

233030

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO



FACULTAD DE CIENCIAS



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

**Ecología de la relación entre Lophoceramica pyrrha
(Lepidoptera: Noctuidae) y Wigandia urens
(Hydrophyllaceae) en la Reserva del Pedregal de
San Angel, México, D. F.**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A :
JOSE LUIS CASTILLO LOPEZ



1996
FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION A. 10112



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

M. EN C. VIRGINIA ABRIN BATULE

Jefe de la División de Estudios Profesionales
Facultad de Ciencias
Presente

Los abajo firmantes, comunicamos a Usted, que habiendo revisado el trabajo de Tesis que realiz(ó)ron el pasante(s) José Luis Castillo López

con número de cuenta 8552581-8 con el Título: Ecología de la relación entre Lophoceramica pyrrha (Lepidoptera: Noctuidae) y Wigandia urens (Hydrophyllaceae) en la Reserva del Pedregal de San Angel, México, D.F.

Otorgamos nuestro **Voto Aprobatorio** y consideramos que a la brevedad deberá presentar su Examen Profesional para obtener el título de Biólogo

GRADO	NOMBRE(S)	APELLIDOS COMPLETOS	FIRMA
Dr.	Zenón	Cano Santana	
Director de Tesis	Betty	Benrey Boguslavsky	Betty Benrey
Dr.	Alberto Ken	Oyama Nakagawa	
Biól.	Eduardo	Morales Guillaumin	
Suplente	Juan Servando	Núñez Farfán	
Suplente			

DEDICATORIA

Quiero dedicar esta tesis con todo cariño a mi familia.

Al Sr. Fernando Castillo Arroyo (mi padre) y a la Sra. Guadalupe López de Castillo (mi madre) por todo su amor, apoyo y comprensión mostrados todos los días de mi vida.

A mis hermanos: Ofelia, Maricela, Fernando, Javier, Alejandra, Guadalupe y especialmente a Juan Carlos el cual con su ejemplo me enseñó el valor a la vida.

A mi amiga hermana Lupita, quien me enseñó lo que es tener valor y dignidad en la vida.

Y especialmente a mi super maestra Ana Celia.

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi más sincero agradecimiento a todas las personas que de alguna manera intervinieron para que se realizara esta tesis. Además de su paciencia.

Agradezco sinceramente a mi amigo el Dr. Zenón por la dirección de esta tesis, cabe mencionar que en el Dr. Zenón no sólo encontré a un verdadero maestro y director de tesis, si no que también encontré a un verdadero amigo con el cual siempre conté, su paciencia y apoyo sólo los podría encontrar en un amigo sincero como el.

A los sinodales por sus valiosos comentarios para enriquecer esta tesis y a su paciencia mostrada durante el trabajo de ésta: Dra. Betty Benrey, Dr. Ken Oyama, Biól. Eduardo Morales y Dr. Juan Nuñez Farfán.

Al Dr. Alfonso Pescador, al Dr. Juan Nuñez Farfán y al Biól. Carlos Cordero por sus valiosos comentarios hacia los experimentos de campo y laboratorio.

Al Dr. Jorge Soberón por la ayuda recibida tanto económica como en la facilitación del uso del equipo de laboratorio.

Agradezco especialmente a la M. en C. Consuelo Bonfil por su amistad y apoyo recibido tanto económico como moral, así como por la ayuda prestada en el escrito de la tesis, sinceramente creo que con su ayuda facilitó que los sinodales como mi director de tesis entendieran lo que yo quería expresar en el papel.

A la Biól. Gabriela Jiménez por su amistad y apoyo en el uso y asesoramiento del equipo de cómputo.

A mis amigos Sergio López y Hector Godínez por el asesoramiento para la realización de las gráficas.

Agradezco a todos mis compañeros y amigos del laboratorio, en los cuales siempre encontré una palabra de ánimo para seguir adelante: Lety Pérez, Lety Ríos, Juanita, Alicia Callejas, Claudia, Efraín, Raúl, Gaby Jiménez, Gaby Flores, Mónica, Luis, Laurita, Andrea, Toño, Mario, Sergio, David. A mis amigos del ajusco: Leonardo, Arturo, Víctor, Dulce, Liz, Natalia, Juan, Noe, Pilar, María Luisa, María del Jesús, Verónica, Laura, Clementina, Don Alfonso (el vigilante) y especialmente a Consuelo y a Tita.

A mis amigas del Centro de Ecología: Luz Elena, Rosalba y Fabiola.

A mis amigos de la Facultad con los que siempre conté e hicieron que mi estancia en ella fuera más agradable: Elba, Araceli, Mónica, Daniel, Juan Carlos (el gañan), Jorge León, José Carmen, Hugo, Pancho, Cuauhtemoc, Javier, Jesús, Juan Carlos (el Clark), Hector, José Luis (el raíz) y Gustavo.

INDICE

RESUMEN

INTRODUCCION 1

ANTECEDENTES Y
OBETIVO 13

AREA DE ESTUDIO 16

SISTEMA DE ESTUDIO 18

MATERIAL Y METODO 26

RESULTADOS 31

DISCUSION Y CONCLUSIONES 60

BIBLIOGRAFIA 70

RESUMEN

Lophoceramica pyrrha es una mariposa nocturna de la Reserva del Pedregal de San Angel, D.F., que en su estado larvario se alimenta casi exclusivamente de las hojas de Wigandia urens, aunque se han tenido registros raros de larvas de esta especie alimentándose de Buddleia cordata y Dahlia coccinea. Estudios previos habian demostrado que larvas de L. pyrrha criadas en laboratorio presentaban una mayor sobrevivencia y una mayor tasa de crecimiento al ser alimentadas con hojas de B. cordata que las larvas alimentadas con hojas de W. urens, lo cual estaba relacionado con la mayor calidad nutricional de las hojas de B. cordata.

En este trabajo se exploran los factores que podrían determinar la estrecha relación entre L. pyrrha y una planta de baja calidad nutricional como W. urens. Para esto, se llevaron a cabo (1) ensayos de preferencias alimenticias en laboratorio, (2) ensayos de preferencias de oviposición en laboratorio, (3) registros de los pesos de adultos y pupas de organismos que consumieron hojas de ambas especies de plantas, (4) observaciones de sobrevivencia de las larvas en ambos hospederos en el campo, y (5) descripciones de la distribución de las puestas de huevos y grupos de larvas de L. pyrrha sobre individuos de W. urens en el campo.

Los resultados más relevantes fueron los siguientes: (1) L. pyrrha prefirió alimentarse y ovipositar sobre las hojas de W. urens, (2) las pupas que surgían de las larvas alimentadas con W. urens alcanzaron un mayor peso que las que surgían de las larvas alimentadas con B. cordata, (3) en el campo, las larvas colocadas artificialmente sobre W. urens tuvieron mayores probabilidades de construir un nido que las que se colocaron sobre plantas de B. cordata, y (4) todas las puestas censadas se encontraron sobre plantas de W. urens mayores a 60 cm, localizándose preferentemente en plantas de zonas abiertas y en la parte distal de las hojas, sobre todo glabras de edad intermedia y madura.

Se concluye que L. pyrrha guarda una estrecha relación con W. urens. Las larvas encontradas sobre B. cordata y sobre D. coccinea se pueden considerar como producto de huevos depositados por error de las hembras. La calidad del alimento no determina la selección del hospedero sino algún factor que afecta la posibilidad de construir un nido adecuado que soporte el peso de un gran número de larvas que conforman la progenie, como puede ser la estructura de las nervaduras y el tamaño de las hojas de W. urens. El nido que construyen las larvas debe ser de gran importancia para ellas, el cual puede tener una función de termorregulador o de protector contra depredadores y parasitoides.

I. INTRODUCCION

1.1 FACTORES QUE AFECTAN LA SELECCION DEL HOSPEDERO

Dentro de la interacción entre plantas e insectos, la selección del hospedero constituye uno de los problemas más importantes al que se enfrenta un insecto herbívoro en su ciclo de vida, pues de este evento depende su crecimiento, sobrevivencia y reproducción (Thompson, 1986). Una de las preguntas más importantes acerca de la ecología de los insectos herbívoros, es saber cuáles son los factores que determinan la selección de la planta hospedera que será utilizada como alimento y/o refugio por el insecto. Entre los factores más importantes que determinan la selección del hospedero se encuentran los metabolitos secundarios de la planta hospedera, el estilo de vida del herbívoro y los enemigos naturales (depredadores y parasitoides) (Thompson, 1986; Futuyma y Moreno, 1988; Jaenike, 1991; Thompson y Pellmyr, 1991).

En general, todos estos factores están relacionados de una manera compleja, por lo cual el estudio de la selección del hospedero debe hacerse considerando muchos puntos de vista (Fig. 1).



Figura. 1. Factores que pueden determinar la selección del hospedero por parte de los insectos herbívoros.

1.2 OVIPOSICION Y CONTENIDO QUIMICO

Los metabolitos secundarios son compuestos que las plantas producen pero que no utilizan en sus procesos metabólicos de fotosíntesis, respiración y crecimiento (Ehrlich y Raven, 1964). Estos compuestos químicos secundarios actúan sobre los herbívoros por diversas vías y se pueden clasificar en (a) tóxicos o venenosos (Van Emden, 1972), (b) repelentes de la alimentación (Schoonhoven, 1972), (c) análogos hormonales (Bowers *et al.*, 1976), y (d) de acción física (Gibson, 1971). El estudio del papel que desempeñan los metabolitos secundarios ha cobrado gran relevancia desde el trabajo de Ehrlich y Raven (1964), quienes encontraron que muchas familias de mariposas guardan una estrecha relación con determinadas familias de plantas, lo cual sugiere que los metabolitos secundarios son un mediador importante en la interacción herbívoro-planta. A partir de entonces se han realizado gran cantidad de estudios que muestran la importancia de los metabolitos secundarios como mediadores en la selección del hospedero en los insectos herbívoros (Mitchell, 1987; Pereyra y Bowers, 1988; Renwick, 1989).

En algunas especies la concentración de ciertos metabolitos puede determinar la preferencia relativa de las hembras hacia un hospedero potencial. Por ejemplo, la hembra de la mariposa Junonia coenia (Nymphalidae) oviposita preferentemente sobre los hospederos que presentan una alta concentración de glucósidos (Pereyra y Bowers, 1988). En el caso de Hadena bicruris (Noctuidae) la hembra

se orienta por los compuestos volátiles de las flores blancas de su hospedero, Silene latifolia, para ovipositar (Brantjes, 1976).

Otro proceso que pueden afectar los metabolitos secundarios es la selección del hospedero, ya que éstos pueden provocar estímulos de contacto que son percibidos por los mecanorreceptores. Por ejemplo, Feeny et al. (1989) encontraron que las hembras de Papilio polyxenes (Papilionidae) dejan más puestas sobre modelos de plantas tratados con una combinación de estímulos de contacto y olfativos (compuestos secundarios de hoja de zanahoria) que en plantas tratadas únicamente con estímulo de contacto.

Los metabolitos secundarios además de ser utilizados por los insectos herbívoros para el reconocimiento de sus plantas hospederas, pueden proporcionar información a las hembras sobre la calidad nutricional relativa de los hospederos potenciales para la oviposición (Thompson y Pellmyr, 1991).

Los metabolitos secundarios pueden ser clasificados como cualitativos y cuantitativos en relación a su papel como defensa en contra de los herbívoros (Feeny, 1976). Se considera que los metabolitos secundarios cualitativos son de tal toxicidad que una pequeña cantidad de éstos es letal para el herbívoro, mientras que los metabolitos secundarios cuantitativos deben acumularse en el herbívoro en grandes cantidades para producir un efecto nocivo sobre éste. De esta manera, los químicos cualitativos actúan inmediatamente matando o repeliendo al insecto, mientras que los de tipo cuantitativo, son dependientes de la dosis, por lo que sus efectos nocivos aparecen a largo plazo, reduciendo el crecimiento

del herbívoro o disminuyendo su fecundidad (Thompson y Pellmyr, 1991). Rossiter (1988) encontró que los taninos de los encinos, que son metabolitos secundarios cualitativos, por ejemplo, pueden reducir en un 30% la fecundidad y crecimiento de Lymantria dispar (Lymantriidae).

1.3 LOS HERBIVOROS FRENTE A LAS SUSTANCIAS QUÍMICAS

Hasta ahora, el efecto del nitrógeno en la oviposición es más o menos conocido. Algunos experimentos muestran que las hembras ovipositan preferentemente sobre plantas que fueron fertilizadas previamente con nitrógeno (Wolfson, 1980; Myers, 1985). Más recientemente, Leotourneau y Fox (1989) encontraron que la adición de nitrógeno tiene un efecto positivo sobre la densidad de puestas en ensayos de cultivo y de incremento en la producción de huevos. Esto puede estar íntimamente relacionado con las posibilidades de éxito de las larvas. Loader y Damman (1991), por ejemplo, observaron en experimentos de laboratorio que la sobrevivencia de las larvas de Pieris rapae (Pieridae) tiende a disminuir dramáticamente al ser alimentadas con plantas con bajo contenido en nitrógeno, al estar éstas más tiempo expuestas a sus enemigos naturales al tratar de compensar la falta de este nutriente consumiendo más biomasa, lo cual provoca un retardo en su desarrollo larval.

Los cambios en los niveles de nitrógeno están acompañados frecuentemente por cambios en otros constituyentes químicos de la planta. Thompson y Pellmyr (1991) encontraron que el contenido de

¿Que es un
mecanismo?

alcaloides se correlaciona positivamente con el contenido de nitrógeno y negativamente con el de carbohidratos, aunque no se muestra un efecto significativo de este factor sobre la oviposición. Sin embargo, la palomilla Tyria jacobaeae (Arctiidae) selecciona plantas con una alta concentración de nitrógeno y azúcar (Meijden, 1989). En general, las plantas ricas en uno solo de estos nutrientes o pobres en ambos tienen una menor probabilidad de recibir puestas (Thompson y Pellmyr, 1991).

Ante la presión de selección de los metabolitos secundarios, los herbívoros presentan diferentes estrategias para contrarrestar o evadir sus efectos. Una forma es rechazando a la planta hospedera, ya que por medio de quimiorreceptores pueden detectar los metabolitos secundarios presentes en ésta (Ilse, 1937, 1956; Myers, 1969; Ma y Schoonhoven, 1973; Fox, 1982). Otra estrategia es inhibiéndolos, presentando mecanismos enzimáticos en el aparato digestivo que les permiten anular su acción tóxica (Brattsten, 1979; Krieger et al., 1971; Brattsten y Wilkinson, 1977; Yu, 1982).

La presencia de quimiorreceptores permite a los insectos herbívoros evitar a aquellos hospederos que contienen metabolitos secundarios letales (Greany et al., 1977; Stanton, 1979; Klinjnstra, 1982). Ilse (1937, 1956) y Godfray (1994), por su parte, sugieren que en los tarsos de muchas mariposas existen quimiorreceptores que le sirven a la mariposa para elegir o rechazar a un hospedero en particular. Asimismo, Fox (1982) encontró que la parte ventral de los tarsómeros de las patas de Papilio polyxenes (Papilionidae) presentan sensilas agrupadas, las

cuales pueden ser sitios de quimiorrecepción durante la oviposición.

Otro tipo de estrategia anti-defensas químicas consiste en evitar que éstas se activen. Esta desactivación puede realizarse por medio de enzimas inhibidoras presentes en el aparato digestivo del herbívoro. El sistema de desintoxicación o desactivación de los metabolitos secundarios mejor conocido es la función oxidasa mixta MFO formada por el citocromo P-450 y una reductasa los cuales llevan a cabo un cambio químico de una gran diversidad de arreglos de compuestos lipofílicos, el cual confiere protección contra un vasto número de compuestos tóxicos (Brattsten, 1979).

Existen insectos que cortan ciertos sitios de la hoja evitando la activación de los metabolitos. Por ejemplo, Dussourd y Eisner (1988) encontraron que los insectos especialistas que se alimentan de plantas de la familia de la Asclepiadaceae cortan las venas de las hojas de las que se alimentan, evitando así el flujo del látex, el cual es tóxico para ellos. Dussourd y Denno (1991) examinaron la conducta de 33 especies de insectos, encontrando que ese mismo comportamiento de cortar en determinados sitios para evitar la activación de los metabolitos secundarios era semejante en todos.

Debido a que las plantas presentan una gran variabilidad de características físicas y químicas dentro y entre individuos, algunos herbívoros se alimentan de aquellas partes del hospedero que no contienen metabolitos letales (Denno y McClure, 1983).

1.4 EL ESTILO DE VIDA DEL HERBIVORO

Existen dos tipos básicos de estilo de vida del herbívoro: el parasítico y el forrajeador (Thompson, 1982). El estilo de vida parasítico lo presentan aquellos insectos que utilizan sólo una planta individual para completar todo su desarrollo juvenil, tal como es el caso de muchas larvas de Lepidoptera. Este estilo de vida es utilizado generalmente por los insectos especialistas, los cuales presentan un aparato digestivo adaptado al hospedero elegido, que aunado a las posibles restricciones físicas (condiciones ambientales) y ecológicas (enemigos naturales, forma de la planta hospedera) impiden que este tipo de insecto utilice otro hospedero como alternativa para terminar su estado juvenil. En este caso, la elección del hospedero depende exclusivamente de su progenitora por lo que el éxito o fracaso de estos insectos es responsabilidad de ella, pues debido al grado de especialización que presentan, les resulta muy difícil moverse a otro individuo en caso de que la madre de éstos cometa un error al escoger el hospedero (Thompson, 1982). El estilo de vida forrajeador, por su parte, consiste en utilizar dos o más individuos para completar el desarrollo juvenil, tal como es el caso de las ninfas de muchas especies de Orthoptera. Los insectos que presentan éste estilo de vida son de hábitos alimenticios generalistas, por lo que no presentan un aparato digestivo adaptado a un sólo tipo de planta u hospedero en especial (Thompson, 1982). Debido a la movilidad que presentan en su estado juvenil no dependen exclusivamente del sitio de elección de su progenitora, por lo que si ésta se equivoca al

ovipositar, este error no necesariamente se reflejará en el éxito de la progenie.

