm)				
<i>Wigandia urens</i> (Hydrophyllaceae) ^{1,2}	209.2 \pm 13.0 (31)	99.0 \pm 11.2 (22)	4.73	<0.0001
<i>Croton ciliatoglanduliferus</i> (Euphorbiaceae) ^{1,2}	87.2 \pm 6.6 (12)	77.8 \pm 2.5 (118)	2.13	0.033
<i>Solanum chrysotrichum</i> (Solanaceae) ^{1,2}	126.0 (1)	92.1 \pm 5.4 (54)		
<i>Mentzelia aff. hispida</i> (Loasaceae) ¹	70.0 \pm 10.0 (2)	102.5 \pm 7.2 (45)	1.13	0.256
<i>Cordia curassavica</i> (Boraginaceae) ¹	184.0 (1)	129.4 \pm 8.9 (49)		
Chamizo negro ¹	100.0 (1)	69.5 \pm 3.7 (40)		
<i>Agave karwinskii</i> (Agavaceae) ²	45.0 (1)	70.4 \pm 2.2 (263)		
<i>Lippia graveolens</i> (Verbenaceae) ²	150.0 (1)	58.2 \pm 1.2 (391)		
<i>Brickellia veronicifolia</i> (Asteraceae) ²	88.0 (1)	74.6 \pm 1.4 (453)		
"Palito blanco" (Asteraceae) ^{2,3}	n.d.	102.4 \pm 2.7 (257)		
"Cantarilla" (Malvaceae) ^{2,3}	n.d.	76.7 \pm 5 (25)		
"Chamizo blanco" (Chenopodiaceae) ^{2,3}	n.d.	164.1 \pm 26.7 (15)		
Cobertura (dm²)				
<i>Wigandia urens</i> (Hydrophyllaceae) ^{1,2}	293 \pm 51 (31)	86 \pm 15 (22)	3.54	0.0004
<i>Croton ciliatoglanduliferus</i> (Euphorbiaceae) ^{1,2}	43 \pm 7 (12)	33 \pm 3 (118)	1.98	0.05
<i>Solanum chrysotrichum</i> (Solanaceae) ^{1,2}	124 (1)	85 \pm 14 (54)		
<i>Mentzelia aff. hispida</i> (Loasaceae) ¹	303 \pm 263 (2)	86 \pm 19 (45)	0.98	0.329
<i>Cordia curassavica</i> (Boraginaceae) ¹	265 (1)	157 \pm 39 (49)		
Chamizo negro ¹	142 (1)	58 \pm 72 (40)		
<i>Agave karwinskii</i> (Agavaceae) ²	19 (1)	66 \pm 44 (263)		
<i>Lippia graveolens</i> (Verbenaceae) ²	86 (1)	36 \pm 4 (391)		
<i>Brickellia veronicifolia</i> (Asteraceae) ²	402 (1)	128 \pm 9 (453)		
"Palito blanco" (Asteraceae) ^{2,3}	n.d.	110 \pm 11 (257)		
"Cantarilla" (Malvaceae) ^{2,3}	n.d.	33 \pm 7 (25)		
"Chamizo blanco" (Chenopodiaceae) ^{2,3}	n.d.	145 \pm 90 (15)		
Área basal (cm²)				
<i>Wigandia urens</i> (Hydrophyllaceae) ^{1,2}	175.2 \pm 50.8 (31)	39.0 \pm 11.7 (22)	3.94	<0.001
<i>Croton ciliatoglanduliferus</i> (Euphorbiaceae) ^{1,2}	5.5 \pm 0.5 (12)	5.7 \pm 1.4 (118)	2.86	0.004
<i>Solanum chrysotrichum</i> (Solanaceae) ^{1,2}	62.3 (1)	10.0 \pm 1.7 (54)		
<i>Mentzelia aff. hispida</i> (Loasaceae) ¹	2 \pm 0 (2)	2.0 \pm 1.5 (45)	0.310	0.756
<i>Cordia curassavica</i> (Boraginaceae) ¹	157.1 (1)	17.34 \pm 5.0 (49)		
Chamizo negro ¹	6.3 (1)	15.9 \pm 2.8 (40)		
<i>Agave karwinskii</i> (Agavaceae) ²	157.1 (1)	116.8 \pm 7.5 (263)		
<i>Lippia graveolens</i> (Verbenaceae) ²	157.1 (1)	19.7 \pm 5.4 (391)		
<i>Brickellia veronicifolia</i> (Asteraceae) ²	265.5 (1)	118.6 \pm 11.02 (453)		
"Palito blanco" (Asteraceae) ^{2,3}	n.d.	69.4 \pm 6.4 (257)		
"Cantarilla" (Malvaceae) ^{2,3}	n.d.	14.8 \pm 6.3 (25)		
"Chamizo blanco" (Chenopodiaceae) ^{2,3}	n.d.	12.2 \pm 4.2 (15)		

¹ Medidas de las plantas buscadas por vagabundeo

² Medidas de las plantas muestreadas con el método por área en 12 parcelas de 30 x 20 m

³ Especies conocidas como potenciales hospederos por los habitantes del lugar

En la tabla 6 se hace una comparación cualitativa y cuantitativa de los hospederos utilizados por el gusano rojo de maguey tanto en Monjas, Oax. como en San Martín, Zac.



Tabla 6. Comparación de los hospederos utilizados por *C. redtenbacheri* en dos localidades con distinta disponibilidad de *A. salmiana*.

	Monjas, Oaxaca	San Martín, Zacatecas
Densidad de <i>A. salmiana</i> (No./100 m ²)	0	8.44
Número de especies de arbustos registradas en 0.7 ha	34	21
Especies hospederas confirmadas	9 <i>W. urens</i> <i>C. ciliatoglanduliferus</i> <i>S. chrysotrichum</i> <i>M. aff. hispida</i> “Chamizo negro” <i>C. curassavica</i> <i>A. karwinskii</i> <i>L. graveolens</i> <i>B. veronicifolia</i>	<i>Agave salmiana</i>
Hospederos potenciales adicionales	4 “Palito blanco” “Cantarilla” “Chamizo blanco” <i>Rumex crispus</i>	0

6.5. Relación filogenética entre los diferentes hospederos

De acuerdo con la teoría coevolutiva propuesta por Ehrlich y Raven (1964), los nuevos hospederos del gusano rojo de maguey deberían ser especies taxonómicamente cercanas (género o familia) al hospedero habitual; sin embargo, los resultados (Tabla 7) indican que los hospederos encontrados en Monjas, Oax. no pertenecen al mismo género, familia e incluso orden que el hospedero ancestral.

Tabla 7. Clasificación de hospederos no agaváceos del gusano rojo de maguey. Nomenclatura basada en Singh (2004).

Especie	Género	Familia	Orden
<i>W. urens</i>	<i>Wigandia</i>	Hydrophyllaceae	Solanales
<i>C. ciliatoglanduliferus</i>	<i>Croton</i>	Euphorbiaceae	Malpighiales
<i>S. chrysotrichum</i>	<i>Solanum</i>	Solanaceae	Solanales
<i>M. aff. hispida</i>	<i>Mentzelia</i>	Loasaceae	Cornales
<i>C. curassavica</i>	<i>Cordia</i>	Boraginaceae	Solanales
<i>L. graveolens</i>	<i>Lippia</i>	Verbenaceae	Solanales
<i>B. veronicifolia</i>	<i>Brickellia</i>	Asteraceae	Asterales
“Chamizo negro”	-----	-----	-----



El árbol filogenético de algunos órdenes de angiospermas (Singh, 2004) muestra que los hospederos alternativos del gusano rojo de maguey en Monjas, Oax., están lejanamente relacionados a su hospedero principal *A. salmiana* (Figura 6).

