



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

UNIVERSIDAD NACIONAL  
AVENIDA DE  
MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

“Desempeño y ecología alimentaria de *Acronyctodes  
mexicanaria* (Lepidoptera: Geometridae) sobre  
*Buddleia cordata* (Loganiaceae) de distinto sexo”

T E S I S  
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:  
B I Ó L O G A  
P R E S E N T A:  
PATRICIA LUCERO GARCÍA GARCÍA



DIRECTOR DE TESIS: DR. ZENÓN CANO SANTANA



2004 FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCION ESCOLAR



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.

ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA



SECRETARÍA NACIONAL  
ACADEMIA DE  
CIENCIAS

autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la  
UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el  
contenido de mi trabajo recepcional

NOMBRE: Patricia Lucero García  
García

FECHA: 15 junio 2004

FIRMA: [Firma]

**ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ**  
**Jefe de la División de Estudios Profesionales de la**  
**Facultad de Ciencias**  
**Presente**

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

“Desempeño y ecología alimentaria de *Acronyctodes mexicanaria* (Lepidoptera:  
Geometridae) sobre *Buddleia cordata* (Loganiaceae) de distinto sexo”

realizado por **García García Patricia Lucero**

con número de cuenta **9954973-2**, quien cubrió los créditos de la carrera de:

Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

**A t e n t a m e n t e**

Director de Tesis  
Propietario

Dr. Zenón Cano Santana

Propietario

Dr. Juan Servando Núñez Farfán

Propietario

Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez

Suplente

Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo

Suplente

M. en C. Leticia Rios Casanova

**Consejo Departamental de Biología**

[Firma]  
M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

[Firma]  
[Firma]  
[Firma]  
[Firma]  
[Firma]  
[Firma]

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA  
DE BIOLOGÍA

## DEDICATORIA

A mi ma y a mi pa  
que con su infinito amor me han formado  
¡los adoro!

A mi confidente y maestro  
en esto de la ciencia  
a mi hermano Pollito

A mi gran maestro  
en aquello de la vida  
por tus sabios consejos  
a mi hermano Pillín

Por contagiarme tu pasión por la Biología  
por compartir conmigo cada momento  
por ser mi amigo  
por hacerme feliz  
a tí Alex H.

## AGRADECIMIENTOS

A mis padres, gracias por su incondicional apoyo, paciencia y dedicación. Gracias por facilitarme las condiciones ideales, tanto materiales como espirituales para el estudio. ¡Son lo máximo!, los amo.

A mi queridísimo director de tesis, Zenón Cano Santana, por su interés en mi formación académica, por transmitirme tan amablemente sus conocimientos en el campo fascinante de la Ecología, por su paciencia, por hacerme reír.

A Julio Arriaga Romero, por ayudarme desinteresadamente en todo el trabajo de campo. Igualmente gracias a Alejandro Hunab Molina Vázquez y a Esteban Zamorán Pineda.

A mis profesores de taller por transmitirme sus conocimientos y por aportarme tan acertadas correcciones para mi trabajo de tesis; a Jorge Meave del Castillo, a Ma. Teresa Valverde Valdés, a Consuelo Bonfil Sanders y a Silvia Castillo Arguero.

A Fabi, Eve, Kym, Gloria, Edén, Mari, Xocho, Lucio, Rafa, Tona, Alex F., Julián y a Benja, por los momentos vividos e inolvidables, por estar en mi corazón.

A Marco Antonio Romero Romero, que tan cortés y pacientemente siempre me saca de apuros en el laboratorio.

A mi querido profesor Alfredo Ayala, donde quiera que esté...

A Claudia González Cortés, a Gabriela Castaño Meneses, a Adolfo Ibarra, a Ernesto Velázquez Montes, a Rosa María Fonseca Juárez, a Eduardo Cuevas Miranda, a Alejandro González y al personal del laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias por ayudarme tan amablemente siempre que lo necesité.

A todos mis maestros de la carrera que contribuyeron a mi formación como bióloga en esta paradisiaca institución, la UNAM.

## RESUMEN

Muchos herbívoros prefieren consumir el follaje de plantas masculinas sobre el de plantas femeninas en especies dioicas. Derivado de la hipótesis que sugiere que los organismos consumen preferentemente aquel alimento que les permite tener un mejor desempeño se planteó saber si el sexo de *Buddleia cordata* tenía efectos sobre el consumo del alimento y su aprovechamiento, y sobre el desempeño de las orugas de *Acronyctodes mexicanaria*.