1.5 LOS ENEMIGOS NATURALES DE LOS HERBIVOROS

El crecimiento y la sobrevivencia de un insecto herbívoro sobre una especie dada de planta hospedera pueden ser afectados por la presencia y abundancia de enemigos naturales (Bernays y Graham, 1988). Se ha visto que la selección del hospedero en varias especies de insectos herbívoros está determinado sobre todo por los depredadores, más que de la calidad nutricional de las plantas de las que se alimentan (Clancy y Price, 1987; Damman, 1987; Benrey, 1993). Damman (1987) encontró que las larvas de la mariposa Omphalocera munroei (Piralidae) prefieren alimentarse de las hojas viejas, con menor calidad nutricional, de Asimina sp. que dan protección contra depredadores al poder hacer un refugio con éstas, que de sus hojas jóvenes, que presentan mayor calidad nutricional pero que no dan protección. Atsatt (1981) observó el papel de las hormigas como protectoras contra depredadores en larvas de la familia Ogyrus amaryllis (Lycaenidae). En este caso las hembras prefieren ovipositar sobre hospederos de baja calidad nutricional que presentan hormigas, que sobre hospederos de alta calidad nutricional que no presentan hormigas.

Los depredadores también pueden afectar indirectamente a los herbívoros reduciendo su tasa de crecimiento y sus probabilidades de sobrevivencia. Por ejemplo, las larvas de la mariposa Hemilluca lunina (Saturnidae) disminuyen su tiempo de crecimiento por la

presencia de la avispa depredadora Polistes sp. (Vespidae), lo cual afecta su adecuación en forma negativa (Stamp y Bowers, 1991).

Price (1984) sugiere que muchos parasitoides se guían por los químicos volátiles de las plantas hospederas para ubicar a sus presas, tal es el caso del himenóptero Diaeretiella rapae (Braconidae), el cual se guía por los compuestos volátiles de las crucíferas para encontrar al homóptero Brevicoryne brassicae (Aphidae). Benrey (1993), por su parte, observó que el parasitoide Cotesia glamaratus (Braconidae) parasita un mayor número de larvas de la mariposa Pieris rapae (Pieridae) sobre las plantas que tienen una mayor calidad nutricional.

1.6 GENETICA DE LA CONDUCTA DE OVIPOSICION

De los pocos estudios sobre la genética de la oviposición resalta el caso de Euphydryas editha (Papilionidae), en donde se ha estimado que la heredabilidad de la preferencia hacia diferentes especies de plantas es de 0.9 (Singer y Thomas, 1988). Thompson (1988) realizó trabajos con varias especies de Papilio (Papilionidae) en donde hizo cruza con P. zelicaon y con P. oregonius mostrando que las diferencias en la preferencia entre esas dos especies se encuentran en uno o más loci del cromosoma X. Wiklud (1975), por su parte, encontró que las preferencias de oviposición de las hembras y el rendimiento de las larvas de Papilio machaon son controlados por loci diferentes, en tanto que Schneider y Roush (1986) mostraron que un híbrido de la cruce de dos poblaciones diferentes de Heliothis virescens (Noctuidae)

presenta una preferencia intermedia hacia las dos especies de hospederos que tiene cada población.

1.7 EL PAPEL DEL NIDO COMO FACTOR DE SELECCION DEL HOSPEDERO

Mediante acción colectiva, las larvas de muchas especies de Lepidoptera son capaces de construir un refugio el cual puede aminorar el impacto de la depredación y parasitismo además de crear un microclima adecuado para su crecimiento. Este refugio puede ser construido sólo con seda o con la combinación de ésta con ramas y/u hojas (Fitzgerald et al., 1991).

Se ha observado que en muchas de las especies que construyen refugios, las larvas que se encuentran fuera de éste son las únicas depredadas por aves y avispas (Morris, 1972). Experimentalmente se ha demostrado que la mortalidad de las larvas es menor cuando éstas construyen un nido (Ito, 1977; Shiga, 1979; Filip y Dirzo, 1985). Damman (1987) encontró que las larvas de Omphalocera munroei (Pyralidae) prefieren las hojas maduras de Asimina sp. que las hojas jóvenes, debido a que con las hojas maduras éstas pueden construir un nido, mientras que con las hojas jóvenes esto no es posible.

Otra de las funciones que también tiene el nido, es la de facilitar la termorregulación de las larvas, además de proveer protección contra el viento, la radiación solar directa y el frío. Por ejemplo, las larvas de las especies Archips cerasivoranus (Papilionidae) (Morris y Fulton, 1970) y Euphydryas phaeton (Papilionidae) (Stamp, 1982) facilitan su proceso de muda al

mantener húmedo su nido con la ayuda de la seda y las hojas de la planta hospedera. Otro de los factores que también puede influir en la termorregulación de las larvas es el hecho de vivir en agregación, ya que al parecer, esto les da mayor ventaja sobre las larvas solitarias, tanto en la termorregulación como en el forrajeo y en la defensa contra depredadores y parasitoides (Fitzgerald et al., 1991).

Wilson (1975) argumenta que la facilitación del forrajeo por especies gregarias sobre las larvas solitarias esta dada como una consecuencia de la presencia o acción de individuos adyacentes. Esta facilitación, según él, es más pronunciada durante el primer estadio larval. Young (1983), por su parte, dice que el mayor incentivo para la conducta de agregación puede ser la necesidad de vencer las defensas de la planta hospedera. Stamp (1981) propone que aunque no haya evidencia de la facilitación social durante la alimentación de muchas larvas que presentan conducta gregaria, la seda producida en grupo les puede ayudar a desplazarse mejor sobre los sitios de alimentación. Esto también sugiere que la agregación incrementa la actividad de alimentarse y la frecuencia de la alimentación, por lo cual el crecimiento será más rápido que si las larvas fuesen solitarias. Tal conducta les permite, por tanto, tener una menor exposición hacia sus enemigos naturales (Evans, 1982; Porter, 1983; Stamp y Bowers, 1990).

1.8 ANTECEDENTES Y OBJETIVO

En este trabajo se pretenden evaluar los diferentes factores que pueden estar involucrados en la selección del hospedero por parte de un insecto herbívoro. Para esto, se ha elegido el sistema constituido por Lophoceramica pyrrha (Druce) (Lepidoptera: Noctuidae) y su planta hospedera, Wigandia urens (Ruiz y Pavón) HBK (Hydrophyllaceae) .

Estudios previos han mostrado que las hembras de L. pyrrha ovipositan casi exclusivamente en las hojas de la ortiga W. urens, aunque también se han encontrado larvas alimentándose sobre hojas del tepozán Buddleia cordata HBK (Loganiaceae) y en las hojas y tallos de Dahlia coccinea Cav. (Compositae) en el Pedregal de San Angel (Cano-Santana, 1987; Cano-Santana y Oyama, 1994a).

Experimentalmente, se ha demostrado que las larvas de L. pyrrha crecen más rápido y experimentan una menor mortalidad al alimentarse de hojas jóvenes de B. cordata que si lo hacen con hojas glabras de W. urens (Cano-Santana, 1987; Tabla 1). Estas diferencias están correlacionadas con la mayor riqueza nutricional de las hojas de B. cordata en comparación con las de W. urens (R. Vergara, datos no publicados; Cano-Santana, 1987; Cano-Santana y Oyama, 1992b; Tabla 1). En la temporada de desarrollo de L. pyrrha, el tipo de hojas que son más abundantes son las glabras en W. urens (Cano-Santana y Oyama, 1992a; Pérez-Estrada, 1993) y las jóvenes en B. cordata (obs. pers.).

A partir de estos estudios han surgido varias preguntas acerca del comportamiento de oviposición de L. pyrrha en condiciones

Tabla 1. Contenido de agua, nitrógeno y fósforo de hojas hispidas y glabras de Wigandia urens y hojas jóvenes y maduras de Buddleia cordata y su relación con el tiempo de desarrollo larvario de Lophoceramica pyrria alimentada con esos cuatro tipos de hojas. Valores denotan promedios \pm e.e. El tamaño de muestra está entre paréntesis. Letras diferentes denotan diferencias significativas a $P < 0.05$. Datos de R. Vergara (no publicados), Cano-Santana (1987) y Cano-Santana y Oyama (1992).

Variable	TIPO DE HOJA			
	<u>Wigandia urens</u>		<u>Buddleia cordata</u>	
	Hispida	Glabra	Joven	Madura
Nitrógeno	3.25 ^a	2.63 ^b	3.34 ^a	2.89 ^{ab}
(% peso seco)	± 0.14	± 0.09	± 0.13	± 0.13
	(10)	(10)	(6)	(6)
Fósforo	0.22 ^a	0.15 ^b	0.19 ^{ab}	0.10 ^c
(% peso seco)	± 0.01	± 0.01	± 0.01	± 0.01
	(10)	(10)	(6)	(6)
Agua	58.2 ^a	51.9 ^c	55.5 ^{ab}	54.6 ^b
(% peso fresco)	± 0.4	± 0.5	± 0.8	± 1.3
	(16)	(16)	(15)	(15)
Tiempo de desarrollo	72.1 ^b	88.8 ^c	56.4 ^a	59.3 ^a
(días)	± 2.3	± 3.3	± 1.1	± 1.2
	(37)	(10)	(64)	(43)

naturales. La pregunta inmediata es ¿porqué las hembras de L. pyrrha prefieren ovipositar sobre W. urens en el campo a pesar de que sus hojas glabras presentan una menor calidad nutricional que las hojas jóvenes de B. cordata?

En este trabajo se pretende contestar esta pregunta a partir de experimentos y observaciones de campo realizados por un periodo de 2 años de junio a diciembre (1991 y 1992).

Los experimentos se realizaron con W. urens por ser el hospedero principal de L. pyrrha y con B. cordata por ser su hospedero alternativo, además de ser una de las especies más importantes en el estrato arbóreo y arbustivo del Pedregal de San Angel (Cano-Santana, 1994b).

II. AREA DE ESTUDIO

La reserva del Pedregal de San Angel se encuentra ubicada al SW del Valle de México, en el campus de la Universidad Nacional Autónoma de México a una altitud de 2250 msnm. La reserva presenta una extensión de aproximadamente 146 ha (Soberón *et al.*, 1991), con una vegetación de tipo matorral xerófilo, donde predominan herbáceas y matorrales con pocos elementos arbóreos (Rzedowski 1954; Valiente-Banuet y De Luna, 1990).

El suelo es de origen volcánico, producto de la erupción del volcán Xitle ocurrida hace 2000 años (Carrillo, 1995).

El clima de la reserva, según el sistema modificado de Köppen es Cb (W1) (w), templado subhúmedo con régimen de lluvias en verano (Soberón *et al.*, 1991). La temperatura media anual en el área de la Reserva es de 15.5°C con variaciones extremas que van de los -6°C hasta los 34°C (Valiente-Banuet y De Luna, 1990). La precipitación promedio anual es de 870.2 mm, con variaciones que van de los 814.7 a 925.7 mm (Soberón *et al.*, 1991). Existe una estacionalidad marcada, con una temporada seca de noviembre a mayo y una lluviosa de junio a octubre (Rzedowski, 1954; Meave *et al.*, 1994).

Durante el periodo de estudio la temperatura máxima mensual del año correspondió a abril con una temperatura media de 19.7°C en 1991, mientras que la máxima para 1992 correspondió al mes de junio con una temperatura media de 19°C y la temperatura mínima ocurrió en diciembre en ambos años con una temperatura media de 12.7°C en 1991 y 12.3°C en 1992; los meses con mayor precipitación fueron

julio en ambos años con una precipitación acumulada de 242.1 mm tanto en 1991 como en 1992.

Los vientos dominantes son del NNW, aunque los más fuertes provienen del NE y por lo general, la humedad absoluta del aire es baja (Rzedowski, 1954).

Debido al enfriamiento diferencial de la lava, el Pedregal de San Angel posee una topografía muy heterogénea, presentando muchos accidentes topográficos como hondonadas, grietas, cuevas, planos y promontorios rocosos, por lo cual presenta una gran variedad de microhábitats que albergan una gran cantidad de especies tanto vegetales como animales (Alvarez *et al.*, 1981).

Dentro de las especies vegetales más importantes del Pedregal de San Angel se encuentran: Senecio praecox, Eysenhardtia polystachya, Buddleia cordata, Wigandia urens, Verbesina virgata, Stevia salicifolia, Montanoa tomentosa, Eupatorium petiolare, Muhlenbergia robusta, Bouvardia ternifolia, Dahlia coccinea, Cissus sicyoides, Salvia mexicana, Dodonaea viscosa, Echeveria gibbiflora, Loeselia mexicana, Brickellia veronicaefolia, Manfreda brachyistachya, Gnaphalium brachypterum, Opuntia tomentosa y Notholaena bonariensis (Cano-Santana, 1994b).

III. SISTEMA DE ESTUDIO

3.1. HISTORIA NATURAL DE Lophoceramica pyrrha

Lophoceramica pyrrha es una mariposa nocturna que en su estadio larvario presenta conducta gregaria y que se alimenta casi exclusivamente de hojas de W. urens, aunque se han registrado larvas sobre hojas de Buddleia cordata HBK (Loganiaceae) y en plantas de Dahlia coccinea Cav. (Compositae) (Cano-Santana y Oyama, 1994a; Z. Cano-Santana y J. L. Castillo-López, obs. pers.).

Las larvas de todos los estadios de L. pyrrha presentan un cuerpo de color café claro con líneas blancas delgadas en posición dorsal, latero-dorsal y latero-ventral con una cabeza lisa de color café. Se han registrado 5 estadios para esta especie (Carbajal, 1975), aunque, bajo condiciones de laboratorio, el número de estadios puede incrementarse hasta siete (Cano-Santana, 1987).

Los huevos son depositados sobre todo en el envés de hojas maduras o de edad intermedia en grupos compuestos de 125 o hasta 200 huevos dependiendo de la edad de la hembra. La cantidad de huevos depositados disminuye conforme aumenta la edad de ésta (obs. pers.). Los grupos de huevos cubren un área circular de 1 a 2 cm de diámetro (obs. pers.). En general, sólo se encuentra una sola puesta por hoja (raramente dos), ya que al nacer las larvas, éstas se van a alimentar de la hoja como de los meristemas además de enrollarla para hacer el nido, por lo que es muy difícil que una sola hoja soporte al mismo tiempo dos o más puestas con tal cantidad de huevecillos (obs. pers.).

En el área de estudio, las larvas de esta especie se encuentran presentes desde finales de junio hasta finales de diciembre, (Cano-Santana, 1987; Cano-Santana y Oyama, 1992a). Durante el día viven en un nido construido en el interior de las hojas enrolladas con seda y por la noche salen a alimentarse (Cano-Santana, 1987). Las larvas se alimentan de los meristemos y del tejido de las hojas, dejando intactas las nervaduras, atacando sobre todo por el haz, posiblemente evitando el contacto con las sustancias mucilaginosas que se producen en esa zona de la hoja. En el área de estudio las larvas de *L. pyrrha* son atacadas por un himenóptero parasitoide de la familia Braconidae (Cano-Santana, 1987).

3.2. HISTORIA NATURAL DE *Wigandia urens*

3.2.1. Morfología y características foliares. *Wigandia urens* es una planta perenne, arbustiva o arborescente, que puede alcanzar hasta 6 m de altura; las hojas son alternas, generalmente grandes, de 5.5 a 50 cm de largo y de 3.5 a 37 cm de ancho; las flores se encuentran en cimas escorpioideas terminales, presentan corolas moradas, violáceas, azules o lilablancaecinas, dos estilos arrugados y estigmas capitados clavados; sus frutos son cápsulas con dehiscencia loculicida que contienen numerosas semillas más o menos aladas de 0.01 cm (Gibson, 1970; Ochoa 1976, 1985).

Las hojas presentan dos tipos de tricomas: glandulares y urticantes (Cano-Santana, 1987). Los tricomas glandulares son pequeños (0.7-1.0 mm) con un pedicelo de 4-5 células y una

cabezuela multicelular que secreta una sustancia pegajosa. Los tricomas urticantes, por su parte, son más largos (3.0-6.0 mm), duros y puntiagudos y secretan una sustancia tóxica e irritante. En las hojas se han detectado flavonoides (5,4'-dihidroxi-7-metoxiflavona y 5,4'-dihidroxi-6,7-dimetoxiflavona) y terpenoides (farnesol-quinona y wigandol) (Gómez *et al.*, 1980), así como esteroides y glucósidos (Cano-Santana, 1987).

Con base en la presencia de tricomas urticantes se pueden encontrar dos tipos de hojas: las hojas hispidas con tricomas urticantes y las hojas lisas o glabras que carecen de este tipo de tricomas. Todas las hojas presentan tricomas glandulares (Cano-Santana, 1987).

Las hojas hispidas son más abundantes en la temporada seca (de noviembre a mayo), en tanto que las hojas lisas lo son en la temporada de lluvias (de junio a octubre) (Cano-Santana 1987; Pérez-Estrada, 1993). Sin embargo, la presencia de estos dos tipos de hojas puede variar tanto temporal como espacialmente por lo que en cualquier estación un individuo de *W. urens* puede presentar hojas lisas e hispidas simultáneamente (Cano-Santana, 1987; Pérez-Estrada, 1993).

3.2.2. Distribución y fenología. *Wigandia urens* es una planta característica de los pedregales del Valle de México como componente de la vegetación de matorral de *Senecio praecox*. Generalmente se encuentra entre los 2250 a 2600 m de altitud, con temperaturas medias anuales de 14 a 15 °C, con suelo escaso y soleado, en terrenos baldíos, a las orillas de las carreteras, en

taludes, en grietas y en orificios de paredes de casas (Ochoa, 1976, 1985). Fuera de la República Mexicana se extiende a Panamá, Ecuador, Perú, Colombia y Venezuela (Ochoa, 1976; Nash, 1979). Dentro del Valle de México se ha colectado en La Paz y Teoloyucan, en el Estado de México, y en Alvaro Obregón, Contreras, Coyoacán, Tlalpan y Xochimilco, en el Distrito Federal. Está distribuida dentro de la República Mexicana en los estados de Durango, San Luis Potosí, Sinaloa, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla y Veracruz (Ochoa, 1976, 1985).