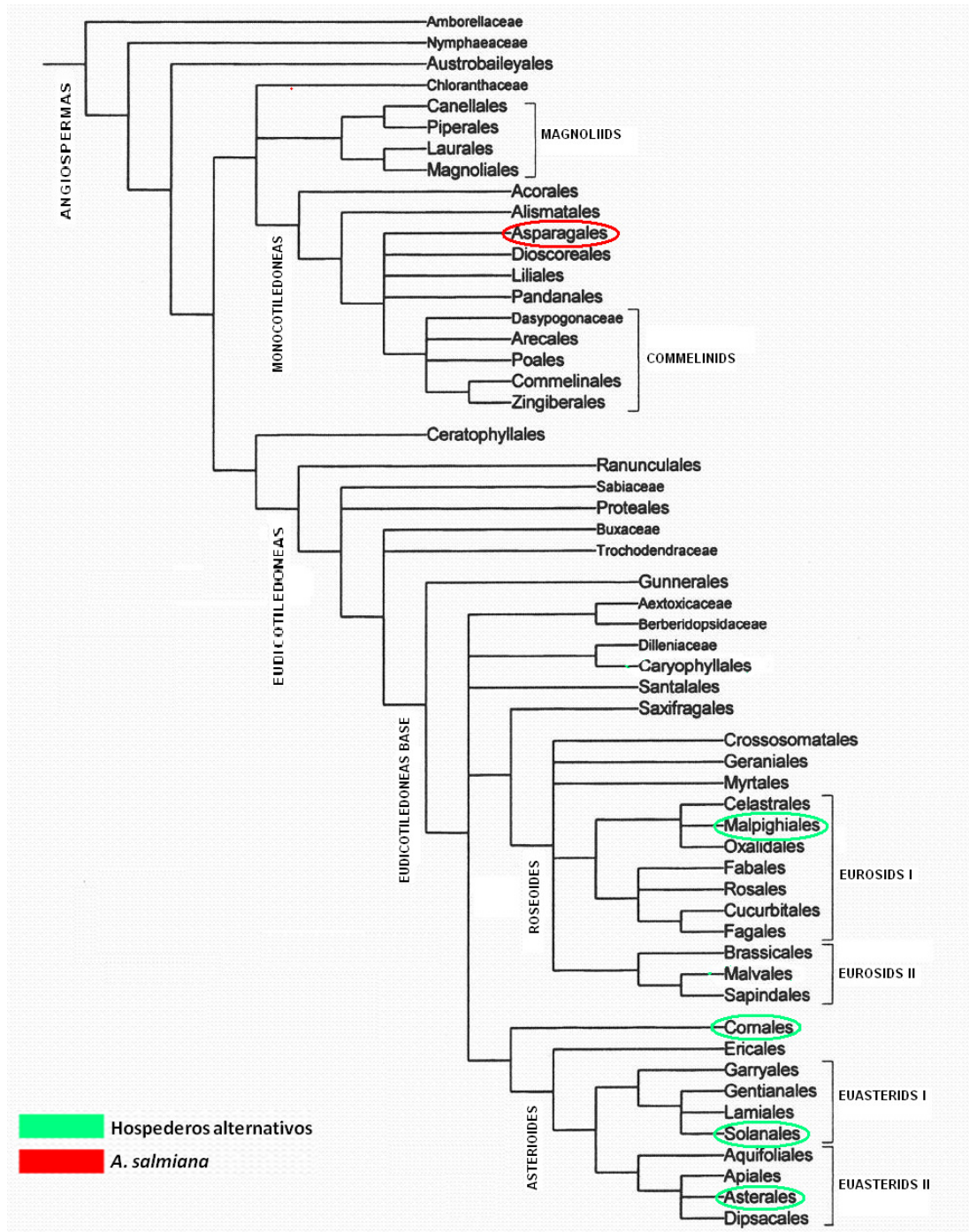


Figura 6. Árbol filogenético de varios órdenes de angiospermas (Singh, 2004).



6.6. El papel de los metabolitos secundarios

Adicionalmente a los caracteres morfológicos, la bioquímica de las plantas, principalmente los metabolitos secundarios, han sido usados para la determinación de las relaciones filogenéticas, de tal manera que un hospedero morfológicamente distinto puede ser muy cercano al ancestral por afinidad de sus metabolitos secundarios (Judd *et al.*, 2002).

Los metabolitos secundarios son moléculas orgánicas que pueden no tener un papel definido en el crecimiento y el desarrollo de las plantas. Generalmente se encuentran en cantidades relativamente pequeñas y su producción puede ser extendida o restringida a familias, géneros o especies particulares. El papel principal de los metabolitos secundarios es brindar a la planta un sistema de defensa contra herbívoros y patógenos, además de favorecer su reproducción al actuar como atrayente de ciertas especies de polinizadores (Levin, 1976; Cronquist, 1977; Anaya, 2003).

Los metabolitos secundarios se pueden dividir en tres grandes grupos: terpenos, alcaloides y compuestos fenólicos.

Los terpenos (iridoides, saponinas, esteroides, esteroleos, etc.) juegan un papel defensivo importante en la planta al ser tóxicos para la mayoría de insectos fitófagos e inhibir la alimentación de los herbívoros, aunque en algunos casos actúa como atrayente de ciertas especies de insectos (Goodwin, 1971). Por su parte, los alcaloides son compuestos nitrogenados que protegen plantas de los animales herbívoros, además de conferir a la planta propiedades antimicrobiales y antifúngicas, entre otros usos farmacéuticos (Robinson, 1974, 1981). Los compuestos fenólicos (flavonoides, taninos, ligninas, quinonas, etc.) también juegan un papel muy importante en la defensa contra herbívoros y patógenos, además de actuar como atrayentes para polinizadores y dispersores de semillas (Croteau *et al.*, 2000).

En este sentido, la presencia de algunos metabolitos secundarios de las especies hospederas y *A. salmiana* se exponen a continuación.



Wigandia urens. Los análisis químicos de las hojas de *W. urens* han mostrado la presencia de compuestos potencialmente tóxicos como flavonoides, homosesquiterpenoides (wigandol), terpenoides, quinonas, esteroides, derivados fenólicos y glucósidos (Gómez *et al.*, 1980; Wollenweber, 1988; Cao *et al.*, 2003 y Reynolds *et al.*, 2006). Estos compuestos causan una acción irritante y alérgica en contacto con la piel, además de conferirle a la planta propiedades antimicrobiales y antifúngicas (Rojas *et al.*, 2003).

Croton ciliatoglanduliferus. En las plantas de esta especie se han aislado diterpenos y dos flavonoides conocidos como retusina y paquipodol (González *et al.*, 2006; Morales-Flores *et al.*, 2007), compuestos que confieren propiedades repelentes a insectos, antimicrobiales, antifúngicas, anticancerígenas, hipotensivas, antiespasmódicas, antimutagénicas, antivirales y herbicidas (Miyazawa *et al.*, 2000; Huerta *et al.*, 2002; Çitoğlu *et al.*, 2003; Çitoğlu *et al.*, 2004; Morales-Flores *et al.*, 2007; Salatino *et al.*, 2007). Adicionalmente, en el género *Croton* se ha confirmado la presencia de diterpenos de tipo crotofolano, trigliano, ramnofolano, cembreno, labdano, clerodano; triterpenos de tipo lupano y oleanano; alcaloides; lignanos, esteroides, fenoles simples, taninos, saponinas, aminas, proantocianidinas, flavonoides y quinonas, estos últimos compuestos poco frecuentes en la familia Euphorbiaceae (Cai *et al.*, 1991; Amaral y Barnes, 1998; El-Mekkawy *et al.*, 2000; Kapingu *et al.*, 2000; Block *et al.*, 2004).

Solanum chrysotrichum. Los principales compuestos de la raíz de *S. chrysotrichum* son alcaloides y saponinas esteroidales del tipo Sc-1, Sc-2, Sc-3, Sc-4 y Sc-5, que le confieren propiedades antifúngicas y antimicrobiales (Lozoya *et al.*, 1992; Charlet *et al.*, 2000; Zamilpa *et al.*, 2002; Pérez *et al.*, 1996; Villarreal y Muñoz, 1991; Villarreal *et al.*, 1997, 2004; Álvarez *et al.*, 2001; Caspeta *et al.*, 2005, Cuca, 2005; Herrera-Arellano *et al.*, 2003, 2007).



Mentzelia aff. hispida El estudio de los metabolitos secundarios de *M. hispida* se restringe a la presencia de monoterpenos (Grayson, 2000) e iridoides C9 exclusivos del género *Mentzelia* (Weigend *et al.*, 2000). Se han reportado para esta especie propiedades antibacteriales (García, 1989). En este género se han obtenido también iridoides clorohidrinados (Müller *et al.*, 1999) e iridoides hidrogenados (Catalano *et al.*, 1995)

Cordia curassavica. Esta especie ha sido ampliamente usada en la medicina tradicional para el alivio de enfermedades gastrointestinales, respiratorias y dermatológicas, además de tener propiedades antibacteriales, antifúngicas, antivirales y antiinflamatorias (Bayeux *et al.*, 2002; Hayashi *et al.*, 1990; Hernández *et al.*, 2003, 2007; loset *et al.*, 1998, 2000), también es un efectivo larvicida (loset *et al.*, 1998, 2000).