*B. cordata*, conocida como tepozán, es una especie arbórea dioica muy abundante en la reserva del Pedregal de San Ángel y en las áreas verdes de Ciudad Universitaria (D.F.). Las orugas de *A. mexicanaria* se alimentan únicamente de este tepozán en dicha localidad. Se evaluaron las preferencias alimentarias de las orugas con respecto al sexo de la planta y se determinaron las siguientes variables en orugas colectadas de árboles femeninos o masculinos y alimentadas en el laboratorio con follaje de árboles de un solo sexo: Tasa relativa de consumo (TrCo), tasa relativa de crecimiento (TrCr), eficiencia de conversión del alimento ingerido (ECI), eficiencia de conversión del alimento digerido (ECD) y digestibilidad aproximada (DA); incremento en peso y tiempo de desarrollo; frecuencia de parasitoidismo y densidad de orugas en árboles femeninos y masculinos.

En uno de dos ensayos las orugas prefirieron alimentarse de follaje de árboles femeninos. La TrCr en peso seco, la ECD y la ECI tuvieron mayores valores en las orugas alimentadas con hojas de árboles femeninos que con hojas de árboles masculinos. Las orugas de último estadio procedentes de árboles femeninos presentaron un menor tiempo de desarrollo que las orugas colectadas de árboles masculinos. Se encontró un mayor porcentaje de orugas procedentes de árboles masculinos infestado por un parasitoides taquinido. No se encontraron diferencias significativas en la densidad de orugas entre árboles femeninos y masculinos. Se requieren estudios comparativos respecto a la calidad nutritiva del follaje de ambos sexos de *B. cordata*. Sin embargo, estos resultados sugieren que, contrariamente a lo que se ha encontrado en general, *A. mexicanaria* parece preferir alimentarse de follaje de árboles femeninos, lo cual le permite tener un mejor desempeño, así como un espacio menos susceptible al asedio por uno de sus parasitoides.

## ÍNDICE

### 1. Introducción

1.1. Diferenciación entre plantas femeninas y masculinas de especies dioicas.....	1
1.2. Ataque diferencial de herbívoros en plantas dioicas.....	2
1.3. Ecología alimentaria.....	5
1.4. Desempeño de insectos fitófagos en plantas dioicas.....	7
1.5. Interacción <i>Buddleia cordata</i> – <i>Acronyctodes mexicanaria</i> .....	9

### 2. Justificación, objetivos e hipótesis.....

11

### 3. Sitio y sistema de estudio

3.1. Sitio de estudio.....	16
3.2 <i>Buddleia cordata</i> .....	17
3.3 <i>Acronyctodes mexicanaria</i> .....	18

### 4. Métodos

4.1 Biología de <i>Acronyctodes mexicanaria</i> .....	19
4.2. Preferencias alimentarias.....	19
4.3. Ecología alimentaria.....	21
4.4. Incremento en peso.....	24
4.5. Tiempo de desarrollo.....	25
4.6 Densidad de orugas en el tepozán.....	26
4.7. Frecuencia de parasitoidismo.....	27

### 5. Resultados

5.1. Biología de <i>Acronyctodes mexicanaria</i> .....	28
5.2. Preferencias alimentarias.....	31
5.3. Ecología alimentaria.....	34
5.4. Incremento en peso.....	35
5.5. Tiempo de desarrollo.....	37
5.6. Densidad de orugas en el tepozán.....	38
5.6. Frecuencia de parasitoidismo.....	40

### 6. Discusión y conclusiones.....

41

Literatura citada.....	48
------------------------	----



## 1. INTRODUCCIÓN

### 1.1. Diferenciación entre plantas femeninas y masculinas de especies dioicas

Las plantas dioicas presentan flores femeninas y masculinas en individuos separados (Baker, 1959). Actualmente se reconocen ciertos patrones que distinguen a las plantas de distinto sexo en cuanto a sus caracteres genéticos, fenotípicos (caracteres sexuales primarios y caracteres secundarios), historias de vida y especialización ecológica, según se expone a continuación.

El sexo de las plantas con flores está determinado genéticamente por un locus, múltiples loci o diversos cromosomas sexuales (Westergaard, 1958), mientras que la expresión del sexo puede ser modificada por hormonas y por factores ambientales (Heslop, 1963; Chailakhyan, 1979).

Se puede encontrar dimorfismo sexual en las flores (caracteres sexuales primarios). El número, el olor y el tamaño de las flores, así como el tamaño del perianto (pétalos y/o sépalos) pueden diferir entre plantas femeninas y masculinas (Primack, 1987; Carr, 1990; Carroll y Delph, 1996; Delph, 1996).