La floración de W. urens ocurre de octubre a fines de mayo en el Valle de México (Ochoa, 1976). Meave et al. (1994), por su parte, en el Pedregal registra la floración sólo de noviembre a febrero, y la fructificación de febrero a mayo, encontrando en este último mes sólo frutos maduros.

3.2.3 Wigandia urens como mosaico de recursos. Wigandia urens es una especie extremadamente variable en sus características físicas y químicas, tales como el tamaño, composición química y pubescencia foliares, coloración floral y forma de las semillas, entre otras (Mcbride, 1917; Gibson, 1970; Ochoa, 1976, 1985). En particular, las hojas de esta planta a diferencia de muchas otras, no sólo presentan variación por efecto de su edad, sino también por las diferencias en la densidad de tricomas urticantes, encontradas aún entre hojas de un sólo individuo. Este mosaico de características influye en diferentes vías sobre cada uno de sus herbívoros. Las preferencias alimenticias diferenciales de cada herbívoro de W. urens son un indicador de la posible variación existente en

contenido de aleloquímicos y nutrientes que afectan la calidad de las hojas (Cano-Santana, 1987; Cano-Santana y Oyama, 1994b). Los factores que influyen en la distribución y preferencias alimenticias de los herbívoros de W. urens están asociados con la edad de la planta y pubescencias foliares (Cano-Santana y Oyama, 1994b).

Cada tipo diferente de hojas de W. urens representa un bloque del mosaico, los cuales varían en su composición química y en sus características físicas. Las hojas hispidas intermedias de W. urens presentan mayor contenido de agua, nitrógeno y fósforo (Tabla 1) y posiblemente de fenoles y flavonoides que las hojas lisas de la misma edad (Cano-Santana, 1987). Así mismo, al parecer, el contenido de agua foliar disminuye con la edad (Cano-Santana, 1987).

Las características químicas de las hojas de W. urens parecen estar estrechamente relacionadas con la edad y pubescencia particular que cada hoja presenta, lo cual promueve que cada hoja individual posea características propias y seguramente únicas que permite, en conjunto con otras hojas, la conformación de un mosaico único representado por cada planta individual, cada una de las cuales difiere de las demás en ciertas características como la edad y el estado fenológico. Este conjunto heterogéneo de individuos obstaculiza el ataque de los herbívoros cada uno de los cuales está especializado a diferentes partes de la planta (Cano-Santana, 1987).

3.2.4. Wigandia urens como recurso para los insectos herbívoros.

Wigandia urens en el Pedregal de San Angel es utilizada como alimento por herbívoros masticadores (larvas de Lepidoptera y ninfas y adultos de Orthoptera), succionadores (ninfas y adultos de Hemiptera y Homoptera) y una sola especie minadora (larvas de la mosca Liriomyza sp.), siendo los más importantes por su persistencia, su grado de asociación con la planta y por los niveles de daño que le ocasionan Sphenarium purpurascens (Charpentier) (Orthoptera: Acrididae, Acridinae), Lophoceramica pyrrha (Druce) (Lepidoptera: Noctuidae, Noctuinae), Collaria sp. (Hemiptera: Miridae), Sphinx lugens (Walk) (Lepidoptera: Sphingidae), Autographa biloba (Steph.) (Lepidoptera: Noctuidae, Phytometrinae), Baratra configurata (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae, Hadeninae), Myzus persicae (Sulzer) (Homoptera: Membracidae), Aconophora pallescens (Stal) (Homoptera: Membracidae), Ichthyotettix mexicanus (Saussure) (Orthoptera: Acrididae, Acridinae) y Liriomyza sp. (Diptera: Agromyzidae) en ese orden de importancia (Carbajal, 1975; Cano-Santana, 1987; Cano-Santana y Oyama, 1992a).

3.3. HISTORIA NATURAL DE Buddleia cordata

3.3.1. Morfología y Distribución. Buddleia cordata es un árbol ó arbusto dioico de 1 a 20 m de alto con tallos tetragonales y densamente tomentoso-estrellados en las ramas jóvenes; hojas con líneas estipulares o en ocasiones con estipulas foliosas, peciolo de 1 a 7 cm de largo, limbo lanceolado, oblongo, ovado o elíptico,

de 5.5 a 24 cm de largo por 1.5 a 10.5 cm de ancho, ápice agudo, acuminado o largamente acuminado, margen entero, serrado, serrulado, irregularmente serrulado o en ocasiones dentado, base obtusa, cuneada, cordata, truncada o raramente atenuada u oblicua, venación muy prominente en el envés, textura algo coriácea, pubescencia de pelos estrellados, muy densa en el envés, de color blanco brillante, caduca con el tiempo; inflorescencia formada por grandes panículas terminales de (4) 14 a 25 (32) cm de largo, ramificadas de 2 a 4 veces y con brácteas en cada ramificación; flores blancas o amarillentas, campanuladas; cáliz tomentoso, de 1.5 a 3 mm de largo; corola de 3 a 4 mm de largo con lóbulos más largos que el tubo, oblongos y extendidos, imbricados en el botón, pubescentes interna y externamente; estambres subsésiles o con filamentos cortos y fuertes; ovario ovoide, estilo conspicuo, estigma claviforme muy ligeramente bilabiado; fruto ovoide-elipsoide, de 2.5 a 6 mm de largo por 1.5 a 4 mm de diámetro, con dehiscencia septicida y loculicida, con numerosas semillas aladas, de 1 a 1.5 mm de largo por 0.2 a 0.4 mm de ancho; su periodo de floración en el valle de México va de agosto a septiembre (Rzedowski y Rzedowski, 1985).

Se encuentra ampliamente distribuida en el Valle de México, entre los 2250-3000 m, principalmente en matorrales, pastizales y bosques, pero preferentemente en la vegetación secundaria y en lugares intensamente perturbados, incluyendo zonas urbanas. En la República Mexicana se encuentra distribuida desde Chihuahua a San Luis Potosí, Distrito Federal, Estado de México, Chiapas y Oaxaca

extendiéndose incluso hasta Guatemala. En el valle de México se puede encontrar en la cañada de Contreras, Desierto de los Leones, en el derrame del Xitle, Texcoco, Cerro Santa Catarina y cerros próximos (Rzedowski y Rzedowski, 1985).

En general, esta especie presenta un patrón de distribución muy parecido al de W. urens, por lo que al igual que ésta la podemos encontrar en zonas perturbadas y a orillas de carreteras y también como componente de la vegetación del Matorral de Senecio praecox; incluso es muy común encontrarla asociada íntimamente a W. urens (Rzedowski y Rzedowski, 1985).

3.3.2. Buddleia cordata como recurso para los insectos herbívoros.

Entre los insectos herbívoros asociados con B. cordata, se encuentran ninfas y adultos de homópteros de la familia Cicadellidae, por ejemplo, Hemoticus sp., coleópteros de la familia Chrysomellidae como Nodonota curtula Jacoby y Oedionychus conspurcatus Jacoby (Zaragoza, 1963), los lepidópteros Acronyctodes mexicanaria (Walker) (Geometridae), Morpheis ehrenbergii HBN. (Nymphalidae) y Halisodota caryae Harr. (Arctiidae), y el ortóptero Sphenarium purpurascens (Acrididae) (Vázquez, 1936; Cano-Santana, 1994a; obs. pers.).

IV. MATERIALES Y METODOS

4.1. PREFERENCIAS ALIMENTICIAS DE LAS LARVAS

Para evaluar si existen preferencias alimenticias de las larvas de L. pyrrha hacia hojas jóvenes y maduras de W. urens (WU) y B. cordata (BC), se realizó un experimento en el laboratorio en el que se utilizaron larvas del primero, tercero y quinto estadio recién colectadas del campo. Para cada estadio se utilizaron larvas pertenecientes a la misma familia. Se considera como familia al grupo de larvas provenientes de la misma puesta de huevos. Cada familia de larvas fue dividida equitativamente para tener seis repeticiones, de manera que para el primer estadio se usaron 30 larvas por repetición, para el tercero 22 y para el quinto estadio 13 larvas. Se usaron recipientes de plástico de 9 cm de diámetro por 8 cm de altura los cuales se cubrieron con tapas de plástico con una abertura en la parte superior de 5.5 cm de diámetro la cual se cubrió con una malla. Las larvas fueron sometidas a ayuno por 24 h antes de cada ensayo. Dentro de cada caja se colocó un trozo de forma cuadrada de 16 cm² de hojas de cada una de las siguientes categorías: (a) WU joven, (b) WU madura, (a) BC joven, y (d) BC madura. Las larvas fueron colocadas en el centro del recipiente al iniciar el ensayo.

Los recipientes se colocaron en un insectario sin luz a una temperatura de 16.4 °C. Los registros de área consumida se hicieron a las 6, 12 y 24 h después de haber iniciado el ensayo, registrándose el consumo de área foliar, lo cual se llevó a cabo

dibujando las hojas en papel y registrando los niveles de daño utilizando un acetato con puntos equidistantes separados 2 mm entre sí. El daño porcentual se obtuvo como el cociente existente entre el número de puntos encontrados en la zona dañada ($\times 100$) y el número de puntos que cubría la hoja completa reconstruida.

Los datos porcentuales transformados como arco-seno fueron comparados con un análisis de varianza de 2 vías (Zar, 1984) probando el efecto de la edad de la hoja y de la especie de planta. Se utilizó una prueba de Tukey para encontrar diferencias entre celdas cuando resultó significativa la interacción especie \times edad (Zar, 1984).

4.2. PREFERENCIAS DE OVIPOSICION

Para determinar si las preferencias de oviposición de las hembras de L. pyrrha hacia plantas de diferente especie eran alteradas por la alimentación larvaria, se criaron dos lotes de larvas de L. pyrrha en laboratorio a temperatura ambiente durante el periodo de julio a octubre de 1991 para obtener adultos de ambos sexos. Un lote de larvas fue alimentado con hojas de B. cordata y otro con hojas de W. urens. Cada lote consistió de 5 familias para la dieta de B. cordata y de 8 familias para la dieta de W. urens. Todas las familias fueron colectadas en el campo desde el estado de huevo. Las larvas fueron alimentadas cada dos días. Los adultos, una vez emergidos, se sexaron. Para los ensayos se colocaron de 1 a 3 machos con una hembra (para asegurar la cópula) en un recipiente de forma cilíndrica de 14 cm de diámetro \times 8 cm de

altura las cuales contenían una hoja de B. cordata entera con su pedicelo incrustado en un bulbo con agua y una hoja de W. urens en las mismas condiciones y de similar tamaño. Este ensayo también se repitió con las hojas sin bulbo con agua, utilizando sólo adultos alimentados en su estadio larvario con hojas de B. cordata. El tamaño de recipiente seleccionado fue el que previamente probó ser el adecuado para que las hembras ovipositaran. Los resultados de oviposición se registraron a las 24 h. En el caso de que las palomillas no hubiesen ovipositado a las 24 h, se reemplazaban las hojas y se hacía el registro al día siguiente.

4.3. PESOS DE PUPAS Y ADULTOS

De las larvas alimentadas con hojas de B. cordata y W. urens que fueron utilizados para los ensayos de oviposición, se obtuvieron pupas y adultos, los cuales fueron pesados en fresco. Los pesos de las pupas se compararon con una prueba de t para muestras independientes (Zar, 1984), en tanto que los datos de pesos de adultos se compararon con un análisis de varianza de dos vías para conocer el efecto de la dieta y las diferencias entre sexos. Se utilizó la prueba de Tukey para encontrar diferencias entre celdas (Zar, 1984).

4.4. SOBREVIVENCIA DE LARVAS EN EL CAMPO

Para comparar la sobrevivencia de las larvas en el campo en función de la especie de planta hospedera, se realizaron experimentos de campo durante dos años (1991 y 1992). El primer

año, de julio a noviembre de 1991, se utilizaron 8 familias colectadas del campo provenientes de W. urens en estado de huevo y 7 familias de larvas obtenidas de hembras que en estado larvario fueron alimentadas con hojas de B. cordata una temporada antes, pero que también habían sido colectadas en estado de huevo de W. urens. El segundo año, de julio a noviembre de 1992, se utilizaron 10 familias de larvas colectadas del campo en estado de huevo de W. urens. Se utilizaron larvas del primer estadio y no huevos, debido a que éstos últimos eran difíciles de separar sin que sufrieran daño. Los huevos colectados en el campo fueron colocados en papel. Las larvas recién eclosionadas se cultivaron en plantas de W. urens y B. cordata localizadas en la Reserva del Predegal. Cada familia de larvas fue dividida en cuatro grupos de tamaño similar, dos de estos grupos fueron transferidos a dos individuos de W. urens con la ayuda de un pincel y los dos grupos restantes fueron transferidos a dos individuos de B. cordata. Se procuró que las plantas elegidas para estos ensayos fueran de un tamaño similar. Las larvas se revisaron diariamente durante los primeros 10 días. Posteriormente, las larvas fueron revisadas para contar el número de larvas que permanecía sobre las plantas a intervalos de 7 a 10 días, para no perturbar a las larvas constantemente, ya que para hacerlo se tenía que destruir el nido. Los datos se compararon con una prueba de χ^2 (Zar, 1984).

4.5. DISTRIBUCION DE HUEVOS SOBRE LA PLANTA

Se realizó un registro de las características de las plantas

y hojas en las que se encontraban las puestas de *L. pyrrra* en la Reserva del Pedregal y sus alrededores, en el periodo comprendido entre el 10 de junio de 1992 y el 8 de septiembre del mismo año. Las características registradas fueron: (a) dirección de la hoja, (b) tipo de sitio (abierto o cerrado), (c) tipo de hoja de acuerdo a su pubescencia (hispida o glabra), (d) posición de la puesta en la hoja (apical, media o basal; dividiendo longitudinalmente a la hoja en 3 partes iguales), (e) altura de la planta hospedera y (f) dimensiones de la hoja utilizada para ovipositar (longitud y anchura, con las cuales se calculaba el área suponiendo una forma elipsoidal de la hoja). Se definió como sitio abierto a aquellos en donde la planta hospedera se encontraba sola sin ninguna planta vecina alrededor de ella, en tanto que sitios cerrados eran aquellos donde las plantas hospederas se encontraban rodeados muy cerca por otras especies de plantas de igual o mayor tamaño.

Algunos de estos datos se analizaron con una prueba de χ^2 (Zar, 1984).



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
UNAM

V. RESULTADOS

5.1. PREFERENCIAS ALIMENTICIAS

En el ensayo de preferencias alimenticias de las larvas del primer estadio se encontró que a las 6 h hubo un efecto significativo del hospedero sobre el consumo foliar ($F=13.768$, $gl=1,20$, $P=0.001$), pero no de la edad ($F=0.275$, $gl=1,20$, $P>0.05$) ni de la interacción ($F=0.026$, $gl=1,20$, $P>0.05$), encontrándose una preferencia por las hojas de W. urens sobre las de B. cordata (Fig. 2A; Tabla 2A). A las 12 h se encontró un efecto significativo del hospedero ($F=17.720$, $gl=1,20$, $P<0.001$) y de la edad foliar ($F=14.570$, $gl=1,20$, $P<0.05$) pero no de la interacción ($F=4.251$, $gl=1,20$, $P=0.052$), siendo las hojas maduras de W. urens las más preferidas (Fig. 2B, Tabla 2B). A las 24 h hubo efecto significativo del hospedero ($F=10.211$, $gl=1,20$, $P=0.005$) y de la interacción ($F=7.892$, $gl=1,20$, $P<0.02$), pero no de la edad foliar ($F=0.827$, $gl=1,20$, $P>0.05$) siendo las hojas maduras de W. urens las que presentaron mayor daño foliar (Fig. 2C, Tabla 2C).

En las pruebas realizadas con las larvas del tercer estadio (Tabla 3), se encontró que hasta las 12 y 24 h hubo un efecto significativo del hospedero (12 h: $F=6.819$, $gl=1,20$, $P<0.02$; 24 h: $F=6.243$, $gl=1,20$, $P<0.05$) y de la interacción hospedero x edad foliar (12 h: $F=5.935$, $gl=1,20$, $P<0.05$; 24 h: $F=15.064$, $gl=1,20$, $P=0.001$), pero no de la edad foliar (12 h: $F=2.502$, $gl=1,20$, $P>0.05$; 24 h: $F=3.643$, $gl=1,20$, $P>0.05$) sobre el área foliar consumida, encontrándose una mayor preferencia alimenticia de las

larvas por las hojas maduras de W. urens (Fig. 3).

En los ensayos realizados con larvas del quinto estadio (Tabla 4), se encontró que sólo a 12 y 24 h hubo un efecto significativo del hospedero (12 h: $F=7.936$, $gl=1,20$, $P<0.02$; 24 h: $F=24.592$, $gl=1,20$, $P<0.001$), pero no de la edad foliar (12 h: $F=0.599$, $gl=1,20$, $P<0.05$; 24 h: $F=0.629$, $gl=1,20$, $P<0.05$) ni de la interacción (12 h: $F=0.062$, $gl=1,20$, $P<0.05$; 24 h: $F=1.997$, $gl=1,20$, $P<0.05$), encontrándose una preferencia por las hojas de W. urens de las dos edades sobre las hojas de las dos edades de B. cordata (Fig. 4).

5.2. PREFERENCIAS DE OVIPOSICION

Las hembras adultas de L. pyrrha independientemente de la dieta que tuvieron en etapa larvaria, prefirieron ovipositar sobre las hojas de W. urens (Fig. 5). Sólo algunas de las hembras alimentadas en su estadio larvario con hojas de B. cordata ovipositaron sobre las hojas de esta especie, aunque en baja frecuencia (Figs. 5A y 5B). En todos los ensayos se presentaron oviposiciones sobre el recipiente, aunque éstas fueron mayores en el ensayo donde las hojas no fueron hidratadas con el bulbo con agua (Fig. 5A).