En el aceite esencial de partes aéreas de *C. curassavica* se confirma la presencia de terpenoides (Agrelo de Nasif *et al.*, 2005), 11 compuestos en los que destacan el 4-metil,4-etenil-3-(1-metil etenil)-1-(1-metil metanol)ciclohexano, β -eudesmol, spatulenol, cadina 4(5) y 10(14) dieno (Hernández *et al.*, 2007), cordiaquinonas del tipo α , β , J y K (loset *et al.*, 1998, 2000) y la presencia de espatulenol, β -sitosterol (metabolito secundario reconocido por su actividad antibacterial); además encontrarse en el mismo género alcoholes alifáticos y ácidos grasos (palmítico, mirístico, estearico, oleico y linoleico) (Menghini *et al.*, 2008).

Lippia graveolens . En el aceite esencial de las hojas de esta especie se ha descrito la presencia de iridoides, 23 flavonoides, flavonas metoxiladas, terpenos, esterés y taninos (Pino *et al.*, 1989; Herms y Matson, 1992; Rastrelli *et al.*, 1998; Salgueiro *et al.*, 2003; Long-Ze *et al.*, 2007), además, de su tallo se obtuvieron un total de 33 componentes: 22 hidrocarburos, cuatro alcoholes, cuatro éteres, dos fenoles y una cetona (Skaltsa y Shamma, 1988; Domínguez *et al.*, 1989; Soto, 2007). Esta especie tiene una gran actividad antibacterial, antifúngica, antimalaria, antiespasmódica, sedante, hipotensiva, antiinflamatoria y antioxidante (Domínguez *et al.*, 1989; Pascual *et al.*, 2001; Salgueiro *et al.*, 2003; Pruneda, 2005; Hernandez *et al.*, 2008; Martínez-Rocha *et al.*, 2008).



Brickellia veronicifolia La fitoquímica de esta especie incluye labdanos, sesquiterpenos del tipo guaianolidos y farnesoles, flavonoides como flavoneglucósidos, pendulina y penduletina, un dehidronerolido derivado, benzilbenzoatos, un benzofurano, diterpenos y derivados de ácido salicílico. Es ampliamente usada como relajante muscular, hipoglicémico, antiespasmódico, antiinflamatoria y antifúngica (Calderón *et al.*, 1983; Roberts *et al.*, 1980, 1984; Moore, 1989; Pérez-Gutiérrez *et al.*, 1998, 2000; Cárdenas-Ortega *et al.*, 2005; Rivero-Cruz *et al.*, 2005, 2006; Déciga-Campos *et al.*, 2006; Palacios-Espinosa *et al.*, 2008).

Agave salmiana. Fernández-Anderson (2005) identificó por pruebas fitoquímicas la presencia de saponinas (especialmente saponinas esteroidales), triterpenos, flavonoides, alcaloides y taninos en partes aéreas de *A. salmiana*; adicionalmente se ha identificado lignina (Baena, 2005). Entre los usos medicinales de esta especie se incluyen: hipoglicémicos, antitumorales, antivirales, antiinflamatorios, antileucémicos y propiedades repelentes a insectos, además de actividad antimicrobiana (Fernández-Anderson, 2005).

6.7. El papel de la defensa física

Además de la filogenia y los metabolitos secundarios, los tricomas foliares son células epidérmicas especializadas cuya presencia puede ser un factor determinante para evitar o disminuir el ataque de insectos fitófagos hacia una especie vegetal (Levin, 1973; Valverde *et al.*, 2001). Los tricomas foliares son mecanismos físicos de defensa de diversas plantas, cuyo papel es el de proteger a la planta de algunos factores ambientales como la radiación solar y el viento, además protegen a la planta de ataques de herbívoros los cuales pueden ser dañados físicamente por el contacto directo con los tricomas o pueden ser envenenados con los compuestos químicos que éstos producen (Agren y Schemske, 1994; Duke, 1994; Wilkens *et al.*, 1996). La comparación de estructuras de defensa física entre las especies hospederas muestra que todos los hospederos del gusano rojo de maguey (excepto los perteneciente al género *Agave*) presentan una gran densidad de tricomas en hojas y tallos



En la Tabla 8 se hace una comparación de los tricomas foliares, metabolitos secundarios y actividad microbiana y antifúngica de los hospederos del gusano rojo de maguey. La síntesis de los tres grupos de metabolitos secundarios se han registrado para la mayoría de las especies hospederas, siendo los más comunes en los terpenos y los compuestos fenólicos.

Tabla 8. Presencia de mecanismos de metabolitos secundarios y tricomas foliares presentes en las especies hospederas del gusano rojo de maguey.

Espece	Tricomas	antimicrobiana	antifungicas	Terpenos	Alcaloides	Compuestos fenólicos
<i>A. salmiana</i>		X		X	X	X
<i>A. karwinskii</i>						
<i>L. graveolens</i>	X	X	X	X		X
<i>B. veronicifolia</i>	X	X	X	X		X
<i>C. curassavica</i>	X	X	X	X	X	X
<i>C. ciliatoglanduliferus</i>	X	X	X	X	X	X
<i>M. aff. hispida</i>	X	X		X		
<i>W. urens</i>	X		X	X		X
<i>S. chrysotrichum</i>	X	X	X	X	X	

7. DISCUSIÓN

7.1. Presencia de hospederos alternativos del gusano rojo de maguey en Monjas, Oax.

A lo largo de los años, el gusano rojo de maguey ha sido considerada una especie especialista del género *Agave*, sin embargo en este trabajo se confirma la presencia de nueve hospederos alternativos de este insecto en el municipio de Monjas, Oax., donde la disponibilidad de su hospedero principal (*A. salmiana*) es nula.

Partiendo del supuesto de que el hospedero ancestral del gusano rojo de maguey es *A. salmiana*, se discutirán las posibles razones del cambio de hospederos del insecto en Monjas, Oax.

A. salmiana fue registrado para el estado de Oaxaca como una especie abundante en la primera mitad del siglo pasado, de la cual se extraían las larvas del gusano rojo de maguey (Ancona, 1931; Ramírez, 1931). Hoy en día la presencia de *A. salmiana* en Monjas, Oax., es prácticamente nula debido principalmente al cambio en uso de suelo hacia tierras de cultivo y al desplazamiento del agave pulquero silvestre por plantaciones de agave mezcalero (*A. angustifolia*), por ser el distrito de Miahuatlán una importante región mezcalera del estado de Oaxaca (Chagoya, 2004).

Se podría pensar que al escasear *A. salmiana* el gusano rojo de maguey atacaría especies del mismo género o familia de su hospedero ancestral, tal como lo predice la teoría coevolutiva propuesta por Ehrlich y Raven (1964).

Efectivamente, el gusano rojo de maguey ha sido reportado como plaga de diversos agaves, entre ellos *A. angustifolia* (Pérez, 1980; MacGregor y Gutiérrez, 1983; Pineda, 1983; Chen y Osorno, 1984; Sánchez, 1989). A pesar de que *A. angustifolia* representa el 60% del inventario magueyero en el distrito de Miahuatlán (Chagoya, 2004), los pobladores no lo reconocen como hospedero del gusano rojo de maguey. Lo anterior seguramente se debe al uso de insecticidas en los cultivos de *A. angustifolia*, que impidieron la supervivencia del insecto en este hospedero.

Adicionalmente, el muestreo por el método de área muestra la presencia del gusano rojo de maguey en la única especie del género *Agave* encontrada (*A. karwinskii*), sin embargo también se constató el ataque del insecto a ocho hospederos alternativos de ocho



familias diferentes al hospedero ancestral, por lo que podemos pensar que todos ellos tienen una filogenia lejana.

Como parte de la teoría coevolutiva, Ehrlich y Raven (1964) sugirieron que los insectos se adaptan más rápidamente a plantas que comparten ciertos metabolitos secundarios con sus hospederos ancestrales, de tal manera que un insecto considerado especialista puede cambiar de hospedero si este último sintetiza compuestos químicos muy semejantes a su hospedero natural, debido a que los insectos ven en los nuevos hospederos una opción viable para su alimentación u oviposición (Jaenike, 1983; Fox, 1993; Anaya, 2003).

Por consiguiente, para entender los procesos de adaptación hacia nuevos hospederos es necesario conocer, además de la filogenia, el papel de los metabolitos secundarios entre las relaciones planta-insecto, las defensas mecánicas de la planta y el tiempo de aceptación del insecto hacia nuevos hospederos.