También pueden existir diferencias intersexuales en las historias de vida de las plantas. Delph (1999) sugiere que estas diferencias se deben a los patrones de asignación de recursos dados por los distintos requerimientos para la diseminación del polen y para la maduración de los frutos. Explica que cuando las plantas de uno de los sexos asignan una mayor cantidad de recursos a la reproducción, éstas retrasan su maduración sexual, se reproducen menos frecuentemente, crecen menos y mueren más jóvenes que las plantas del otro sexo. Este autor encuentra que las evidencias disponibles sugieren que estas características son presentadas por

las plantas del sexo femenino, lo cual coincide con la idea de que las plantas femeninas realizan un mayor esfuerzo reproductivo que las plantas masculinas (Lloyd y Webb, 1977).

Se ha sugerido que para su éxito reproductivo, las plantas femeninas frecuentemente tienen una mayor presión de selección ocasionada por la limitación de recursos, mientras que las plantas masculinas presentan mayores presiones de selección dependiendo de sus oportunidades de ser polinizadas (Bateman, 1948). Esto conllevaría a que existiera una segregación espacial entre sexos en la que las plantas femeninas tendrían una mayor abundancia en microambientes ricos en recursos que las plantas masculinas (Freeman, *et al.*, 1976; Cox, 1981; Dawson y Geber, 1999). El complejo ambiente que rodea a las plantas dioicas puede generar disyuntivas (*trade-offs*) en las que se asignaría una mayor cantidad de recursos hacia unas características a expensas de otras. Por ejemplo, en un ambiente pobre en nutrientes, la inversión de energía de las plantas en la toma de una mayor cantidad de recursos disminuiría la inversión en defensas contra herbívoros (Watson, 1995).

### **1.2. Ataque diferencial de herbívoros en plantas dioicas**

Existen especies de plantas cuya variación intraespecífica conduce a presentar una susceptibilidad diferencial ante los herbívoros (Crawley, 1983). Numerosos estudios han demostrado que el daño por herbívoros puede diferir entre plantas femeninas y masculinas de especies dioicas (Ågren *et al.*, 1999). Esto está relacionado con el hecho de que la concentración de nutrientes (Alliende, 1989; Boecklen *et al.*, 1990; Hjältén, 1992) y de compuestos secundarios en los tejidos vegetales (Polhemus, 1988; Hjältén, 1992), el grosor de las hojas (Jing y Coley, 1990) y la digestibilidad en los consumidores (Hjältén, 1992), así como el crecimiento (Boecklen *et al.*, 1990) divergen entre plantas femeninas y masculinas, creando así diferencias en la apetecibilidad y en la selección del alimento por parte de los herbívoros (Ågren *et al.*, 1999).

También se han presentado casos en los que la preferencia alimentaria por un sexo u otro varía entre poblaciones (Lovett y Lovett, 1985; Ågren, 1987; Boecklen y Hoffman, 1993) y entre años (Ågren, 1987; Alliende, 1989).

Ågren *et al.* (1999) hicieron una revisión de los estudios en los que se ha comparado el daño por herbívoros en distintos tejidos (hojas, corteza, cambium y ramas) de 21 especies vegetales. En 17 especies (12 géneros y 11 familias) las plantas masculinas fueron preferidas por los herbívoros (insectos, mamíferos y caracoles). Recientemente Cepeda y Dirzo (2002) hicieron una revisión de literatura en la que encontraron que en el 60% de los trabajos ( $N = 35$ ) las plantas masculinas fueron preferidas por los herbívoros, en el 17.1% las plantas femeninas fueron preferidas y el 22.9% de los estudios no registraron diferencias de daño por herbívoros entre sexos en plantas dioicas (Tabla 1.1). Con estos resultados se puede decir que, en general, las plantas masculinas son preferidas y presentan un mayor daño por herbivoría en sus tejidos que las plantas femeninas (Tabla 1.1).

Por otra parte, Ågren *et al.* (1999) revisaron los estudios que han comparado en distintos tejidos vegetales la concentración de nitrógeno y de compuestos secundarios, el grosor de las hojas y la digestibilidad en los consumidores, entre plantas femeninas y masculinas y encontraron que de diez especies cuyos niveles de daño por herbivoría fueron mayores en plantas masculinas, cuatro de ellas presentaron una mayor concentración de nitrógeno, tres presentaron un menor grosor en las hojas, dos tuvieron una menor concentración de compuestos secundarios, una tuvo una mayor concentración de compuestos fenólicos y en dos se obtuvo una alta digestibilidad respecto a las plantas femeninas.