El número de veces que una palomilla puede ovipositar en el laboratorio, fluctúa entre dos y tres puestas por hembra. El tamaño de la puesta tiene que ver mucho con el número de huevos ya que, en general, la primera puesta es de mayor tamaño, (alrededor de 200 huevos por puesta) la cual disminuye en tamaño y en número de

huevos en las subsiguientes oviposiciones (entre de 20 y 30 huevos por puesta). En el campo se observó algo similar, ya que al principio de la temporada de vuelo de las hembras, se podían encontrar puestas de mayor tamaño (de 3 a 4 cm² de área por puesta) y mientras avanzaba la temporada las puestas encontradas fueron más pequeñas (de 1 a 1.5 cm² de área por puesta).

5.3. PESOS DE PUPAS Y ADULTOS

El peso de las pupas que fueron alimentadas en su estadio larvario con hojas de W. urens, fue significativamente más alto que el peso obtenido para las pupas de las larvas alimentadas con hojas de B. cordata, (W. urens: 186 ± e.e. 5 mg, n=62; B. cordata: 145 ± 4 mg, n=62; $t=6.081$, g.l.=122, $P<0.001$).

Así mismo se encontró un efecto significativo de la dieta ($F=6.166$, g.l.=1,134, $P<0.02$), del sexo ($F=54.38$, g.l.=1,134, $P<0.001$) y de la interacción dieta*sexo ($F=12.58$, g.l.=1,134, $P<0.002$) sobre el peso de los adultos. Las hembras alimentadas con hojas de W. urens durante su etapa larvaria alcanzan un peso mayor que los machos (Tabla 5). Por otro parte, no se encontraron diferencias en el peso de los adultos entre dietas.

5.4. SOBREVIVENCIA

Los ensayos de sobrevivencia realizados en 1991 mostraron que las larvas de las nueve familias provenientes de puestas obtenidas sobre las plantas de W. urens encontradas del campo y colocadas sobre este hospedero permanecieron más tiempo que las larvas

Por [sic]dad de la \varnothing ?
por diferencias de ovip.

colocadas sobre B. cordata (Fig. 6). En general, las larvas desaparecían de este último hospedero entre los 10 y 20 días después de haber iniciado el ensayo.

Las nueve familias de larvas obtenidas del laboratorio a partir de huevos obtenidos de hembras procedentes de un cultivo de larvas alimentadas con hojas de B. cordata presentaron casi el mismo comportamiento (Fig. 7). En este caso las larvas colocadas sobre B. cordata permanecieron de 10 a 20 días más sobre este hospedero en relación a las larvas colectadas en el campo (Fig. 6). Sin embargo, aunque las larvas permanecieron más tiempo, no hicieron nido como tal, sino que únicamente permanecieron agregadas en el envés de la de hoja de B. cordata protegidas con seda, pero sin enrollarla. Por otra parte, la sobrevivencia de las familias 12, 15 y 16 no varió entre hospederos.

En 1992 se cultivaron once familias de larvas del primer estadio colectadas del campo sobre W. urens, las cuales fueron seguidas hasta su desaparición total (Fig. 8). En general, las larvas que fueron colocadas sobre B. cordata desaparecieron entre los 7 y los 14 días, mientras que las larvas colocadas sobre W. urens permanecieron entre 30 y 40 días sobre su hospedero. Sin embargo, las larvas de la familia 20 colocadas sobre B. cordata permanecieron más tiempo sobre el hospedero que las larvas colocadas sobre W. urens, en tanto que las larvas de las familia 21 sometidas a ambos tratamientos desaparecieron a los 7 días (Fig. 8).

5.5 DISTRIBUCION DE PUESTAS

En el censo de puestas realizado entre julio y octubre de 1992, se detectaron 67 grupos de huevos o larvas recién eclosionadas de L. pyrrha. Todos ellos sobre individuos de W. urens.

Los datos de este censo muestra lo siguiente:

(a) Aunque se encontraron puestas en hojas localizadas en todas las direcciones respecto al eje de la planta, hay una proporción significativa de puestas sobre las hojas orientadas hacia el sur y hacia el norte ($\chi^2=4.224$, g.l.=3, $P<0.05$; Fig. 9).

(b) Se encontraron más puestas sobre plantas que se encuentran en sitios abiertos que sobre plantas que se encontraban en sitios cerrados ($\chi^2=35.83582$, g.l.=1, $P<0.05$; Fig. 10).

(c) Una mayor proporción de puestas se encontró sobre hojas glabras (77.6 %) que sobre hojas hispidas (22.4 %) (Fig. 11).

(d) Las hembras pusieron más huevos sobre la porción terminal de la hoja ($\chi^2=46.955$, g.l.=2, $P<0.05$). Aunque se encontraron puestas en la parte media y basal de las hojas, el 70% de las puestas fueron depositadas en la parte terminal (Fig. 12). En la parte basal de la hoja sólo ovipositaron el 4% de las hembras.

(e) El tamaño de la planta usada por la mariposa para ovipositar varía de 62 a 282 cm de altura. La mayor proporción de puestas se presentó sobre plantas con una altura de 150 a 200 cm (Fig. 13).

(f) La hoja seleccionada para ovipositar tuvo un área que varió entre 84 y 1194 cm². Esto indica que el tamaño mínimo para que una hoja albergue una camada grande de larvas es de 84 cm² (Fig. 14).

(g) No se encontró una correlación significativa entre el área de la hoja y el área de la puesta de huevos ($r=0.172$, $gl=16$, $P>0.05$).

PREFERENCIAS ALIMENTICIAS 1er ESTADIO

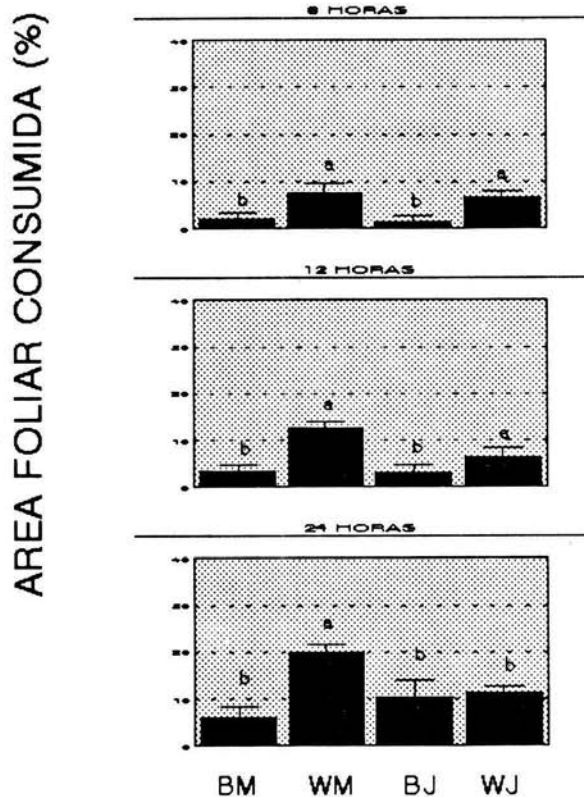


Figura 2. Preferencias alimenticias de larvas del primer estadio de *Lophoceramia pyrrha* sobre hojas jóvenes y maduras de *Wigandia urens* y *Buddleia cordata* a las 6, 12 y 24 horas de haber iniciado el ensayo: BJ= hojas jóvenes de *B. cordata*, BM= hojas maduras de *B. cordata*, WJ= hojas jóvenes de *W. urens*, WM= hojas maduras de *W. urens*. Letras diferentes en una misma gráfica denotan diferencias significativas con $p < 0.05$.

↓
6, 12, 24 hrs →
d. trats. indep. ?

Tabla 2. Analisis de varianza del efecto de la edad foliar y del hospedero (hosp.) sobre el área foliar consumida por larvas del primer estadio de *L. pyrrha* en los ensayos de preferencias alimenticias, a las 6(A), 12(B) y 24 horas (C), n.s. denota la ausencia de diferencias significativas con $p < 0.05$.

A) 6 HORAS

F	SC	gl	CM	F	P
Hosp.	59.304	1	59.304	13.768	0.001
Edad	1.186	1	1.186	0.275	n.s.
Hosp.*edad	0.110	1	0.110	0.026	n.s.
Error	86.146	20	4.307		

B) 12 HORAS

F	SC	gl	CM	F	P
Hosp.	80.777	1	80.777	17.720	<0.001
Edad	20.840	1	20.840	14.570	<0.05
Hosp.*edad	19.377	1	19.377	4.251	0.052
Error	91.168	20	4.558		

C) 24 HORAS

F	SC	gl	CM	F	P
Hosp.	105.556	1	105.556	10.211	0.005
Edad	8.545	1	8.545	0.827	n.s.
Hosp.*edad	81.582	1	81.582	7.892	<0.02
Error	206.758	20	10.338		

*No son independientes
= An. de medidas repetidas*

PREFERENCIAS ALIMENTICIAS
3er ESTADIO

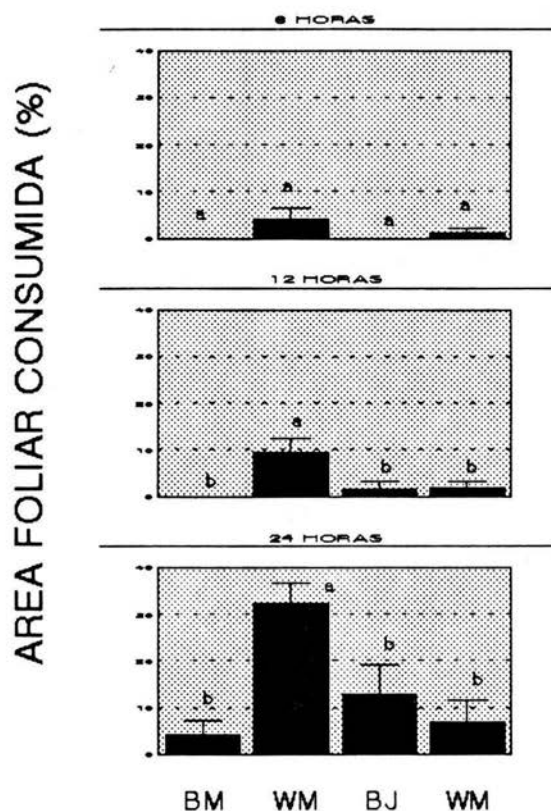


Figura 3. Preferencias alimenticias de larvas del tercer estadio de *Lophoceramica pyrrha* sobre hojas jóvenes y maduras de *Wigandia urens* y *Buddleia cordata* a las 6, 12 y 24 horas de haber iniciado el ensayo: BJ= hojas jóvenes de *B. cordata*, BM= hojas maduras de *B. cordata*, WJ= hojas jóvenes de *W. urens*, WM= hojas maduras de *W. urens*. Letras diferentes en una misma gráfica denotan diferencias significativas con $p < 0.05$.

Tabla 3. Analisis de varianza del efecto de la edad foliar y del hospedero (hosp.) sobre el área foliar consumida por larvas del tercer estadio de *L. pyrrha* en los ensayos de preferencias alimenticias, a las 6(A), 12(B) y 24 horas (C), n.s. denota la ausencia de diferencias significativas con $P < 0.05$.

A) 6 HORAS

F	SC	gl	CM	F	P
Hosp.	12.813	1	12.813	3.263	n.s.
Edad	4.016	1	4.016	1.023	n.s.
Hosp.*edad	4.016	1	4.016	1.023	n.s.
Error	78.532	20	3.927		

B) 12 HORAS

F	SC	gl	CM	F	P
Hosp.	46.476	1	46.476	6.819	<0.02
Edad	17.052	1	17.052	2.502	n.s.
Hosp.*edad	40.456	1	40.456	5.935	<0.05
Error	136.320	20	6.816		

ANALISIS DE VARIANZA 24 horas

F	SC	gl	CM	F	P
Hosp.	235.039	1	235.039	6.243	<0.05
Edad	137.143	1	137.143	3.643	n.s.
Hosp.*edad	567.113	1	567.113	15.064	0.001
Error	752.955	20	37.648		

PREFERENCIAS ALIMENTICIAS 5to ESTADIO

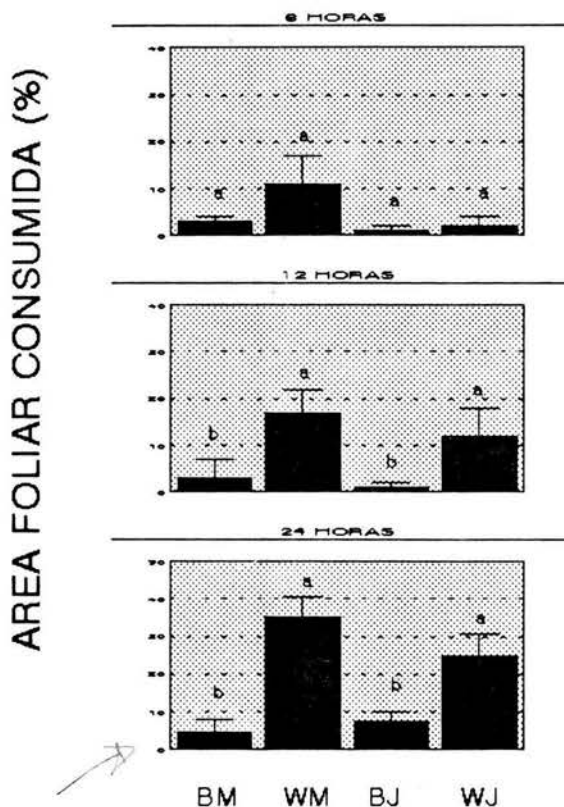


Figura 4. Preferencias alimenticias de larvas del quinto estadio de Lophoceramica pyrrha sobre hojas jóvenes y maduras de Wigandia urens y Buddleia cordata a las 6, 12 y 24 horas de haber iniciado el ensayo: BJ= hojas jóvenes de B. cordata, BM= hojas maduras de B. cordata, WJ= hojas jóvenes de W. urens, WM= hojas maduras de W. urens. Letras diferentes en una misma gráfica denotan diferencias significativas con $p < 0.05$.

como no son indep.
solo usar la
última = 24 hrs.

Tabla 4. Analisis de varianza del efecto de la edad foliar y del hospedero (hosp.) sobre el área foliar consumida por larvas del quinto estadio de *L. pyrrha* en los ensayos de preferencias alimenticias, a las 6(A), 12(B) y 24 horas (C), n.s. denota la ausencia de diferencias significativas con $P < 0.05$.

A) 6 HORAS

F	SC	gl	CM	F	P
Hosp.	42.601	1	42.601	2.378	n.s.
Edad	57.752	1	57.752	3.223	n.s.
Hosp.*edad	28.820	1	28.820	1.608	n.s.
Error	358.357	20	17.918		

B) 12 HORAS

F	SC	gl	CM	F	P
Hosp.	291.499	1	291.499	7.936	<0.02
Edad	22.016	1	22.016	0.599	n.s.
Hosp.*edad	2.279	1	2.279	0.062	n.s.
Error	734.615	20	36.731		

C) 24 HORAS

F	SC	gl	CM	F	P
Hosp.	1125.567	1	1125.567	24.592	<0.001
Edad	28.804	1	28.804	0.629	n.s.
Hosp.*edad	91.402	1	91.402	1.997	n.s.
Error	915.391	20	45.770		

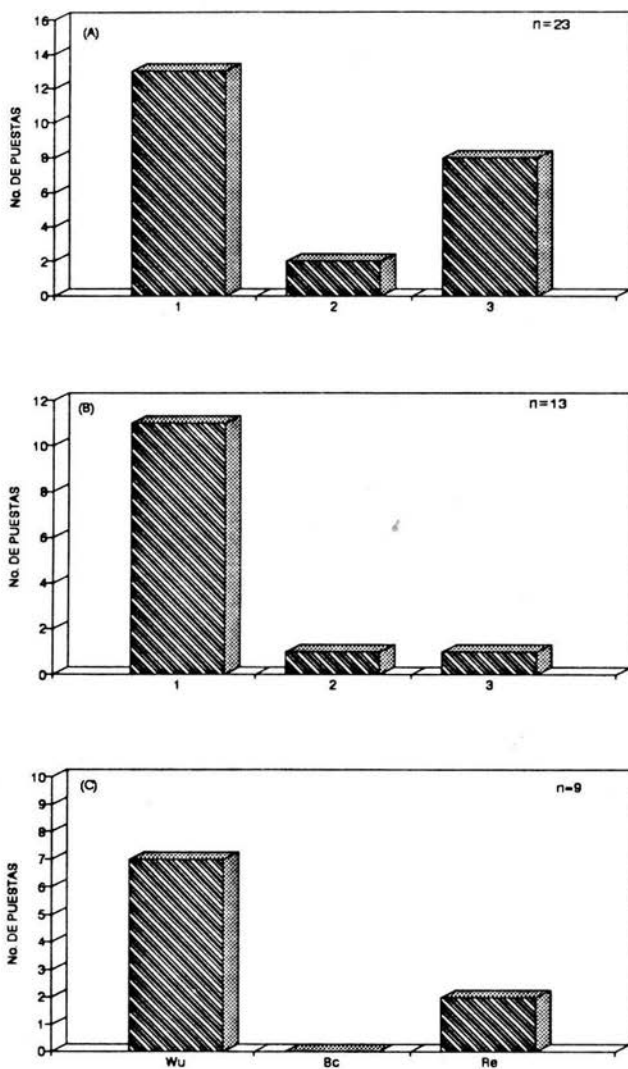


Figura 5. Frecuencia de oviposición de *Lophoceramica pyurra* en ensayos de preferencias de oviposición en laboratorio. Wu=*Wigandia urens*, Bc=*Buddleia cordata*, Re=Recipiente. En (A) hembras alimentadas previamente en su etapa larvaria con hojas de *Buddleia cordata* usando hojas sin bulbo con agua, en (B) hembras alimentadas previamente en su etapa larvaria con hojas de *Buddleia cordata* usando hojas con un bulbo con agua y (C) hembras alimentadas previamente con hojas de *Wigandia urens* usando hojas con un bulbo con agua.