Al comparar los metabolitos secundarios reportados para los hospederos alternativos del gusano rojo de maguey, se puede observar que la mayoría de estas plantas comparten la síntesis de terpenos, alcaloides y compuestos fenólicos, lo que les confiere una gran resistencia al ataque de especies fitófagas superficiales y podría actuar como atrayente para la alimentación y oviposición para el gusano rojo de maguey.

Los tricomas foliares están presentes en todos los hospederos alternativos del gusano rojo de maguey (excepto en *A. karwinskii*), lo que brinda a estas plantas resistencia contra insectos fitófagos (Agren y Schemske, 1994; Wilkens *et al.*, 1996). Para los insectos fitófagos superficiales, la presencia de tricomas puede ser un impedimento en el consumo de dicha planta, pero en el caso de un insecto endófago como el gusano rojo de maguey las defensas físicas de la planta le ofrecen un sitio libre de competencia, procurándose para sí plantas hospederas que tienen un desempeño óptimo (Maron, 1998, 2001).

Respecto al tiempo de aceptación de nuevos hospederos, se sabe que los insectos endófagos tienen periodos de alimentación larvaria largos y una vida adulta corta, son más comunes en hábitats de sucesión tardía y son lentos en la colonización de nuevas poblaciones de hospederos (Blossey y Hunt-Joshi, 2003). Sin embargo, el gusano rojo de



maguey en Monjas, Oax. ha cambiado su preferencia de alimentación en aproximadamente 100 años, traduciéndose en una respuesta muy rápida hacia la colonización de nuevos hospederos, pues hay que recordar que cuando *A. salmiana* era abundante era éste el principal hospedero reconocido por los pobladores. Esta rápida aceptación puede relacionarse con el hecho de que las palomillas del insecto viven como máximo cinco días en los cuales tiene que buscar pareja y ovipositar, hecho que aunado a su poca capacidad de dispersión provocó la infestación de los nuevos hospederos disponibles con características químicas semejantes a las de su hospedero ancestral.

Tomando como base los aspectos antes descritos, podemos imaginar los posibles caminos que siguió *C. redtenbacheri* hacia la búsqueda de nuevos hospederos:

- 1) Ante la escasez de *A. salmiana*, el gusano rojo de maguey colonizó en corto tiempo diferentes especies de plantas que presentaban metabolitos secundarios similares a los de su hospedero ancestral, además de mecanismos de defensa, que en conjunto brindaron una opción libre de competencia y adecuado para su alimentación y oviposición.
- 2) Otra posibilidad es que el gusano rojo de maguey estuviera presente tanto en *A. salmiana* como en los hospederos alternativos desde el inicio, sólo que al tener mayor importancia económica *A. salmiana* era éste el hospedero más conocido.

Los panoramas anteriores son hipotéticos y al no contar con registros de la infestación de *C. redtenbacheri* en los hospederos alternativos del municipio de Monjas, Oax. en la década de 1930 (cuando *A. salmiana* era abundante), no podemos conocer a ciencia cierta si este insecto ya se encontraba en dichos hospederos o fue una respuesta ante la disminución del agave. Estudios posteriores en sus áreas de distribución podrían confirmar las hipótesis planteadas.

La aceptación de nuevos hospederos le confiere al gusano rojo de maguey ciertas ventajas, como la disminución del tiempo de búsqueda, una dieta más balanceada, una amortiguación entre cambios ambientales y un camino para evitar riesgos. Además, una implicación importante en el uso de nuevos hospederos locales, puede ser la variación genética intraespecífica, recombinaciones cromosómicas y flujo génico del insecto (Diehl y



Bush, 1984; Singer *et al.* 1993; Bernays, 2001; Scriber, 2002; Agrawal, 2003; Ashley *et al.*, 2003; Parmesan y Yohe, 2003; Root *et al.*, 2003).

7.2. Ausencia de hospederos alternativos en San Martín

En San Martín, Zacatecas, *C. redtenbacheri* no utiliza hospederos alternativos. La vegetación en este lugar es muy pobre, ya que la aridez del terreno sólo permite prosperar algunas especies, tales como nopales (*Opuntia* spp.), maguey (*Agave salmiana* Otto), biznagas (*Mammillaria* spp.), sábila (*Aloe barbadensis* Mill.), huizache (*Acacia constricta* Benth.), mezquite (*Prosopis juliflora* Sw.), ramón (*Dalea tuberculata* Lag.); árnica (*Heterotheca inuloides* Cass.), sangre de grado (*Jatropha dioica* Sessé), aceitilla (*Aristida scabra* Kunth), manrubio (*Marrubium vulgare* L.), estafiate (*Artemisa mexicana* Willd.), epazote (*Chenopodium ambrosioides* L.) y gobernadora (*Larrea tridentata* Sessé & Moc.), entre otras. Aunque en esa zona no se encuentran las mismas especies que en Monjas, Oax., se encontró que *Jatropha dioica* (Euphorbiaceae) es de la misma familia que *C. ciliatoglanduliferus* Ort., un hospedero común en Monjas, Oax.; sin embargo, *J. dioica* no es utilizada como hospedero del gusano rojo de maguey. Este hecho apoya la hipótesis de que en sitios donde el hospedero habitual de este insecto (*A. salmiana*) es abundante no se encontrarán hospederos alternativos, mientras que en la zona con disponibilidad nula de *A. salmiana*, el gusano rojo de maguey se encontrará en hospederos alternativos.

7.3. Infestación en *A. tequilana* y *A. angustifolia*

Como se planteó con anterioridad, el gusano rojo de maguey ha sido considerado como plaga de diferentes especies de agave, entre ellas *A. tequilana* y *A. angustifolia* (Pérez, 1980; MacGregor y Gutiérrez, 1983; Pineda, 1983; Chen y Osorno, 1984; Sánchez, 1989). El distrito de Tlacolula cuenta con el 54.4% de la superficie total cultivada de *A. angustifolia* en el estado de Oaxaca, con una densidad de 2404 plantas/ha. Al ser un hospedero tan abundante en este estado, se podría esperar una elevada frecuencia de infestación por el gusano rojo de maguey, sin embargo, no se registró infestación de este insecto al presenciar



el corte en campo de 1,000 ejemplares adultos y 20,000 jóvenes de *A. angustifolia*. Tampoco se registró infestación en 2,000 ejemplares adultos y 23,000 jóvenes de *A. tequilana*. Lo anterior probablemente se deba a la utilización de insecticidas en el campo de cultivo.

7.4. Infestación en diferentes hospederos

La frecuencia de infestación de *A. salmiana* en San Martín, Zac. difiere según la edad del agave. Según los resultados obtenidos, el muestreo dirigido hacia agaves de dos a tres años de edad mostró una frecuencia de infestación significativamente mayor a la de los agaves muestreados por el método de área.

Se sabe que los insectos son capaces de distinguir las características químicas y físicas presentes entre individuos de una misma especie, género o familia, puesto que la calidad de la planta hospedera determinará algunas estrategias reproductivas de los insectos como el tamaño y calidad de los huevos, el grado de fecundidad de las hembras, además de la supervivencia de todos los estados del ciclo de vida (Rossiter *et al.* 1988; Hemming y Lindroth, 1995).

La discriminación del gusano rojo de maguey puede estar relacionada con el cambio en la producción de ciertos metabolitos secundarios según la edad de la planta. Por ejemplo, se ha encontrado que en algunas plantas los fenoles (compuestos aromáticos) decrecen conforme aumenta la edad de la planta (Manrique *et al.*, 1996), lo cual podría significar una disminución en la percepción de señales aromáticas de las plantas adultas. De igual manera, la concentración de nitrógeno disminuye en las plantas al aumentar su edad (Mattson, 1980).

Por el contrario, la celulosa, la lignina, los azúcares reductores (Hacker y Minson, 1981), las hormonas reproductivas (Hoad *et al.*, 1988) y los taninos (Taiz *et al.*, 2006) se incrementan con el desarrollo de la planta. De hecho, los taninos (metabolitos secundarios) confieren a la planta un sabor amargo, desagradable para los insectos fitófagos (Taiz *et al.*, 2006).