Hasta el momento no se puede concluir que exista un patrón en cuanto a las diferencias entre sexos en la concentración de nutrientes y de compuestos secundarios en los tejidos vegetales (Tabla 1.1) y que esto pueda relacionarse directamente con las preferencias de los herbívoros.

Tabla 1.1. Comparación de los estudios que han evaluado diferentes características relacionadas con la herbivoría en plantas femeninas y masculinas de especies dioicas. El sexo con valores significativamente más altos se indica con *M* (masculino) o *F* (femenino). *nd* significa sin diferencia entre sexos. La suma de los porcentajes no corresponde al 100% debido a que las especies estudiadas pueden presentar tres respuestas posibles: *nd*, *F* o *M*.

Variable medida	Porcentaje de estudios				Referencia
	F	M	nd	N	
Daño por herbívoros	17.1	60.0	22.9	35	Cepeda y Dirzo (2002)
Concentración de nitrógeno	8.3	33.3	83.3	12	Ågren <i>et al.</i> (1999)*
Concentración de metabolitos secundarios	61.5	7.7	53.8	13	Ågren <i>et al.</i> (1999)*

\* En follaje

Los parasitoides pueden constituir otro agente que podría influir sobre las preferencias de consumo de los insectos fitófagos en plantas dioicas, si es que éstos son mayormente atacados por parasitoides al alimentarse preferentemente de plantas de algún sexo en particular. Esto puede ocurrir dependiendo de la naturaleza de la percepción del parasitoide. Las señales que atraen a los parasitoides hacia sus hospederos son principalmente de naturaleza química, aunque también pueden ser atraídos por algún sonido que emite el hospedero, por la vibración que produce en el sustrato o por su movimiento y agregación (Godfray, 1994). Para que un parasitoide lleve a cabo la oviposición puede ser atraído por estímulos generados por la planta hospedera, por estímulos asociados indirectamente a la presencia del hospedero o por estímulos producidos directamente por el hospedero (Godfray, 1994). Los estímulos generados por la planta hospedera pueden ser compuestos aromáticos liberados normalmente por las plantas (Arthur, 1962; Read *et al.*, 1970) o liberados por la planta al ser dañada (Camors y Payne, 1972; Bragg 1974; Nealis, 1986). Los estímulos asociados indirectamente a la presencia del hospedero pueden ser los patrones de herbivoría en las hojas (Kato, 1985; Casas, 1989), el olor de la saliva

y de las heces excretadas por los insectos fitófagos (Turlings *et al.*, 1990a, 1990b). Por último, los estímulos producidos directamente por el hospedero pueden ser feromonas sexuales (Lewis y Jones, 1971), feromonas de agregación (Kennedy, 1979) o compuestos químicos de advertencia. Los parasitoides restringen la búsqueda de insectos hospederos a ciertas partes de la planta y microhábitats o a ciertas especies de plantas, y pueden atacar a hospederos taxonómicamente no relacionados entre sí siempre y cuando se encuentren dentro del mismo hábitat (Lawton, 1986). Esta conducta puede provocar que las orugas adopten mecanismos evolutivos de evasión de sus parasitoides (Weseloh, 1993).

### 1.3. Ecología alimentaria

El interés central del estudio de la ecología alimentaria en insectos es determinar las disyuntivas adaptativas (*trade-offs*) involucradas en el consumo y la utilización del alimento en el organismo (Slansky y Rodríguez, 1987), donde la utilización del alimento incluye la tasa de alimentación, qué tanto del alimento ingerido se digiere y qué parte se incorpora como tejido corporal (Waldbauer, 1968).

La calidad nutritiva de las plantas puede variar espacial y temporalmente entre especies, entre individuos, entre tejidos o incluso dentro de un mismo tejido (Slansky, 1993). Los factores que provocan tal variación y que influyen en la alimentación de las orugas son la edad del tejido, la hora del día, la temperatura, el contenido de agua en el tejido, las condiciones lumínicas, la fertilidad del suelo y el impacto de los enemigos naturales de las plantas (Harvey, 1974; Haukioja *et al.*, 1978 a, b; McKey, 1979; Tingey y Singh, 1980; Denno y McClure, 1983; Coley *et al.*, 1985; Rhoades, 1985; Slansky y Scriber, 1985; Mattson y Haack, 1987; Mattson y Scriber, 1987; Tabashnik y Slansky, 1987; Heinrichs, 1988; Fajer *et al.*, 1989; Karban y Myers, 1989; Haukioja, 1991). La calidad del alimento puede afectar la tasa de alimentación, así como las

eficiencias de utilización postingestiva del alimento y la adecuación y, a su vez, la tasa de alimentación puede afectar a estos tres factores (Slansky, 1993; Fig.1.1).