Tabla 5. Pesos de adultos de L. pyrrha al ser alimentados en su estadio larvario con hojas de W. urens y hojas de B. cordata. Letras diferentes señalan diferencias significativas a $P < 0.05$ (prueba de Tukey).

	Peso fresco (mg \pm e.e.)	
	<u>W. urens</u>	<u>B. cordata</u>
HEMBRAS	115 \pm 5 ^a (19)	90 \pm 5 ^{ab} (39)
MACHOS	70 \pm 3 ^b (32)	74 \pm 3 ^b (48)

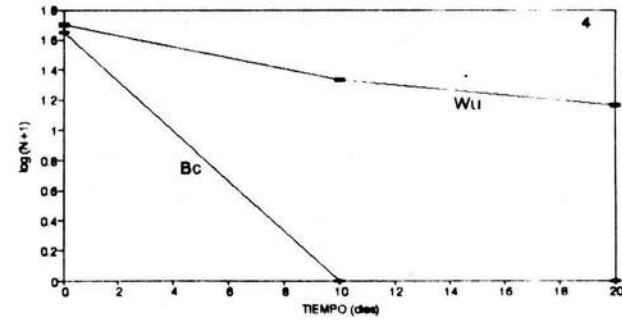
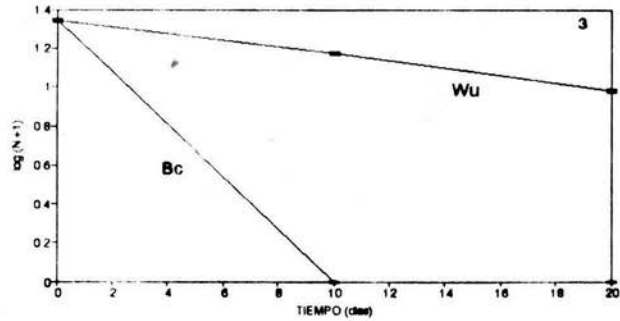
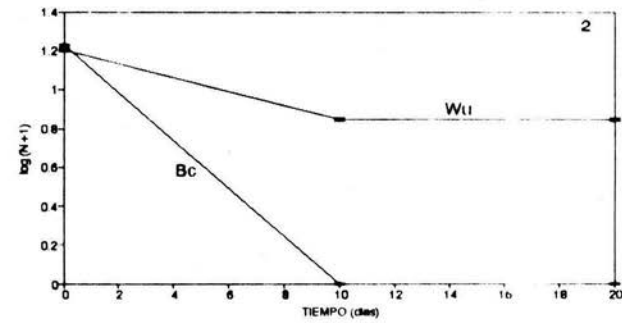
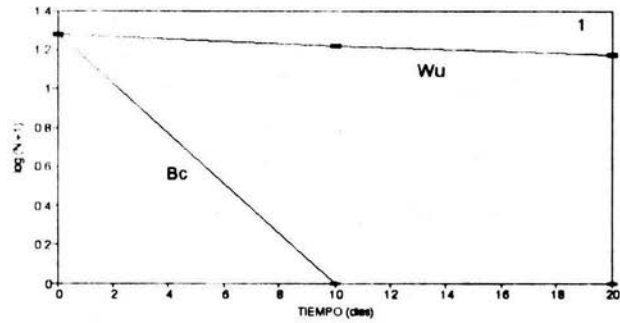


Figura 6. Curvas de sobrevivencia de larvas de *Lophoceramica pyrha* colectadas desde el primer estado de *Wigandia urens* y colocadas artificialmente sobre plantas de *Wigandia urens* (Wu) y *Buddleia cordata* (Bc) en el campo en 1991.

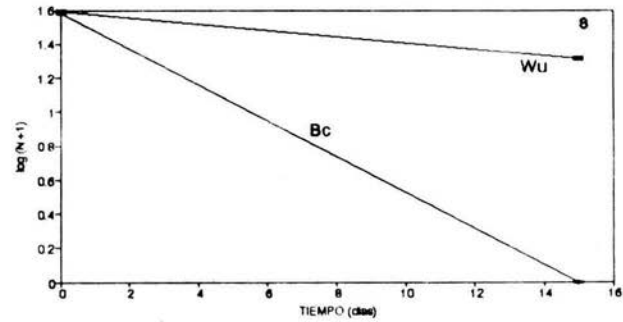
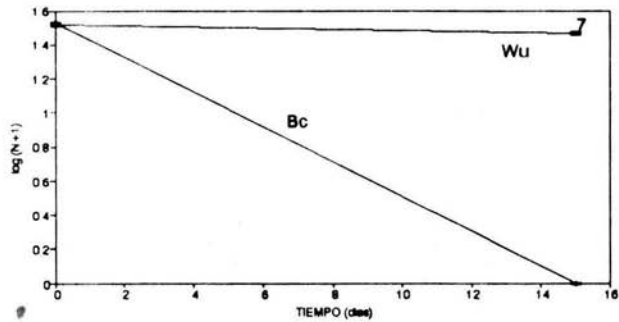
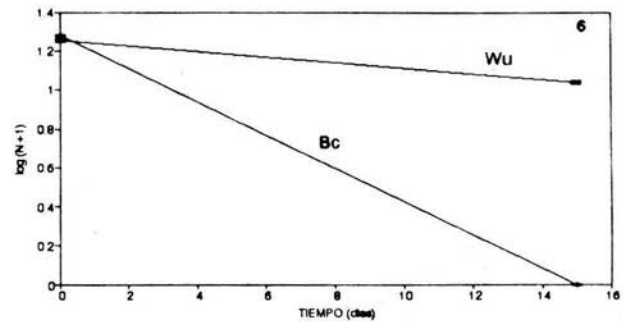
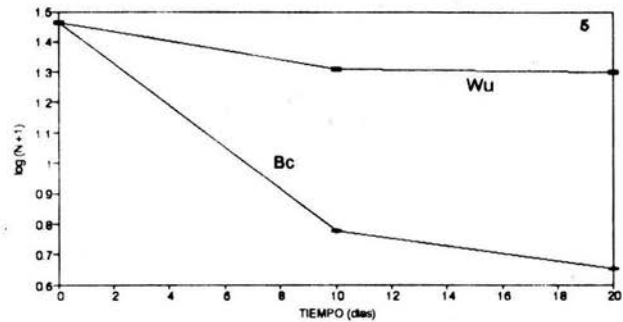


Figura 6. (Continua).

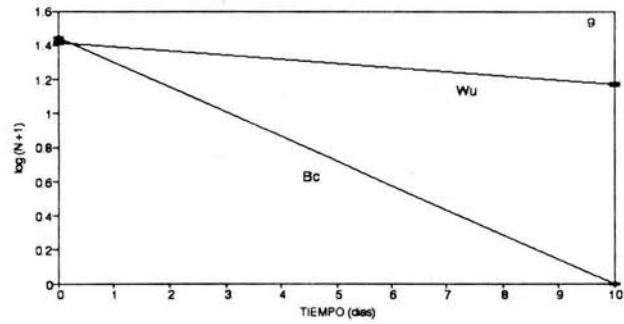


Figura 6. (Continua).

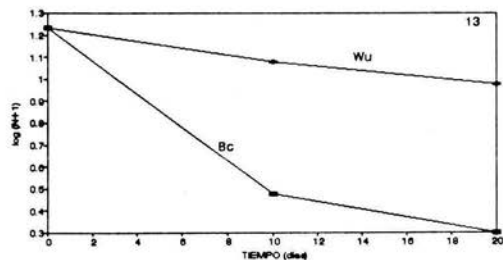
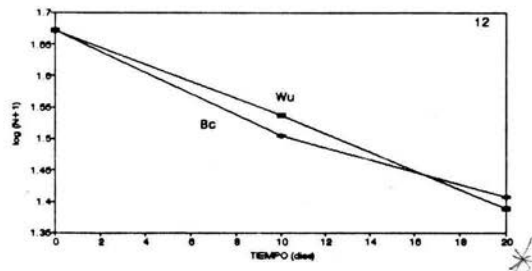
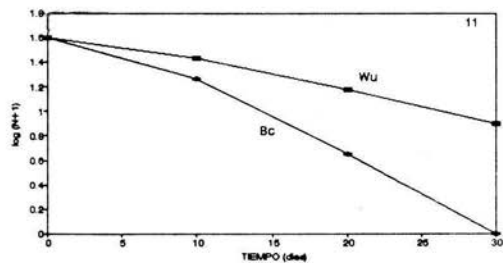
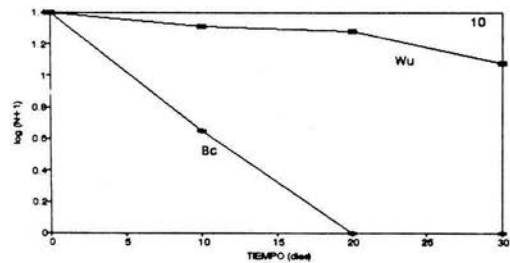


Figura 7. Curvas de sobrevivencia de larvas de *Lophoceramia pyriformis* obtenidas en laboratorio a partir de huevos depositados por hembras alimentadas con hojas de *Buddleja cordata* durante su etapa larvaria. Estas larvas fueron colocadas artificialmente en el campo sobre plantas de *Wigandia urens* (Wu) y *Buddleja cordata* (Bc) en 1991.

¿Que quiere decir?

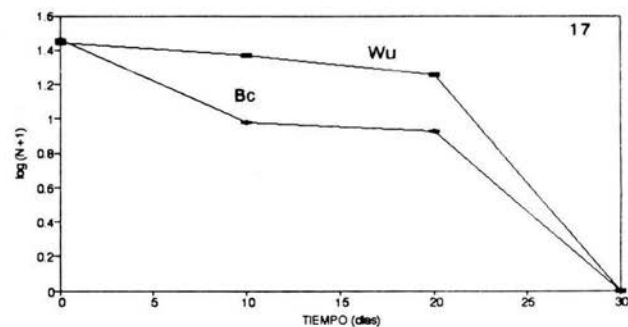
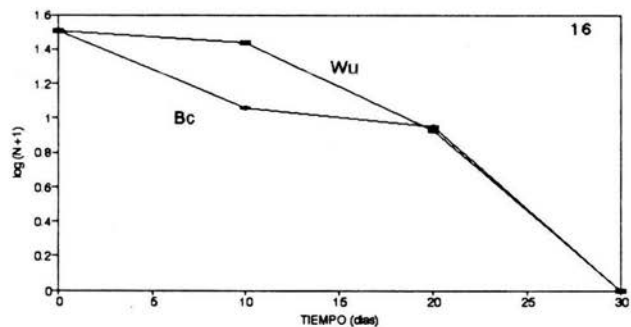
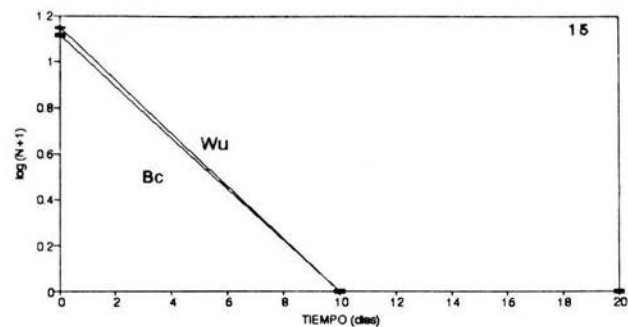
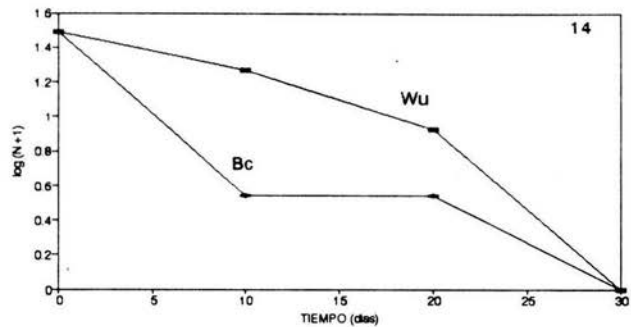


Figura 7. (Continua).



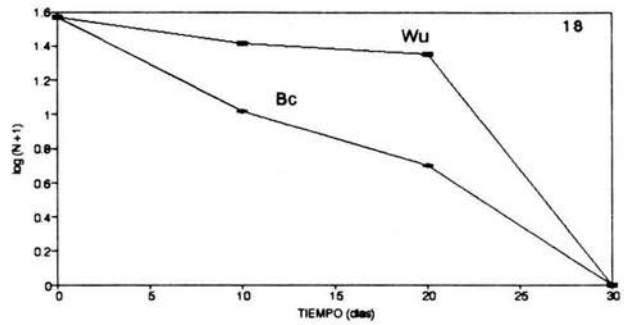


Figura 7. (Continua).

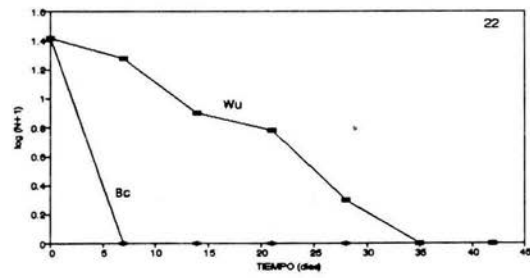
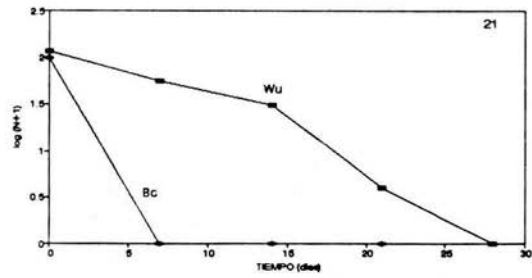
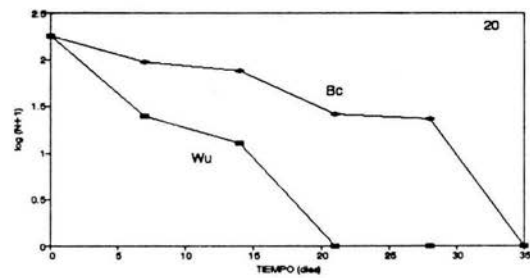
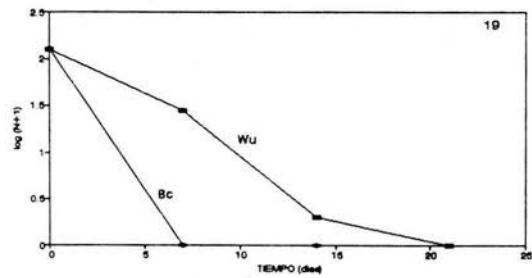


Figura 8. Curvas de sobrevivencia de larvas de *Lophoceramica pyrha* colectadas desde el primer estadio de *Wigandia urens* y colocadas en el campo artificialmente sobre plantas de *Wigandia urens* (Wu) y *Buddleia cordata* (Bc) en el campo, durante 1992

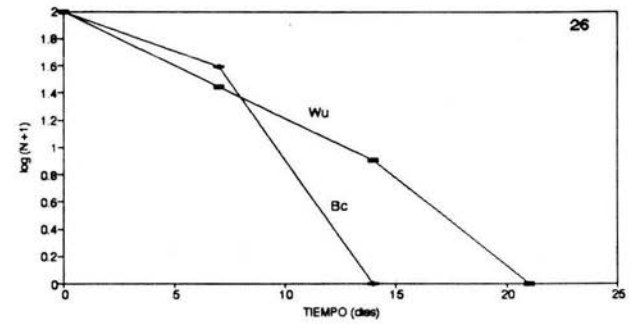
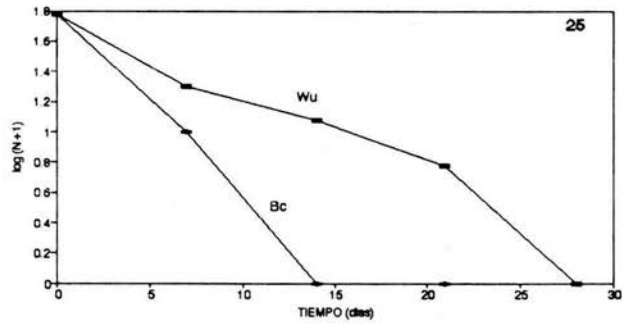
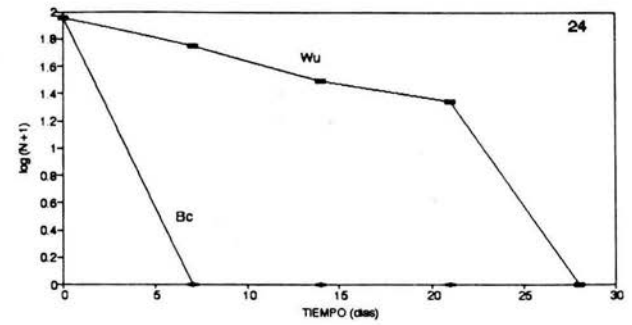
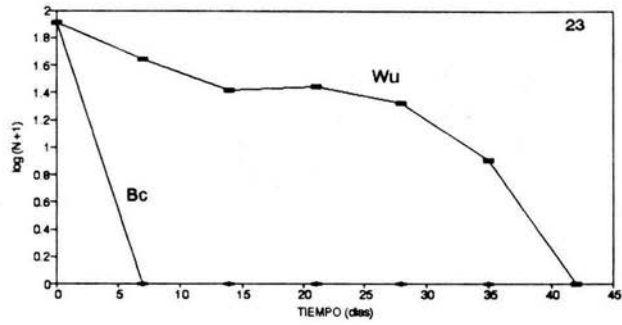


Figura 8. (Continua).