Los resultados muestran que los hospederos alternativos del gusano rojo de maguey presentes en el municipio de Monjas, Oax. no son atacados en la misma proporción. Se



podrían pensar en primera instancia, que el ataque a nuevos hospederos está directamente relacionado con la abundancia de éstos en campo (Cunningham y West, 2001), sin embargo esto no ocurre. El hospedero alternativo más abundante fue *B. veronicifolia* con 454 plantas registradas, pero sólo una estuvo infestada por el gusano rojo de maguey; en contraste, *W. urens* fue localizada casi exclusivamente por el método de muestreo dirigido, pues se encontró de forma escasa en la superficie muestreada por parcelas (sólo dos plantas se registraron en un área de 0.7 ha). En *W. urens* la frecuencia de infestación fue muy alta, con el 58.49%, más alta aún que la registrada para *A. salmiana*.

La explicación de que *W. urens* sea tan escasa es que de esta planta es de donde se extrae actualmente la mayor cantidad de gusano rojo de maguey. Para la recolección del insecto es necesario el arranque de la planta o, si se trata de una planta adulta arbórea, la destrucción de parte o la totalidad del tallo. La misma situación se presenta para *C. glanduliferus* y *M. hispida* ya que al ser hospederos reconocidos por los pobladores del municipio su número disminuye año con año.

Posiblemente se ha repetido esta situación con otras especies, pues hubo cuatro plantas reconocidas como hospederas que no fueron encontradas por el método por área (0.7 ha) ni por la búsqueda activa por vagabundeo.

Esta razón puede ser una explicación de la diferencia en las frecuencias de infestación, pues de la misma forma que ocurrió cuando *A. salmiana* estaba presente, la escases de los hospederos alternativos preferidos ha llevado al gusano rojo de maguey al infestación de nuevos hospederos. Lo anterior puede aclarar por qué se encontró al insecto en *B. veronicifolia*, *A. karwinskii* y *L. graveolens*, tres especies que no fueron reconocidas como hospederas del gusano rojo de maguey por pobladores del municipio, y más aún comprobar que la frecuencia de infestación en estos nuevos hospederos es muy baja aún siendo las especies más abundantes registradas en el área de muestreo.

Respecto a las diferencias intraespecíficas en infestación, contrario al caso de *A. salmiana*, el gusano rojo de maguey se ve atraído hacia plantas de mayor tamaño, como en el caso de *W. urens* y *C. ciliatoglanduliferus*. La explicación a esto último puede ser que las plantas grandes son detectadas más fácilmente por las palomillas hembras, además de estar expuestas al ataque por más tiempo, adicionalmente las hembras del gusano rojo de



maguey, como ocurre en otros lepidópteros, pueden ser capaces de discriminar entre plantas de la misma especie que presenten distinta calidad de nutrientes (Singer y Lee, 2000), de tal manera que una planta de mayor calidad aumentará el grado de utilización hacia su uso (Jaenike, 1983; Fox, 1993), haciendo que los recursos no sean igualmente aceptados.

8. CONCLUSIONES

Las conclusiones de este trabajo son las siguientes:

1. Se comprobó la presencia de hospederos alternativos del gusano rojo de maguey en el municipio de Monjas, Oaxaca, donde la disponibilidad de su hospedero principal *A. salmiana* es nula. Los hospederos alternativos fueron: *Wigandia urens*, *Croton ciliatoglanduliferus*, *Solanum crhysotrichum*, *Cordia curassavica*, *Brickellia veronicifolia*, *Mentzelia aff. hispida*, *Lippia graveolens* y *Agave karwinskii*. Adicionalmente se presume la presencia del gusano rojo de maguey en *Rumex crispus* y cuatro especies arbustivas no identificadas taxonómicamente, conocidas localmente como “escobo negro”, “cantarilla”, “palito blanco” y “chamizo blanco”. En contraste, en San Martín, Zac., donde la disponibilidad de *A. salmiana* es alta, el gusano rojo de maguey no se encontró en hospederos alternativos.
2. *C. redtenbacheri* se comporta como especialista del género *Agave* en San Martín Zac., mientras que en Monjas, Oax. es generalista, atacando diferentes especies de plantas alejadas filogenéticamente.
3. Las especies seleccionadas por el gusano rojo de maguey en Monjas, Oax. tienen en común la presencia de tricomas, terpenoides y compuestos fenólicos, además de propiedades antimicrobianas y antifúngicas
4. La infestación del gusano rojo de maguey no está relacionada con la abundancia de sus hospederos alternativos.
5. El hospedero más común del gusano rojo de maguey en Monjas, Oax. es *W. urens* con un 58.5% de infestación de las plantas revisadas ($N=53$)
6. *C. redtenbacheri* prefiere atacar plantas de gran talla de *W. urens* y *C. ciliatoglanduliferus* en Monjas, Oax., pero individuos jóvenes de *A. salmiana* en San Martín, Zac.
7. En San Martín, Zac. el 6.6% de los agaves están infestados por gusano rojo de maguey ($N=549$).

9. LITERATURA CITADA

- Agrawal, A. G. 2003. Community genetics: new insights into community ecology by interacting populations genetics. *Ecology* 84:543-544.
- Agren, J. y D. W. Schemske. 1994. Evolution of trichomes number in naturalized population of *Brassica rapa*. *American Naturalist* 143:1-13.
- Agrelo de Nassiff, A. E., A. M. Torres, G. Ricciardi, A. Ricciardi y E. Dellacassa. 2005. Caracterización del aceite esencial de *Cordia curassavica* (Jacq.) Roem. & Schult. "María Negra". *Comunicaciones Científicas y Tecnológicas*. Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina.
- Alvarez, L., C. Pérez, J. L. González, V. Navarro, M. L. Villareal y O. J. Olson. 2001. Sc-1 an antimycotic spirostan saponin from *Solanum chrytrochichum* Schltd. *Planta Medica* 67(4):372-374.
- Amaral, A. C. y R. Barnes. 1998. A tetrahydroprotoberberine alkaloid from *Croton hemiargyreus*. *Phytochemistry* 47(7):1445-1447.
- Anaya, A. L. 2003. *Ecología Química*. Plaza y Valdez, México, D.F. 349 pp.
- Ancona, H. 1931. Los chilocuiles o gusanitos de la sal de Oaxaca. *Anales del Instituto de Biología* 6:134-140
- Ancona, H. 1934. Los gusanitos del maguey. *Anales del Instituto de Biología* 5:193-199
- Ashley M., M. Wilson, O. Pergams, D. O'Dowd, S. Gende y J. Bown. 2003. Evolutionary enlightened management. *Biological Conservation* 111:115-123.
- Baena, A. 2005. Aprovechamiento del bagazo de maguey verde (*Agave salmiana*) de la agroindustria del mezcal en San Luis Potosí para la producción de hongo ostra (*Pleurotus ostreatus*). Tesis de Maestría en Ciencias Ambientales. Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica A. C., San Luis Potosí, México.
- Barton, N H, y B. Charlesworth. 1984. Genetic revolutions, founder effects and speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:133-164.
- Bayeux M. C., A. T. Fernandes, M. A. Foglio y J.E. Carvalho. 2002. Evaluation of the antiedematogenic activity of artemetin isolated from *Cordia curassavica* DC. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research* 35:1229-1232
- Bernays, E. A. 2001. Neural limitations in phytophagous insects: Implications for diet breadth and evolution of host affiliation. *Annual Review of Entomology* 46:703-727.
- Bergström, A., S. Nylin y G. H. Nygren. 2004. Conservative resource utilization in the common blue butterfly-evidence for low cost of accepting absent host plants? *Oikos* 107:345-351.