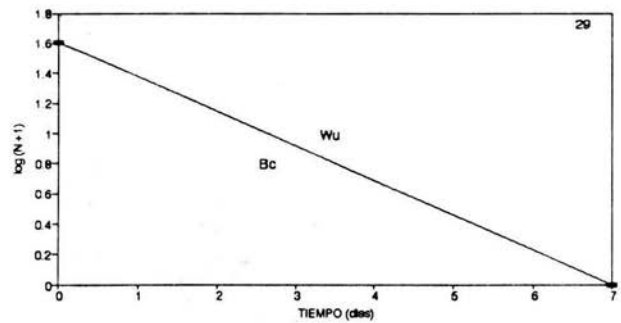
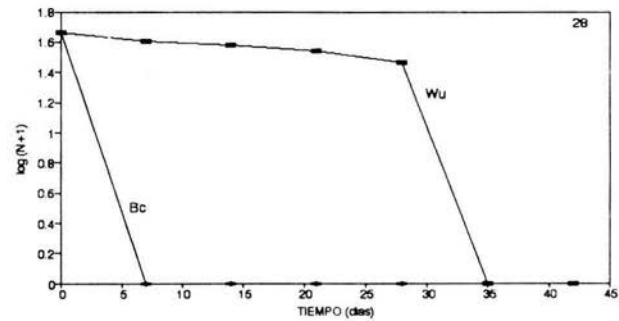
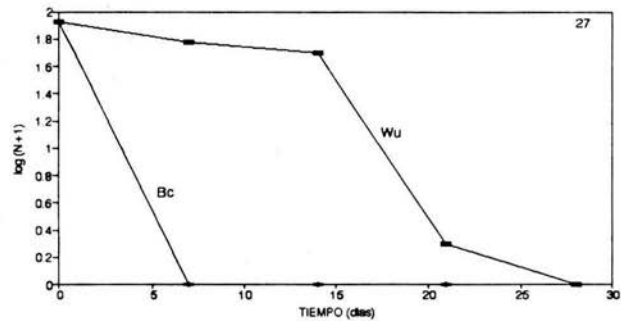


Figura 8. (Continua).

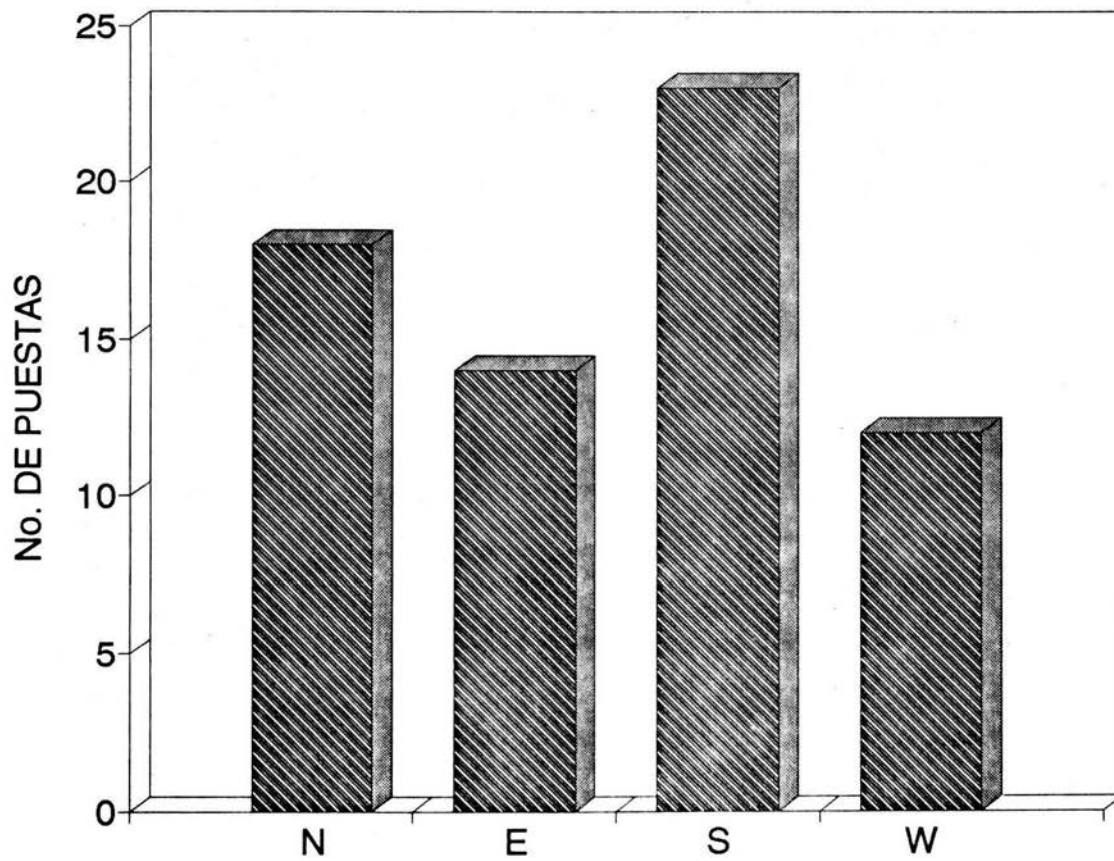


Figura 9. Frecuencia de oviposición de *Lophoceramica pyrrha* en hojas de *Wigandia urens*, con diferentes orientaciones . N=67.

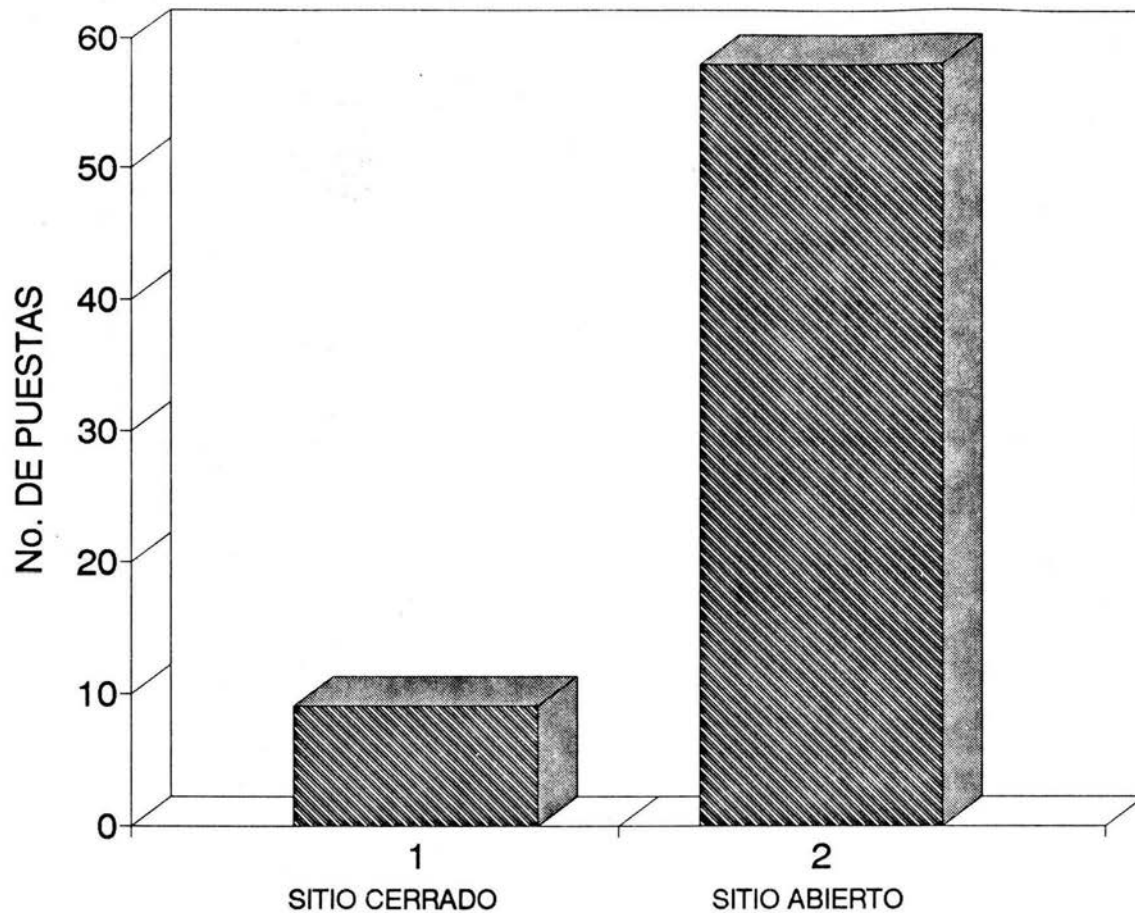


Figura 10. Número de puestas de Lophoceramica pyrria encontradas en plantas de Wigandia urens distribuidas en sitios cerrados y abiertos de la Reserva del Pedregal de San Angel. N=67.

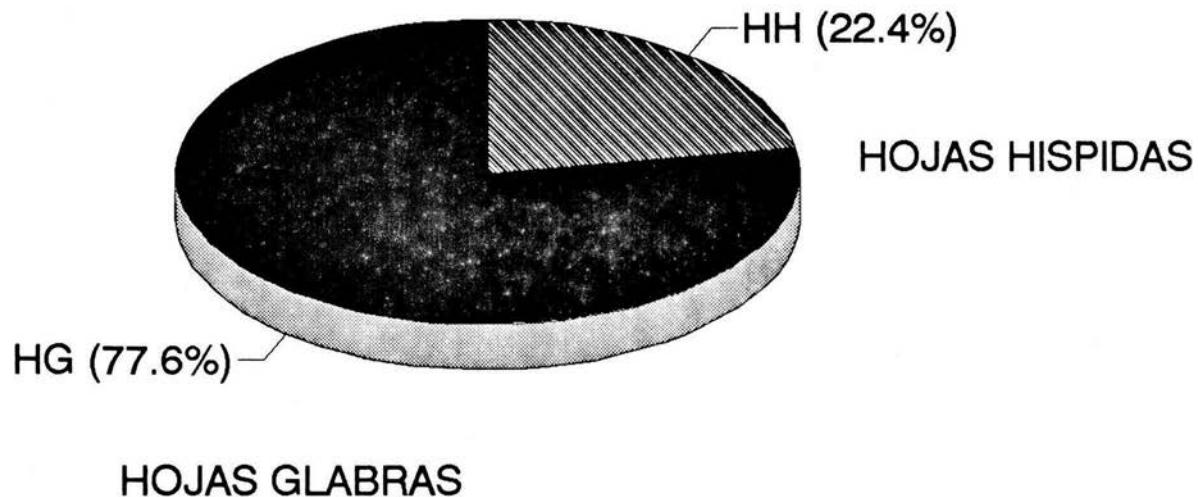


Figura 11. Número de puestas de *Lophoceramica pyrrha* encontradas en hojas híspidas y glabras de *Wigandia urens* en la Reserva del Pedregal de San Angel. N=67.

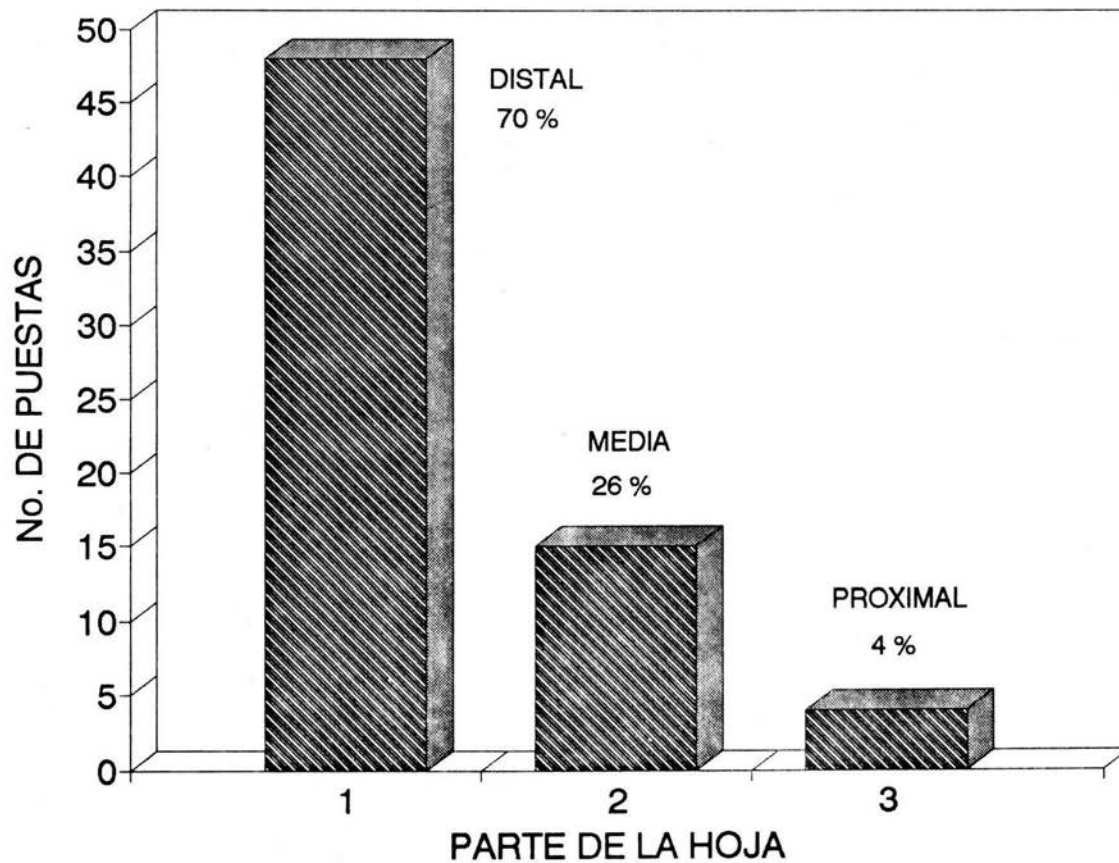


Figura 12. Preferencias del sitio de oviposición de Lophoceramica pyrha dentro de la hoja de Wigandia urens en la Reserva del Pedregal de San Angel. N=67.

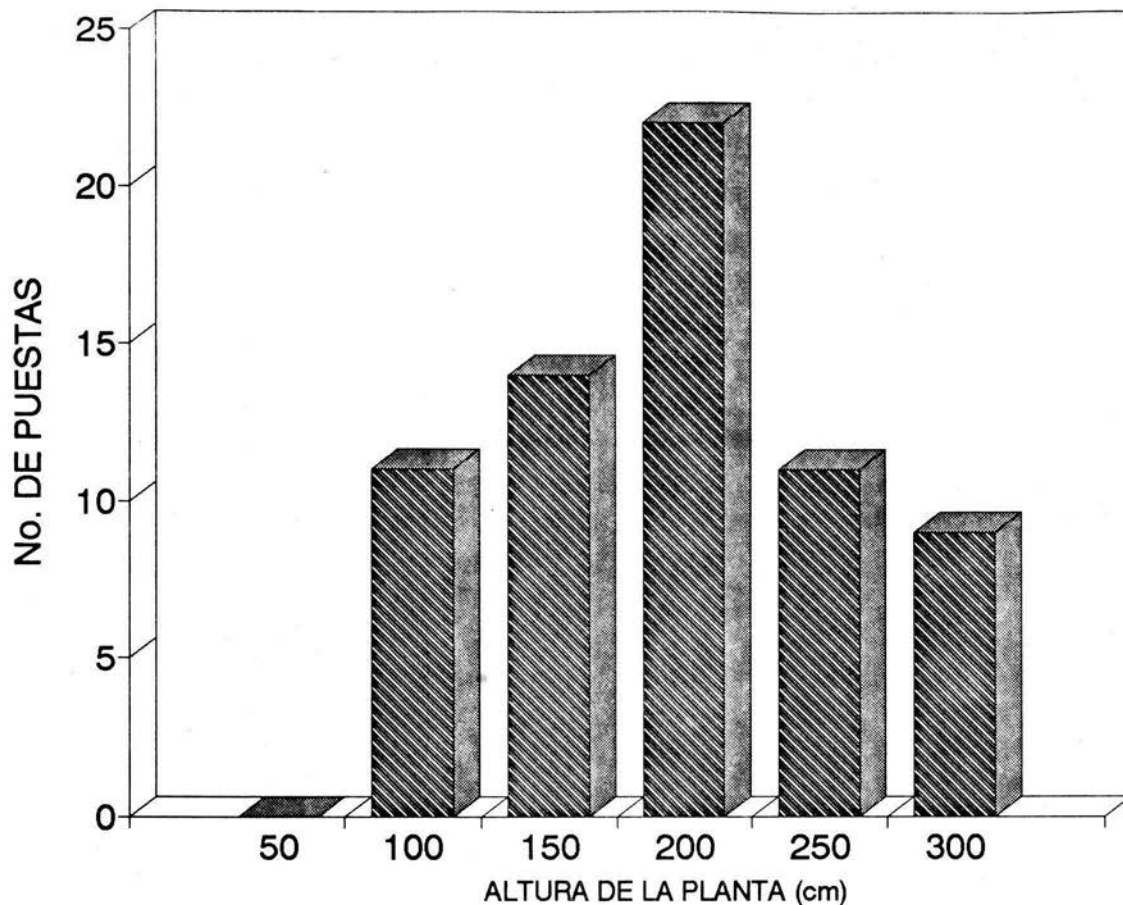


Figura 13. Número de puestas de *Lophoceramica pyrha* en plantas de diferente altura de *Wigandia urens* dentro de la Reserva del Pedregal de San Angel. Los números denotan el límite superior de cada clase. N= 67.

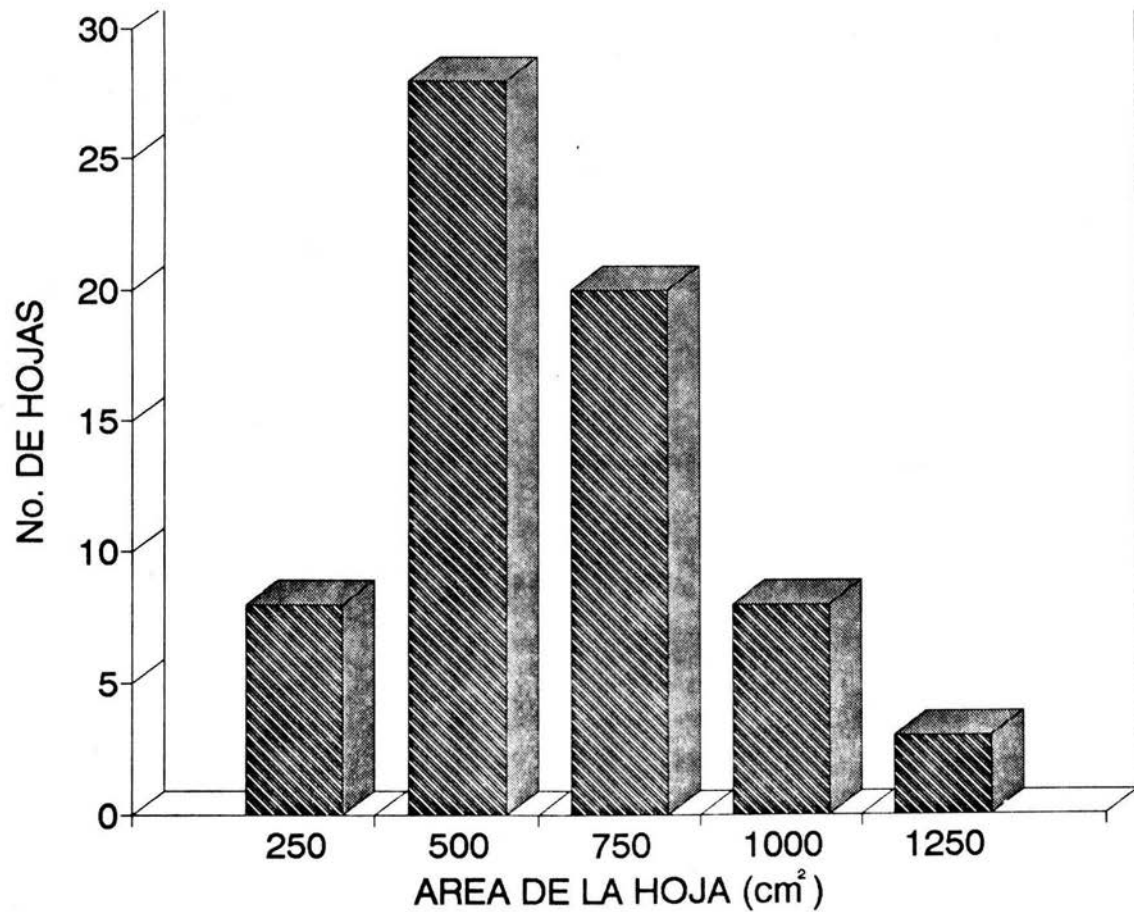


Figura 14. Tamaño de hoja de *Wigandia urens* elegidos por *Lophoceramica pyrtha* para ovipositar en el Pedregal de San Angel. Los números denotan el limite superior de cada clase. N= 67.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

En los ensayos de sobrevivencia se utilizaron dos tipos de familias de larvas, unas colectadas del campo y otras que provenían de adultos que en su estadio larvario fueron alimentados con B. cordata. Con base en estos resultados se puede concluir que W. urens es el hospedero más apropiado para albergar a las larvas de L. pyrrha, probablemente porque el tamaño de las hojas de W. urens puede permitir el asentamiento de una progenie de larvas de gran tamaño. Por alguna razón, L. pyrrha construye nidos con mayor facilidad en hojas de W. urens que en hojas de B. cordata. Únicamente en uno de los 29 ensayos (familia 20; Fig. 8), las larvas permanecieron más tiempo sobre este último hospedero, llegando a alcanzar el tercer estadio. Sin embargo, dado el tamaño de las larvas, la hoja donde se construyó el nido no resistió el peso de las larvas ocasionando su desprendimiento, lo cual provocó muy probablemente la muerte de las larvas.

En la mayoría de los ensayos de sobrevivencia se observó que la construcción del nido es el factor más importante para el éxito de las larvas, ya que las larvas cultivadas sobre B. cordata desaparecían antes de lograr construirlo. En el nido las larvas posiblemente se protegen de sus enemigos naturales y/o de la insolación. Es probable que debido a esto no es sino hasta la noche que éstas salen del nido para alimentarse (Cano-Santana, 1987). La imposibilidad de construir un nido capaz de albergar a todas las larvas sobre B. cordata pudo ocasionar la desaparición (y

seguramente, la muerte) de las larvas sobre este hospedero, lo cual es independiente de la calidad nutricional del hospedero.

Este resultado es similar al que Damman (1987) encontró al trabajar con las larvas de Omphalocera munroei (Piralidae), las cuales preferían alimentarse y vivir sobre las hojas maduras de Asimina spp. que presentan una menor calidad nutricional que las hojas jóvenes, sin embargo, en las hojas maduras, las larvas son capaces de construir un nido. En el caso de L. pyrrha, nunca se observó el ataque de depredadores diurnos. Sin embargo, en el Ajusco Medio, a 8 km al S de la Reserva del Pedregal de San Angel, se observaron a un par de avispas del género Polystes revisando con sus antenas un nido que ya no presentaba larvas (obs. pers.). En el Pedregal, L. pyrrha es atacada por un himenóptero de la familia Braconidae, aunque el parasitismo registrado en 1985 fue menor del 2% (Cano-Santana, 1987). Se debe hacer notar que esta observación se registró en laboratorio con larvas que habían sido colectadas del campo. Por otra parte, no se hicieron observaciones nocturnas de los depredadores de L. pyrrha.

A W. urens se encuentran asociadas varias especies de arañas, siendo Peucetia viridans (Oxyopidae) la de mayor tamaño, sin embargo, ésta generalmente se encuentra sobre plantas menores de 50 cm y ataca sobre todo a insectos voladores (Z. Cano-Santana y J. L. Castillo-López, obs. pers.), por lo que el ataque a las larvas no es muy probable. El forrajeo de aves nunca se observó sobre W. urens y no se tienen registros de aves que forrajeen sobre este hospedero (C. Arizmendi y L. Cabrera, com. pers.).

Por su parte, sobre B. cordata se encuentra una gran diversidad de depredadores (arañas, hormigas, hemípteros, avispas y aves; obs. pers.), por lo que el ataque por posibles depredadores en este hospedero sea más probable. Este hecho, aunado a que las larvas no pueden construir nidos con una hoja tan pequeña como la de B. cordata, hace muy difícil su utilización como hospedero alternativo.

Al parecer, los tricomas urticantes de las hojas de W. urens no representan ninguna barrera para estos herbívoros. Posiblemente estos tricomas tuvieron alguna función en contra de otros depredadores de mayor tamaño en el pasado geológico. Actualmente es posible que estos tricomas protejan a las plantas de la radiación solar, evitando la pérdida de agua, sobre todo en la temporada de sequía (Pérez-Estrada, 1993).

Concordante con estas preferencias, las pupas de L. pyrrha provenientes de larvas alimentadas con hojas de W. urens alcanzaron un mayor peso que las pupas que provenían de larvas alimentadas con hojas de B. cordata. Esto puede deberse a que el tiempo utilizado para alcanzar el estado de pupa por las larvas alimentadas con hojas de B. cordata es mucho más corto que el tiempo que necesitan las larvas alimentadas con W. urens (Cano-Santana, 1987), por lo que al utilizar menos tiempo para alcanzar el estado de pupa, las larvas podrían concentrar menos biomasa en relación a las que se alimentan con W. urens (Cano-Santana, 1987; Oyama et al., 1994). Esto podría relacionarse con el hecho de que las larvas alimentadas con hojas de un hospedero de menor calidad nutricional, podrían

usar más tiempo para consumir mayor biomasa y compensar la baja cantidad de nitrógeno que contienen estas hojas (Cano-Santana y Oyama, 1992b). El papel del nitrógeno y el agua es muy importante, pues el crecimiento de las larvas de lepidópteros puede estar limitado por la disponibilidad de estos dos recursos (Waldbuer, 1964; Soutwood, 1973; Slansky y Feeny, 1977; Loader y Damman, 1991). Es posible pensar que las larvas alimentadas con hojas de W. urens consumen más biomasa foliar para compensar la pobreza en contenido de nitrógeno y agua, tal como se ha registrado para Pieris rapae (Lepidoptera: Pieridae), que presenta tasas de acumulación de nitrógeno similares cuando se alimenta de hojas con diferente contenido de nitrógeno (Slanski y Fenny, 1977). Respuestas fisiológicas en este sentido se han registrado en L. pyrrha al ser sometidas a dietas con hojas hispidas (de alto contenido nutricional) y hojas glabras (pobres en nutrimentos) (Cano-Santana y Oyama, 1992b; Tabla 1).

De los ensayos realizados sobre preferencias alimenticias, se puede concluir que las larvas de L. pyrrha prefieren alimentarse de un hospedero de menor calidad (W. urens) que de un hospedero de mayor calidad nutricional (B. cordata), tanto en el campo como en el laboratorio (Tabla 2, 3 y 4; Cano-Santana y Oyama, 1994a). Cano-Santana (1987) había obtenido resultados semejantes, ya que al hacer las comparaciones de selección del alimento entre hojas jóvenes y maduras de W. urens observó que las hojas maduras eran preferidas por larvas del primer estadio de L. pyrrha. En este trabajo las larvas del primer estadio (Tabla 2) y tercer estadio

mostraron una preferencia hacia las hojas maduras de W. urens (Tabla 3). Esto posiblemente se deba a que L. pyrrha presenta adaptaciones a la química de las hojas maduras de W. urens ó algún factor nutricional puede estar marcando las preferencias, independientemente de la pubescencia de las hojas (Cano-Santana, 1987; Cano-Santana y Oyama, 1994b). Se ha demostrado en otros estudios que algunos componentes químicos pueden actuar como fagoestimulantes (Ehrlich y Raven, 1964). Otra posible causa de la preferencia hacia las hojas maduras, es el comportamiento polífago que presenta esta mariposa en su estadio larvario bajo condiciones de laboratorio. Fenny (1976), sugiere que las especies polífagas prefieren alimentarse de hojas de esta edad.

Las hembras de L. pyrrha, por su parte, prefieren ovipositar sobre las hojas de W. urens, independientemente de la dieta que tuvieron en su estado larvario. En este trabajo, las oviposiciones sobre B. cordata fueron muy escasas y sólo ocurrieron con hembras que en su estado larvario fueron alimentadas con hojas del mismo hospedero. Se sabe que algunas mariposas pueden alterar su habilidad para seleccionar a un cierto hospedero bajo condiciones de laboratorio (Gould, 1979; Wasserman y Futuyma, 1981). También algunas mariposas reconocen a su hospedero ancestral después de eclosionar, debido al olor de las excretas del último alimento que probaron las larvas antes de pupar (A. Pescador, com. pers.).

Otro factor que pudo haber influido en la selección del hospedero es la edad de la hembra, ya que si ésta es joven y es copulada inmediatamente, tendrá mayor vigor y tiempo para escoger

al hospedero más adecuado, en cambio, si la hembra no es copulada de inmediato, tendrá menos tiempo disponible para buscar un hospedero adecuado para su progenie. Courtney (1984) observó que muchas mariposas al envejecer y no encontrar un hospedero adecuado ovipositan en lugares no adecuados. Es posible que la alimentación con hojas de B. cordata modificara en parte la conducta de oviposición de las hembras, aunque son necesarios estudios más detallados y a más largo plazo para poner a prueba esta hipótesis.

En cuanto al porqué del comportamiento gregario de esta especie, podemos suponer que las larvas que viven en forma agregada crecen más rápido y alcanzan en menor tiempo el estado de pupa que las larvas que se encuentran en forma solitaria. Los datos de Cano-Santana (1987), quien comparó el crecimiento de larvas aisladas y larvas criadas en grupos de 25 parecen sugerirlo (ver Cano-Santana y Oyama, 1992b). Algo similar se encontró con el satúrnido Hemilluca lunina, pues las larvas agregadas crecen más rápido y presentan mayor sobrevivencia con respecto a las larvas que se encontraban solitarias (Stamp y Bowers, 1991). Stamp (1980) argumenta que las larvas que viven en forma agregada tienen mayor ventaja que las larvas solitarias en cuanto a termorregulación, tiempo de crecimiento, localización del alimento, defensa y en la facilidad que da el grupo para construir un nido que les sirva como resguardo en contra de enemigos naturales potenciales y de las inclemencias del tiempo. Posiblemente éste último aspecto sea la clave del porqué estas larvas viven en agregación, ya que observando el tamaño de las hojas que necesitan para hacer el nido

y el tamaño de las nervaduras que presentan las hojas de W. urens, es difícil que una sola larva pueda hacer un nido con semejante hoja. Además, el vivir agregadas puede facilitar la alimentación, al utilizar la seda en grupo, facilitándose así el movimiento de las larvas al hacer una cama de seda común sobre los tricomas glandulares y urticantes para desplazarse por la hoja.

Los datos recabados sobre la selección del sitio de oviposición nos muestran que posiblemente esta mariposa, por los movimientos de desplazamiento del vuelo, oviposite sobre las hojas que están más a la vista para ella sin importar la orientación de ésta. En el caso de L. pyrrha aunque se encontró una tendencia de puestas sobre hojas orientadas hacia el norte y al sur (Fig. 9), no podemos decir que exista un patrón de oviposición hacia estas direcciones, lo que sí se puede argumentar es que la mariposa prefiere ovipositar sobre hojas que se encuentran orientadas hacia los sitios abiertos. Mackay y Singer (1982) y Courtney y Courtney (1982) suponen lo anterior al trabajar con Euptychia libye y con Anthocaris cardamines, discutiendo que los resultados que obtuvieron se deben a los patrones de vuelo de ambas mariposas. Esto también puede explicar que los hospederos que se encontraban en sitios abiertos fueran los preferidos por la mariposa para ovipositar. Los resultados encontrados apoyan ésta hipótesis, pues la mayoría de las puestas se encontraron en hojas orientadas hacia los sitios abiertos sin importar la dirección y sobre plantas mayores de 60 cm, es decir, plantas fáciles de detectar por la hembra.

Aunque se encontró que la mayoría de las puestas de L. pyrrha se encontraban sobre las hojas glabras, que son las más abundantes en la temporada de lluvias (Pérez-Estrada, 1993) y que es cuando ocurre el desarrollo de las larvas, sería interesante saber si la hembra puede detectar las diferencias nutricionales de las hojas hispidas y glabras. Por otra parte, la preferencia de la hembra para ovipositar en la parte distal de las hojas probablemente se deba al ahorro de energía por parte de las larvas al enrollar la hoja para hacer el nido, siendo más fácil doblar la hoja por la punta, comparado con el gasto que se haría si se empezara el doblar en otro sitio de la hoja.

Otra característica que al parecer también tiene gran importancia en la localización del hospedero potencial de la palomilla para ovipositar, es el tamaño de éste, ya que el tamaño mínimo reportado de plantas de W. urens con larvas o huevecillos fue de 60 cm. Datos semejantes habían sido obtenidos con anterioridad (Cano-Santana, 1987).

Con base en lo anterior podemos concluir que ni la baja calidad nutricional, ni los metabolitos secundarios, ni los tricomas foliares presentes en W. urens son factores que eviten que L. pyrrha la seleccione como hospedero. Al parecer, el factor que determina esta selección es el gran tamaño de las hojas de W. urens, que resulta importante para proveer un nido o un refugio a una camada tan grande como la de esta especie (Fig. 15).

El nido no sólo puede proteger a las larvas contra los enemigos naturales (depredadores y parasitoides), sino que también

puede tener un papel de termorregulación, aislándolas del ambiente y permitiendo la convivencia de un gran número de larvas. Esta agregación de larvas puede facilitar la alimentación, lo que permitiría alcanzar un crecimiento más rápido y acortar el tiempo para llegar al estado de pupa. En un día nublado y frío, se observó que la temperatura dentro del nido varió de 14.2°C hasta 23°C, mientras que la ambiental registrada fue más baja, variando de 10°C a 19°C (obs. pers.).

Es necesario hacer más estudios tanto en campo como en laboratorio, para determinar el efecto de los depredadores y la posible existencia de algún factor genético que determine esta relación. Además, sería interesante hacer ensayos de oviposición a más largo plazo, para probar si efectivamente L. pyrrha es capaz de cambiar de hospedero. Así mismo, la obtención de datos adicionales acerca de la biología de la interacción entre W. urens y L. pyrrha en otras localidades pueden reforzar estos resultados y dar una idea más integral de las fuerzas evolutivas que influyen en esta interacción planta-herbívoro.

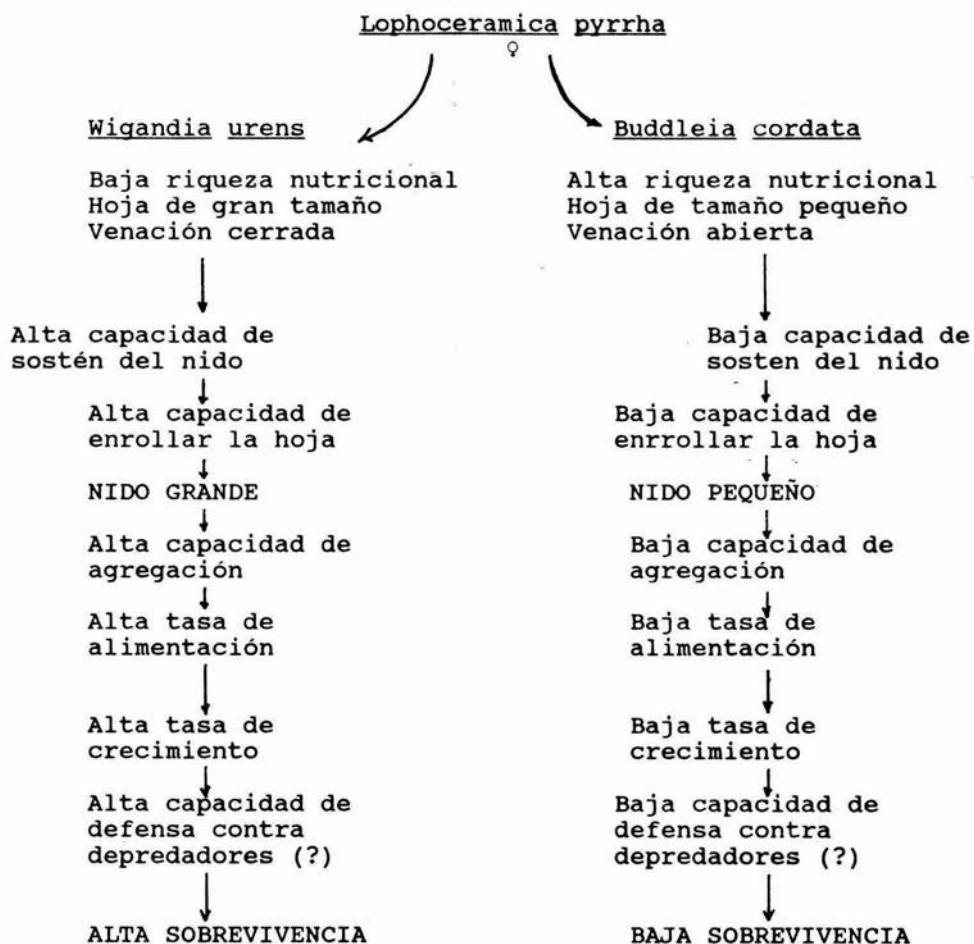


Figura 15. Factores que explican la estrecha relación entre Lophoceramica pyrrha y Wigandia urens en la Reserva del Pedregal de San Angel.