- Blásquez, I. 1870. Insectos del maguey. *La Naturaleza* 1:39-47.
- Block, S., C. Baccelli, B. Tinant, L. V. Mervelt, R. Rozenberg, J. L. Habib, G. Llabres, M. C. Pauw y J. Quetin. 2004. Diterpenes from the leaves of *Croton zambesicus*. *Phytochemistry* 65(8):1165-1171.
- Blossey, B. y T. Hunt-Joshi. 2003. Belowground herbivory by insects: influence on plants and aboveground herbivores. *Annual Review of Entomology* 48:521-547.
- Cai, Y., F. J. Evans, M. F. Roberts, J. D. Phillipson, M. H. Zenk y Y. Gleba. 1991. Polyphenolic compounds from *Croton lechleri*. *Phytochemistry* 30(6):2033-2040.
- Calderón, J. S., L. Quijano, M. Cristia, F. Gómez y T. Rios. 1983. Labdane diterpenes from *Brickellia veronicifolia*. *Phytochemistry* 22:367-1368.
- Camacho A., A. Sánchez, A. Nolasco y E. Jiménez. 2003. Observaciones en condiciones de laboratorio de la Biología del “gusano rojo de maguey” *Comadia redtenbacheri* H. (Lepidoptera: Cossidae). *Entomología Mexicana* 2:281-287.
- Camacho A., A. Nolasco-Miguel, J. E. Jiménez-Luna y F. Rivera-Torres. 2005. Reintroducción del maguey y cultivo del gusano rojo *Comadia redtenbacheri* H. (Lepidoptera: Cossidae). *Entomología Mexicana* 4:599-603.
- Cao, S., C. Rossant, S. Ng, A. D. Buss y M. S. Butler. 2003. Phenolic derivatives from *Wigandia urens* with weak activity against the chemokine receptor CCR5. *Phytochemistry* 64(5):987-990
- Cárdenas-Ortega, N.C., S. Pérez, M. A. Zavala, J. R. Aguirre y C. Pérez. 2005. Actividad antifúngica de seis plantas sobre *Aspergillus flavus* Link. *Revista Mexicana de Ciencias Farmacéutica* 36:21-26
- Caspeta, L., I. Nieto, A. Zamilpa, L. Alvarez, R. Quintero, M. L. Villareal. 2005. *Solanum chrysotrichum* hairy root cultures: Characterization; scale-up and production of five antifungals for human use. *Planta Medica* 71(11):1084-1087
- Catalano, S, G. Flamini, A. R. Bilia, I. Morelli y M. Nicoletti. 1995. Iridoids from *Mentzia cordiflora*. *Phytochemistry* 38(4):895-897
- Çitoğlu, G. S., B. Sever, S. Antus, E. Batiz-Gács y N. Altanlar. 2003. Antifungal flavonoids from *Ballota glandulosissima*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 41:483-486.
- Çitoğlu, G. S., B. Sever, S. Antus, E. Batiz-Gács y N. Altanlar. 2004. Antifungal diterpenoids and flavonoids from *Ballota inaequidens*. *Pharmaceutic Biology* 42:659-663.



- Cronquist, A. 1977. On the taxonomic significance of secondary metabolites in angiosperms. *Plant Systematics and Evolution* 1:179-189
- Croteau, R., T. M. Kutchan y N. G. Lewis. 2000. Natural Products (Secondary Metabolites). En: Buchanan, Grisse, Jones (eds.). *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. American Society of Plant Physiologists, Rockville, Maryland. 1408 pp.
- Cuca, L. 2005. Un nuevo alcaloide esteroidal, dos esteroides y un triterpeno pentacíclico de *Solanum cornifolium*, sección Geminata. *Actualidades Biológicas* 27(1):131-134.
- Cunningham, J. P. y S. A. West. 2001. Host selection in phytophagous insects: a new explanation for learning in adults. *Oikos* 95(3):537-543
- Chagoya, V. M. 2004. *Diagnóstico para la cadena productiva del sistema producto maguey-mezcal para el estado de Oaxaca*. Consejo Oaxaqueño del Maguey y del Mezcal, A. C., Oaxaca, México. 215 pp.
- Charlet S., F. Gillet, M. L. Villarreal, J. N. Barbotin, M. A. Fliniaux y J. E. Nava-Saucedo. 2000. Immobilisation of *Solanum chrysotrichum* plant cells within Ca-alginate gel beads to produce an antimycotic spirostanol saponin. *Physiology and Plant Biochemistry* 38(11):875-870
- Chen, P. y L. Osorno. 1984. Estudio de la biología y cría artificial del gusano blanco del maguey. Tesis Profesional. ENEP-Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Dampf, A. 1927. Contribución al conocimiento de la morfología de los primeros estados de *Hypoptya agavis* Blázquez *chilodora* (Dyar) (Lepidoptera, familia Cossidae), plaga de los magueyes de la Mesa Central de México. Oficina para la Defensa Agrícola. Imprenta de la Dirección de Estudios Geográficos y Climatológicos, México.
- Déciga-Campos, M., I. Rivero-Cruz, M. Arriaga-Alba, G. Castañeda-Corral, G. E. Angeles López, A. Navarete y R. Mata. 2006. Acute toxicity and mutagenic activity of Mexican plants used in traditional medicine *Journal of Ethnopharmacology* 110:334-342
- Diehl, S. R. y G. L. Bush. 1984. An evolutionary and applied perspective of insect biotypes. *Annual Review of Entomology* 29:471-504.
- Domínguez, A., V. Sánchez, M. Suárez, J. H. Baldas y M. R. González. 1989. Chemical constituents of *Lippia graveolens*. *Planta Medica* 55:208-209.
- Duke, S. O. 1994. Glandular trichomes: a focal point and structural interactions. *International Journal of Plant Sciences* 155:617-620.



- Ehrlich, P. y P. Raven. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18(4):586-608.
- El-Mekkawy, S., R. Meselhy, N. Nakamura, M. Hattori, T. Kawahata y T. Otake. 2000. Anti-HIV-1 phorbol esters from the seeds of *Croton tiglium*. *Phytochemistry* 53(4):457-464.
- Emelianov, I. M. y G. Goncharenko. 1992. Genetic variation, population structure and gene flow in the pine lappet moth *Dendrolimus pini* L. (Lepidoptera: Lasiocampidae) in forests of Byelorussia and Ukraine. *Genetika* 28:72-84.
- Fernández-Anderson, L. E. 2005. Fitoquímica del *Agave salmiana*. Tesis Profesional. Escuela de Ciencias, Universidad de las Américas Puebla. Puebla, México.
- Fox, C. W. 1993. Host confusion and the evolution of insect diet breadths. *Oikos* 67:577-581
- Futuyma, D. J. 1983. Evolutionary interactions among herbivorous insects and plants. En: Futuyma, D. J. y M. Slatkin (eds.). *Coevolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, pp. 207-231
- García, G. 1989. *Plantas medicinales del municipio de San José de Gracia, Aguascalientes*. Universidad Autónoma de Aguascalientes, México. 106 pp.
- Gómez, F., L. Quijano, J. S. Calderón y T. Rius. 1980. New terpenoids isolated from *Wigandia kunthii*. *Phytochemistry* 19:2202-2203
- González Vázquez, R., B. King-Díaz, M. I. Aguilar, De Santiago-Gómez, J.R., N. Diego y B. Lotina-Hennsen. 2006. Pachypodol from *Croton ciliatoglanduliferus* Ort. as water-splitting enzyme inhibitor on thylakoids. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 54(4):1217-1221
- Goodwin, T. W. 1971. *Aspects of terpenoid chemistry and biochemistry*. Academic Press. Londres. 441 pp.
- Granados, D. 1993. *Los Agaves en México*. Universidad Autónoma Chapingo, Montecillos, México. 252 pp.
- Grayson, H. D. 2000. Monoterpenoids. *Natural Products Reports* 17:385-419.
- Hacker, J. B. y Minson, D. J. 1981. The digestibility of plant parts. *Commonwealth Bureau of Pastures and field crops*. 51(9):459-482.
- Hayashi, K., T. Hayashi, N. Morita y S. Niwayama. 1990. Antiviral activity of an extract of *Cordia salicifolia* on herpes simplex virus type 1. *Planta Medica* 56(5):439-43
- Hemming, J. D. C. y R. L. Lindroth. 1995. Intraspecific variation in aspen phytochemistry: effects on performance of gypsy moths and forest tent caterpillars. *Oecologia* 103:79-88.