Literatura Citada

- Alvarez, F.J., J. Carabias, J. Meave, P. Moreno-Casasola, D. Nava, F. Rodriguez, C. Tovar y A. Valiente. 1982. Proyecto para la creación de una reserva en el Pedregal de San Angel. Lab. de Ecología, Facultad de Ciencias, UNAM. México. 49 pp.
- Atsatt, P.R. 1981. Ant-dependent food selection by the mistletoe butterfly Ogyris amarillis (Lycaenidae). Oecologia 48:60-3.
- Benrey, B. 1993. Host plant effects on the interaction of an insect herbivore and larval parasitoid: The case of Pieris rapae (Lepidoptera: Pieridae) and Cotesia glomeratus (Hymenoptera: Braconidae). Tesis Doctoral. Universidad de Maryland, Maryland, EEUU. 201 pp.
- Bernays, E. y M. Graham, M. 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. Ecology 69:886-92.
- Bowers, W. S., T. Otha, J.S. Cleere y P.A. Marsella. 1976. Discovery of insect anti-juvenile hormones in plants. Science 193:542-47.
- Brantjes, N.B.M. 1976. Riddles around the pollination of Mellandrium album (Mill.) Garcke (Caryophyllaceae) during the oviposition by Hadena bicruris Hofn. (Noctuidae; Lepidoptera) I+II. Proc-k. Ned Akad. Wet. Ser. C. 79:1-12, 127-41.
- Brattsten, L.B. 1979. Ecological significance of Mixed-Function. Oxidations Drug Metabolism Reviews 10:35-58.
- Brattsten, L.B. y C.F. Wilkinson. 1977. Herbivore-Plant

- interactions: mixed-function oxidases and secondary plant substances. Science 196:1349-1352.
- Cano-Santana, Z. 1987. Ecología de la relación entre Wigandia urens (Hydrophyllaceae) y sus herbívoros en el Pedregal de San Angel, D. F. (México). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 157 pp.
- Cano-Santana, Z. 1994a. La Reserva del Pedregal como ecosistema: estructura trófica. Págs. 149-155. En: Rojo, A (Comp). Reserva Ecológica, Historia Natural y Manejo. U.N.A.M., México.
- Cano-Santana, Z. 1994b. Flujo de Energía a través de Sphenarium purpurascens (Orthoptera: Acrididae) y Productividad Primaria neta aérea en una comunidad xerófita. Tesis Doctoral. Centro de Ecología/UACPyP-CCH U.N.A.M., México. 198 pp.
- Cano-Santana, Z. y K. Oyama. 1992a. Variation in leaf tichomes and nutrients of Wigandia urens (Hydrophyllaceae) and its implications for herbivory. Oecologia 92: 405-409.
- Cano-Santana, Z. y K. Oyama. 1992b. Tricomas foliares, calidad del alimento y eficiencias de alimentación y crecimiento de Lophoceramica pyrrha. Southwest. Entomol. 17: 333-339.
- Cano-Santana, Z. y K. Oyama, 1994a. Ambito alimenticio de tres especies de insectos herbívoros de Wigandia urens (Hydrophyllaceae). Soutwest. Entomol. 19:167-172.
- Cano-Santana, Z. y K. Oyama. 1994b. Wigandia urens (Hydrophyllaceae): un mosaico de recursos para sus insectos herbívoros. Acta Bot. Méx. 28: 29-39.

- Carbajal, T.M. 1975. Estudio ecológico de los insectos de los insectos que viven en Wigandia caracasana H.B.K. de una zona del Pedregal de San Angel, D.F. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 102 pp.
- Carrillo, C. 1995. El Pedregal de San Angel. U.N.A.M., México. 177 pp.
- Clancy, K.M. y P.W. Price. 1987. Rapid herbivore growth enhances enemy attack: sublethal plant defenses remain a paradox. Ecology 68:733-37.
- Courtney, S.P. y S. Courtney. 1982. The edge effect in butterfly oviposition: casualty in Anthocharis cardamines and related species. Ecol. Entomol. 7:131-137.
- Courtney, S.P. 1984. The evolution of egg clustering by butterflies and others insects. Am. Nat. 123:276-81.
- Damman, H. 1987. Leaf quality and enemy avoidance by the larvae of a pyralid moth. Ecology 68:88-97.
- Denno, R.F. y M.S. McClure (eds.). 1983. Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems. Academic Press, Nueva York. 717 pp.
- Dussourd, D.E. y T. Eisner. 1988. Vein-cutting behavior: insect counterplay to the latex defense of plant. Science 237:898-901.
- Dussourd, D.E. y R.F. Denno. 1991. Deactivation of plant defense: correspondence between insect behavior and secretory canal architecture. Ecology 72: 1383-1396.
- Ehrlich, P.R. y P.H. Raven. 1964. Butterflies and plants: a

- study in coevolution. Evolution 18:586-608.
- Evans, E. W. 1982. Influence of weather on predator/prey relations: stingbugs and tent caterpillars. J. N. Y. Entomol. Soc. 90:241-246.
- Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. Recent adv. Phytochem. 10:1-40.
- Feeny, P., E. Stadler, I. Ahman y M. Carter. 1989. Effects of plant odor on oviposition by the black swallowtail butterfly, Papilio polyxenes (Lepidoptera: Papilionidae). J. Insect Behav. 2:803-27.
- Filip, V. y R. Dirzo. 1985. Tabla de vida gusano de bolsa Malacosoma incurvum var. aztecum Neumogen (Lepidoptera: Lasiocampidae) en Xochimilco, D.F., México. Folia Entomol. Mex. 66:31-45.
- Fitzgerald, T.D., K.L. Clark, R. Vanderpool y C. Phillips. 1991. Leaf-shelter-building caterpillars harness forces generated by axial retraction on stretched and wetted silk. J. Insect Behav. 4:21-32.
- Fox, R.M. 1982. Forelegs of butterflies. I. Introduction: Chemoreception. J. Rev. Lep. 5:1-12.
- Futuyma, D.J. y G. Moreno. 1988. The evolution of ecological specialization. Ann. Rev. Ecol. Syst. 19:207-33.
- Gibson, D.H. 1970. Hydrophyllaceae. Flora of Guatemala. Fieldiana. Botany 24:99-111.
- Gibson, R.W. 1971. Glandular hairs providing resistance to aphids in certain wild potato species. Ann. Biol.

68:113-19.

- Gómez, F., L. Quijano, J.S. Calderón y T. Ríos. 1980. Terpenoids isolated from Wigandia kunthii. Phytochem. 210-240.
- Godfray, H. C. J. 1994. Parasitoids Behavioral and Evolutionary Ecology. Princeton University Press. Princeton New Jersey USA. 473.
- Gould, S.J. 1979. Rapid host range evolution in a population of a phytophagous mite Tetranychus urticae Koch. Evolution 33:791-802.
- Greany, P.D., S. D. Hawke, T. C. Carlysle y D. W. Antony. 1977. Sense organs in the ovipositor of Opius longicaudatus, a parasite of the caribbean fruit fly Anastrepha suspensi. Am. Entomol. Soc. Amer. Soc. Amer. 70:319-321.
- Ilse. 1937. New observations on responses to colours in egg-laying butterflies. Nature 140:544-545.
- Ilse. 1956. Behaviour of butterflies before oviposition. J. Bombay Nat. Hist. Soc. 53:486-488.
- Ito, Y. 1977. Birth and death. Págs: 101-127. En: Hidaka T. (ed.). Adaptation and Speciation in the Fall Webworm. Kodansha, Tokio, Japón.
- Jaenike, J. 1991. Rapid host specialization in phytophagous insects. Ann. Rev. Ecol. Syst. 243-73.
- Klijnstra, J. W. 1982. Perception of the oviposition deterrent pheromone in Pieris brassicae. Proc. 5th. Int. Symp. Insect-plant relationships, pp. 145-151/ Pudoc. Wageningen, Países Bajos.

- Krieger, R.J., P.P. Feeny y C.F. Wilkinson. 1971. Detoxication enzymes in the guts of caterpillars: an evolutionary answer to plant defenses? Science 172:579-580.
- Loader C. y H. Damman. 1991. Nitrogen content of food plants and vulnerability of Pieris rapae to natural enemies. Ecology 72: 1586-1590.
- Letourneau, O.K. y L.R. Fox. 1989. Effects of experimental design and nitrogen on cabbage butterfly oviposition. Oecologia 80:211-14.
- Ma, W.C. y L.M. Schoonhoven. 1973. Tarsal contact chemosensory hairs of the large white butterfly Pieris brassicae and their possible role in oviposition behaviour. Entomol. Exp. Appl. 16:343-357.
- Mcbride, F. J. 1917. Notes on the Hidrophyllaceae and a few other North American Spermatophytes. Contr. Gray Herb. 49: 31-37.
- Mackay, D.A. y M.C. Singer. 1982. The basis of an apparent preference for insolated host plants by ovipositing Euptychia libye butterfly. Ecol. Entomol. 7:299-303.
- Meave, J., J. Carabias, V. Arriaga y A. Valiente-Banuet. 1994. Observaciones fenológicas en el Pedregal de San Angel. Pp. 91-105. En: Rojo, A. (comp.). Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Angel: Ecología, Historia Natural y Manejo. U.N.A.M., México.
- Meijden, E., V. Zoelen y A. M. Soldaat. 1989. Oviposition by the cinnabar moth, Tyria jacobae, in ragwort, Senecio jacobae. Oikos 54:337-44.

- Mitchell, E.R. y R.R. Heath. 1987. Heliothis subflexa (G N .) (Lepidoptera: Noctuidae): demostración de oviposición estimulante proveniente de gromwell usando un bioensayo nuevo. J. Chem. Ecol. 13:1849-58.
- Morris, R.F. 1972. Predación por avispa, aves y mamíferos sobre Hyphantria cunea. Can. Entomol. 108:833-836.
- Morris, R.F. y W.C. Fulton. 1970. Modelos para el desarrollo y supervivencia de Hyphantria cunea en relación con la temperatura y la humedad. Mem. Ent. Soc. Can. 70 pp.
- Myers, J. 1969. Distribución de receptores de la planta huésped en la hembra de la mariposa reina de Florida, Dannaus gilippus berenice (Nymphalidae). J. Lepid. Soc. 23:196-198.
- Myers, J.H. 1985. Efectos de la condición fisiológica de la mariposa blanca, Pieris rapae. J. Anim. Ecol. 54:193-204.
- Nash, D.L. 1979. Hydrophyllaceae. Flora de Veracruz, fascículo 5. INIREB, Xalapa, Ver., México. 37 pp.
- Ochoa, G.S. 1976. La familia Hydrophyllaceae en el valle de México. Tesis Profesional. Esc. Nal. Cien. Biol., IPN, México.
- Ochoa, G.S. 1985. Hydrophyllaceae. En Rzedowski, J. y C. Rzedowski. (eds). Flora Fanerogámica del Valle de México. Continental, México.
- Pereyra, P.C. y M.D. Bowers. 1988. Iridoid glicosidos como estimulantes de oviposición para la mariposa búfalo, Junonia coema (Nymphalidae). J. Chem. Ecol. 14:917-28.
- Pérez-Estrada, L. 1993. Factores que afectan la densidad de tricomas urticantes en Wigandia urens (Hydrophyllaceae).

Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México.

55 pp.

Porter, K. 1983. Basking behaviour in larvae of butterfly Ephydryas aurina. Oikos. 38:308-312.

Price, P.W. 1984. Insect Ecology. Northern Arizona University, Flagstaff. 607 pp.

Renwick. J.A.A. 1989. Chemical ecology of oviposition in phytophagous insects. Experientia 45:223-28.

Rossiter, M.C., J.C. Schultz e I.T. Baldwin. 1988. Relationships among defoliation, red oak phenolics, and gypsy moth growth and reproduction. Ecology 69:267-77.

Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Angel (D.F., México); An. Esc. Cien. Biol. Mex. 8:59-129.

Rzedowski, J. y G.C. Rzedowski. 1985. Flora faneroqámica del Valle de México. Continental, México.

Singer, M.C., D. Ng y C.D. Thomas. 1988. Heritability of oviposition preference and its relationship to offspring performance within a single insect population. Evolution 42: 977-85.

Slansky, F., Jr. y P. Feeny. 1977. Stabilization of the rate of nitrogen accumulation by larvae of the cabbage butterfly Euphydryas editha of wild and cultivated food plants. Ecol. Monogr. 47:209-228.

Schneider, J.C. y R.T. Roush. 1986. Genetics differences in oviposition preference between two populations of Heliothis virescens. Págs: 163-171. In: Huettel, M.D. (ed). Evolutionary

- Genetics of Invertebrate Behaviour. Plenum, Nueva York.
- Shoonhoven, L.M. 1972. Plant recognition by lepidopterous larvae. Págs. 87-99. In: Van Emden, H.F. (ed.). Insect/Plant Relationships. Blackwell Sci., Oxford.
- Shiga, M. 1979. Population dynamics of Malacosoma neustria testacea (Lepidoptera: Lasiocampidae). Bull. Fruit Tree Res. St. A 6:59-168.
- Soberón, J.M. , C. Rosas y G. Jiménez. 1991. Ecología hipotética del Pedregal de San Angel. Ciencia y Desarrollo. 99:25-38.
- Southwood, T.R.E. 1973. The insect/plant relationship an evolutionary perspective. Págs. 3-30. En: Van Emden H.F. (ed.). Insect/plant Relationships. Blackwell Sci. Pub., Oxford.
- Stamp, N. E. 1980. Egg deposition patterns in butterflies: Why do some species cluster their eggs rather than lay them singly? Am. Nat. 115:367-495.
- Stamp, N.E. 1981. Effect of group size on parasitism in natural population of the Baltimore checkerspot, Euphydryas phaeton. Oecologia 49:201-206.
- Stamp, N.E. 1982. Behavioral interactions of parasitoids on Baltimore checkerspot caterpillars Euphydryas phaethon. Environ. Entomol. 11:100-104.
- Stamp, N. y M.D. Bowers. 1990. Variation in food quality and temperature constrain foraging of gregarious caterpillars. Ecology 71:1031-1039.
- Stamp, N. y M.D. Bowers. 1991. indirect effect on survivors of

caterpillars due to presence of invertebrate predators.
Oecologia 88:325-330.

Stanton, M. L. 1979. The role of chemotactile stimuli in the oviposition preference of Colias butterflies. Oecologia 39: 79-91.

Thompson, J.M. 1982. Interaction and Coevolution. Wiley, Nueva York.

Thompson, J.N. 1986. Oviposition behaviour and searching efficiency in a natural population of braconid parasitoid. J. Anim. Ecol. Entomol 12:311-20.

Thompson, J. N. 1988. Evolutionary genetics of oviposition preference in swallowtail butterflies. Evolution 42:1223-34.

Thompson, J.N. y O. Pellmyr. 1991. Evolution of oviposition behaviour and host preference in Lepidoptera. Annu. Rev. Entomol. 36:65-89.

Valiente-Banuet, A. y E. De Luna. 1990. Una lista florística actualizada para la Reserva del Pedregal de San Angel, México, D.F. Acta Bot. Méx. 9:13-30.

Van Emden, H.F. (ed.). 1972. Insect/Plant Relationships. Blackwell Sci. Pub., Oxford.

Vázquez, L. 1936. Insectos nocivos a los tepozanes del Centro de México. Tesis profesional. Facultad de Filosofía y Estudios Superiores, U.N.A.M., México.

Waldbauer, G.P. 1964. The consumption, digestion and utilization of solanaceous and non solanaceous plants by larvae of the tobacco hornworm, Protoparce sexta (Kohan) (Lepidoptera: Sphingidae).

- Entomol. Exp. Appl. 7:253-259.
- Wasserman, S. S. y D. J. Futuyma. 1981. Evolution of host plant utilization in laboratory populations of the southern cowpea weevil, Callosobruchus maculatus Fabricius (Coleoptera. Bruchidae). Evolution. 35:605-17.
- Wilson, E.O. 1975. Sociobiology: The New Synthesis. Belknap Press, Cambridge, Massachussets.
- Winklud, C. 1975. The evolutionary relationship between adult oviposition preferences and larval host plant range in Papilio machaon L. Oecologia 18:185-197.
- Wolfson, J.L. 1980. Oviposition response of Pieris rapae to enviromental induced variation in Brassica nigra. Entomol. Exp. Appl. 27:223-32.
- Young, A.M. 1983. On the evolution of egg placement and gregariousness of caterpillars in the Lepidoptera. Acta Biother. 32:43-60.
- Yu, S.J. 1982. Induction of microsomal oxidases by host plants in the fall armyworm, Spodoptera frugiperda (J. E. Smith). Pesticide Biochemistry and Physiology 17:59-67.
- Zar, J. H. 1984. Biostatistical analysis. Englewood Cliffs, Nueva Jersey.
- Zaragoza, S. 1963. Estudio de Coleópteros del Pedregal de San Angel, D.F. (Familia: Chrysomelidae). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.