- Hernández, T., M. Canales, J. G. Avila, A. Duran, J. Caballero, A. Romo de Vivar y R. Lira. 2003. Ethnobotany and antibacterial activity of some plants used in traditional medicine of Zapotitlán de las Salinas, Puebla (México) *Journal of Ethnopharmacology*, 88(2):181-188
- Hernández, T., M. Canales, B. Terán, O. Ávila, A. Duran, A. García, H. Hernández, O. Ángeles López, M. Fernández-Araiza y G. Ávila. 2007. Antimicrobial activity of the essential oil and extracts of *Cordia curassavica* (Boraginaceae). *Journal of Ethnopharmacology* 111(1):137-141
- Hernández, T., M. Canales, A. M. García, A. Durán, S. Meraz, P. Dávila y J. G. Ávila. 2008. Antifungal activity of the essential oils of two Verbenaceae: *Lantana achyranthifolia* y *Lippia graveolens* of Zapotitlán de las Salinas, Puebla (México). *Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas* 7(4):202-206
- Hernandez-Livera, R. A., C. Llanderal-Cázares, L. E. Castillo-Márquez, J. Valdez-Carrasco y R. Nieto Hernández. 2005. Identificación de instares larvales de *Comadia redtenbacheri* (Hamm) (Lepidoptera:Cossidae). *Agrociencia* 39:539-544
- Herms, D. A. y W. J. Mattson. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology* 67(3):283-335.
- Herrera-Arellano, A., A. Rodríguez-Soberanes, M. A. Martínez-Rivera; E. Martínez-Cruz, A. Zamilpa, L. Alvarez y J. Tortoriello. 2003. Effectiveness and tolerability of a standardized phytodrug derived from *Solanum chrysotrichum* on *Tinea pedis*: a controlled and randomized clinical trial. *Planta Medica* 69:390-395.
- Herrera-Arellano, A., M. A. Martínez-Rivera; M. Hernández-Cruz; E. O. López-Villegas, A. V. Rodríguez-Tovar, L. Álvarez, S. Marquina-Bahena, V. M. Navarro-García y J. Tortoriello. 2007. Mycological and electron microscopic study of *Solanum chrysotrichum* saponin SC-2 antifungal activity on *Candida* species of medical significance. *Planta Medica* 73(15):1568-73
- Hoad, G. V., J. R. Lenton, M. B. Jackson y R. K. Atkin. 1988. Hormone Action in Plant Development: a Critical Appraisal. *Plant Growth Regulation* 7(4):306-308.
- Huerta, A., J. F. Lopez-Olguin, A. Aragon, F. Budia, P. Del Estal y E. Viñuela. 2002. Efecto de un pulverizado y un extracto acuoso de *Croton ciliatoglanduliferus* Ort. (Euphorbiaceae) incorporado a la dieta de *Spodoptera littoralis* (Boisduval) (Lepidoptera: Noctuidae). *Boletín de Sanidad Vegetal de Plagas* 28:405-414.



- INEGI, Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Información. 1997. División territorial del estado de Oaxaca. México.
- loset, J. R., A. Marston, M. P. Gupta y K. Hostettmann. 1998. Antifungal and larvicidal meroterpenoid naphthoquinones and a naphthoxirene from the roots of *Cordia linnaei*. *Phytochemistry* 47(5):729-734.
- loset, J. R., A. Marston, M. P. Gupta y K. Hostettmann. 2000. Antifungal and larvicidal cordiaquinones from the roots of *Cordia curassavica*. *Phytochemistry* 53(5):613-617.
- Jaenike, J. 1983. Genetic variation for host preference within and among populations of *Drosophila tripunctata*. *Evolution* 37:1023-1033.
- Judd, W., C. Campbell, E. Kellog, P. Stevens y M. J. Donoghue. 2002. *Plant systematics a phylogenetic approach*. Sinauer, Sunderland, Massachussets. 576 pp.
- Kapingu, M., D. Guillaume, Z. Mbwambo, M. Moshi, F. Uliso y R. Mahunnah. 2000. Diterpenoids from the roots of *Croton macrostachys*. *Phytochemistry* 54(8):767-770.
- Kuussaari, M., M. Singer e I. Hanski. 2000. Local specialization and landscape-level influence on host use in an herbivorous insect. *Ecology* 81:2177-2187.
- Levin, D. A. 1973. The role of trichomes in plant defense. *The Quarterly Review of Biology* 48:3-15.
- Levin, D. A. 1976. The chemical defenses of plants to pathogens and herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7:121-159
- Long-Ze, L., S. Mukhopadhyay, R. J. Robbin y J. M. Harnly. 2007. Identification and quantification of flavonoids of Mexican oregano (*Lippia graveolens*) by LC-DAD-ESI/MS analysis. *Journal of Food Composition and Analysis* 20(5):361-369
- Lozoya, X., V. M. Navarro y M. Zurita. 1992. *Solanum chrysotrichum* (Schdl.) a plant used in Mexico for the treatment of skin micosis. *Journal of Ethnopharmacology* 36:127-132
- Macedo, E. 1950. *Manual del Magueyero*. Agrícola Trucco (eds). México. 160 pp.
- MacGregor, R. y O. Gutiérrez. 1983. *Guía de Insectos Nocivos para la Agricultura en México*. Instituto de Biología, UNAM, México. 166 pp.
- Manrique, U., V. Carrillo, D. Vásquez, M. Rodríguez y E. Rivas. 1996. Efecto de la fertilización nitrogenada, edad y época de corte sobre el rendimiento de materia seca de *Andropogon gyanus*. *Zootecnia Tropical* 14(2):149-166



- Manzano, M. 1989. Estudio etnobiológico del gusano del maguey (*Aegiale* (Acentrocne) *hesperiaris* K, *Cossus redtenbacheri* Hamm. y *Scyphophorus acupunctatus* Gyll.) en el municipio de Apan Hidalgo. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Maron, J. L. 1998. Insect herbivory above and belowground: individual and joint effects on plant fitness. *Ecology* 79:1281-93.
- Maron, J. L. 2001. Intraspecific competition and subterranean herbivory: individual and interactive effects on bush lupine. *Oikos* 92:178–86
- Martínez-Rocha, A., R. Puga, L. Hernández-Sandoval, G. Loarca-Piña y S. Mendoza. 2008. Antioxidant and antimutagenic activities of Mexican oregano (*Lippia graveolens* Kunth). *Plant Foods for Human Nutrition* 63(1):1-5.
- Mattson, W. J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual review of ecological systems* 11:119-161.
- Menghini, L., F. Epifano, L. Leporini, R. Pagiotti y B. Tirillini. 2008. Phytochemical investigation on leaf extract of *Cordia salicifolia* Cham. *Journal of Medicinal Food* 11(1):193-4.
- Mitter, C, y D. J. Futuyma, 1979. Population genetic consequences of feeding habits in some forest Lepidoptera. *Genetics* 32:1005-1021.
- Miyazawa M., Y. Okuno, S. Nakamura y H. Kosaka. 2000. Antimutagenic activity of flavonoids from *Pogostemon cablin*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 48(3):642-647
- Moore, M. 1989. *Medicinal Plants of the Desert Canyon West*. Museum of New Mexico Press. Santa Fé, Nuevo México. 200 pp.
- Morales-Flores, F., M. Aguilar, B. King-Díaz, J. R. Santiago-Gómez y B. Lotina-Hennsen. 2007. Natural diterpenes from *Croton ciliatoglanduliferus* as photosystem II and photosystem I inhibitors in spinach chloroplasts. *Photosynthesis Research* 91(1):71-80
- Müller, A., J. Kufer, K. Dietl, F. Reiter, J. Rau y M. Weigend. 1999. Iridoid-glucosides chemotaxonomic markers in Loasoideae. *Phytochemistry* 52:67-78.
- Nolasco, A., E. Jiménez y A. Camacho. 2002. Introducción de la pupación y colonización del gusano rojo de maguey *Comadia redtenbacheri* H. (Lepidoptera: Cossidae). *Entomología Mexicana* 1:125-130.
- Palacios-Espinosa, F., Déciga-Campos, M. y R. Mata. 2008. Antinociceptive, hypoglycemic and spasmolytic effects of *Brickellia veronicifolia*. *Journal of Ethnopharmacology* 118(3):448-454



- Parmesan C. y G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:37-42
- Pascual M. E., K. Slowing, E. Carretero, D. Sánchez-Mata y A. Villar. 2001. Lippia: traditional uses, chemistry and pharmacology: a review. *Journal of Ethnopharmacology* 76(3):201-214
- Pérez, P. 1980. Principales problemas fitosanitarios del maguey pulquero (*Agave atrovirens* Karw.) en la mesa central de México. Tesis Profesional. Departamento de Parasitología Agrícola, Universidad Autónoma Chapingo, Montecillos, México.
- Pérez, M. A., M. L. Villarreal, V. Navarro, J. L. González, L. Alvarez y G. Delgado. 1996. A triglycosylad spirostanol with antifungal action from *Solanum chrysotrichum* "sosa". 9ª. Jornada de Química, Universidad Autónoma de Cuernavaca Morelos. Morelos, pp. 21.
- Pérez-Gutiérrez, R. M., C. Pérez-González, M. A. Zavala-Sánchez y S. Pérez-Gutiérrez. 1998. Hypoglycemic activity of *Bouvardia terniflora*, *Brickellia veronicifolia* and *Parmentiera edulis*. *Salud Pública Mexicana* 40:354-358.
- Pérez-Gutiérrez, R. M., H. Cervantes, M. A. Zavala, J. Sánchez, S. Pérez y C. Pérez, 2000. Isolation and hypoglycemic activity of 5, 7,3-trihydroxy-3,6,4-trimethoxyflavone from *Brickellia veronicifolia*. *Phytomedicine* 7(1):25-9.
- Pineda, G. 1983. Control químico de las plagas y enfermedades más comunes del maguey pulquero (*Agave atrovirens* Karw). Tesis Profesional. Departamento de Parasitología Agrícola, Universidad Autónoma Chapingo, Montecillos, México.
- Pino, J., A. Rosado, R. Baluja y P. Borges. 1989. Analysis of the essential oil of Mexican oregano (*Lippia graveolens*). *Nährung* 33(3):289-295
- Pruneda, O. 2005. Aislamiento y caracterización de agentes antimicrobianos y antioxidantes de *Lippia graveolens* y su aplicación en películas comestibles. Tesis de Maestría en ingeniería agroindustrial. Universidad Autónoma de Querétaro, México.
- Ramírez, L. 1931. Contribución para el conocimiento de los agaves en México. *Anales del Instituto de Biología* 6:91-95.
- Ramos-Elorduy, J. 1982. *Los Insectos como Fuente de Proteínas en el Futuro*. Limusa, México. 148 pp.
- Ramos-Elorduy, J. 2000. La entomología actual en México, en la alimentación humana, en la medicina tradicional y en el reciclaje y alimentación animal. En: *Memorias del XXXV Congreso Nacional de Entomología*, México, pp 3-46.



- Ramos-Elorduy, J. 2001. Contenido de vitaminas de algunos insectos comestibles de México. *Revista de la Sociedad Química de México* 45:66-76.
- Ramos-Elorduy, J., J. L. Muñoz y J. M. Pino. 1998. Determinación de minerales en algunos insectos comestibles de México. *Revista de la Sociedad Química de México* 2(1):18-33.
- Rastrelli L., A. Caceres, C. Morales, F. De Simone y R. Aquino. 1998. Iridoids from *Lippia graveolens*. *Phytochemistry* 49(6):1829-1832.
- Reynolds, G. W., F. Gafner y E. Rodríguez. 2006. Contact allergens of an urban shrub *Wigandia caracasana*. *Contact Dermatitis* 21(2):61-68.
- Rivero-Cruz, B., M. A. Rojas, R. Rodríguez-Sotres, C. M. Cerda-García-Rojas y R. Mata. 2005. Smooth muscle relaxant action of benzyl benzoates and salicylic acid derivatives from *Brickellia veronicifolia* on isolated guineapig illeum. *Planta Medica* 71:320-325.
- Rivero-Cruz, B., I. Rivero-Cruz, J. M. Rodríguez, C. M. Cerda-García-Rojas y R. Mata. 2006. Qualitative and quantitative analysis of the active components of the essential oil from *Brickellia veronicifolia* by nuclear magnetic resonance spectroscopy. *Journal of Natural Products* 69:1172-1176
- Roberts, M. F., B. N. Timmermann y T. J. Mabry. 1980. 6-Methoxyflavonols from *Brickellia veronicifolia* (Compositae). *Phytochemistry* 19:127-129.
- Roberts, M. F., B. N. Timmermann, T. J. Mabry, R. Brown, y S. A. Matlin. 1984. Brickellin, a novel flavone from *Brickellia veronicifolia* and *B. chlorolepsis*. *Phytochemistry* 23:163-165
- Robinson, T. 1974. Metabolism and function of alkaloids in plants. *Science* 184:430-435
- Robinson, T. 1981. *The Biochemistry of Alkaloids*. Springer-Verlag, Nueva York. 225 pp.
- Rojas R., B. Bustamante, J. Bauer, I. Fernandez, J. Alban y O. Lock. 2003. Antimicrobial activity of selected Peruvian medicinal plants. *Journal of Ethnopharmacology* 88(2):199-204.
- Rojo, A. 1934. Estudio químico y parasitológico del gusano blanco de maguey desde el punto de vista de la alimentación del pueblo mexicano. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias e Industrias Químicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Root, T. L., J. T. Price, K. R. Hall, S. H. Schneider, C. Rosenzweig y J. A. Pounds. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421:57-60.
- Rossiter, M. C., J. C. Schultz e I. T. Baldwin. 1988: Relationships among defoliation, red oak phenolics, and gypsy moth growth and reproduction. *Ecology* 69: 267-277.
- Salatino, A., M. L. Salatino y G. Negri. 2007. Traditional uses, chemistry and pharmacology of *Croton* species (Euphorbiaceae). *Journal of the Brazilian Chemical Society* 18(1):11-33.



- Salgueiro L. R., C. Cavaleiro, M. J. Gonçalves y A. Proença da Cunha. 2003. Antimicrobial activity and chemical composition of the essential oil of *Lippia graveolens* from Guatemala. *Planta Medica* 69:80-83
- Sánchez, C. 1989. Principales enfermedades que afectan a *Agave angustifolia* Haw. y *Agave americana* L. en el distrito de Tlacolula, Oaxaca. Tesis profesional. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Los Reyes Iztacala, México.
- Sánchez, L. 1989. *Oaxaca, Tierra de Maguey y Mezcal*. Instituto Tecnológico de Oaxaca, Oaxaca, México. 179 pp.
- Sánchez, A. 2003. Contribución al conocimiento de la biología del gusano rojo de maguey *Comadia redtenbacheri* Hamm. 1847. (Lepidoptera: Cossidae). Tesis profesional. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, México.
- Scriber, J. M. 2002. The evolution of insect-plant relationships; chemical constraints, coadaptation and concordance of insect-plant traits. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 104: 217-235.
- Singh, G. 2004. *Plant Systematics: An Integrated Approach*. Science Publishers, Nueva Hampshire. 561 pp.
- Singer, M. C. y J. R. Lee. 2000. Discrimination within and between host species by a butterfly: Implications for design of preference experiments. *Ecology Letters* 3: 101-105.
- Singer, M., C. Thomas y C. Parmesan. 1993. Rapid human-induced evolution of insect-host associations. *Nature* 366:681-683.
- Skaltsa, H. y G. Shamma. 1988. Flavonoids from *Lippia citriodora*. *Planta Medica* 54:465.
- Soto, M. 2007. Actividad antioxidante de flavonoides del tallo de orégano mexicano (*Lippia graveolens* HBK var. *Berlandieri schauer*). *Fitotecnia Mexicana* 30(1):43-49.
- Taiz, L y E. Zeiger. 2002. *Plant Physiology*. 3a. Edición. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. 690 pp.
- Valverde, P. L., J. Fornoni y J. Núñez-Farfán. 2001. Defensive role of leaf trichomes in resistance to herbivorous insects in *Datura stramonium*. *Journal of Evolutionary Biology* 14:424-432.
- Varela, G. 1965. Ciclo biológico de los gusanos colorados, chilicuiles o recoles de maguey en Oaxaca. *Revista Mexicana Medicina* 46, 4 pp.



- Villarreal, M. L. y J. Muñoz. 1991. Studies on the medicinal properties of *Solanum chrysotrichum* tissue culture: callus formation and plant induction from axillary buds. *Archives of Medical Research* 22:128-132.
- Villarreal, M. L., E. Arias, A. Feria-Velasco, O. T. Ramírez y R. Quintero. 1997. Cell suspension culture of *Solanum chrysotrichum* (Schldl.). A plant producing an antifungal spirostanol saponin. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* 50(1):39-44.
- Villarreal M. L., C. Arias, J. Vega, A. Feria-Velasco, O. T. Ramírez, P. Nicasio, G. Rojas y R. Quintero. 2004. Large-scale cultivation of *Solanum chrysotrichum* cells: Production of the antifungal saponin SC-1 in 10-l airlift bioreactors. *Plant cell reports* 16(9):653-656.
- Weigend, M., J. Kufer y A. Müller. 2000. Phytochemistry and the systematics and ecology of Loasaceae and Gronoviaceae (Loasales). *American Journal of Botany* 87:1202-1210
- Wilkens, R. T., G. O. Shea, S. Halbreich y N. E. Stamp. 1996. Resource availability and the trichomes defenses of tomato plants. *Oecologia* 106:181-191.
- Wollenweber, E. 1988. Occurrence of flavonoid aglycones in medicinal plants. *Progress in Cell Cycle Research* 280:45-55.
- Zamilpa, A., J. Tortoriello, V. Navarro, G. Delgado y L. Álvarez. 2002. Five new steroidal saponins from *Solanum chrysotrichum* leaves and their antimycotic activity. *Journal of Natural Products* 65:1815-1819.