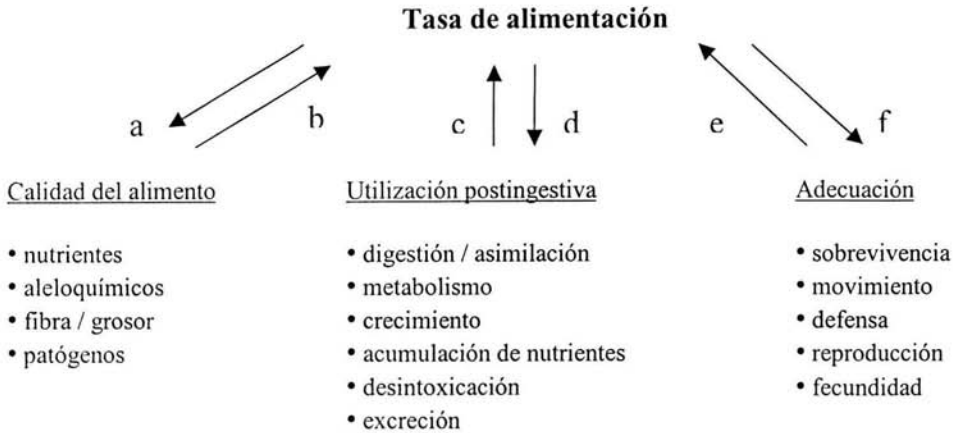


Figura 1.1. Interacciones entre la tasa de alimentación y la calidad del alimento, la utilización postingestiva y la adecuación. (a) La calidad del alimento puede afectar la tasa de alimentación, por ejemplo cuando existe un incremento compensatorio en la alimentación en respuesta a una dilución de los nutrientes. (b) La alimentación puede afectar la calidad del alimento, como cuando el daño producido por la alimentación induce un incremento en la concentración de fitoalexinas en el tejido. (c) La utilización postingestiva del alimento puede afectar la tasa de consumo. (d) La alimentación puede afectar la utilización postingestiva del alimento, como cuando ha sido insuficiente el alimento ingerido, resultando en un lento crecimiento. (e) Los componentes de la adecuación pueden afectar la tasa de alimentación, tal como ocurre cuando aumenta la tasa de consumo en hembras reproductivas. (f) La alimentación afecta la adecuación, por ejemplo al exponerse prolongadamente ante enemigos naturales en el periodo de alimentación (modificada de Slansky, 1993).

Algunas medidas que se utilizan para analizar la utilización cuantitativa del alimento por parte de los insectos son la ganancia en peso, la tasa relativa de crecimiento, la tasa relativa de consumo, la cantidad de alimento ingerido, la eficiencia de conversión del alimento ingerido, la eficiencia de conversión del alimento digerido y la digestibilidad aproximada (Waldbauer, 1968). La ganancia en peso ( $G$ ) permite conocer qué tanto crece el insecto en términos de su biomasa durante el periodo de alimentación. La tasa relativa de crecimiento ( $TrCr$ ), por su parte, indica

qué tan rápidamente crece el organismo por día por unidad de biomasa promedio durante el periodo de alimentación. La tasa relativa de consumo (*TrCo*) se refiere a cuánto alimento es consumido por día por unidad de biomasa promedio del organismo. La eficiencia de conversión del alimento ingerido (*ECl*), a su vez, refleja qué tanto del alimento ingerido se invierte para el crecimiento. La eficiencia de conversión del alimento digerido (*ECD*) permite saber qué tanto del alimento asimilado se invierte en crecimiento. Finalmente, la digestibilidad aproximada (*DA*) mide qué porción del alimento ingerido es asimilada.

Los índices de alimentación y de crecimiento deben ser determinados en términos del peso fresco y del peso seco (Slansky, 1993). Al obtener valores nutricionales en peso fresco se refleja la importancia del agua en la ecología alimentaria de las orugas, lo cual no se descubriría si únicamente se obtuvieran valores nutricionales en peso seco, aunque éstos reflejan la composición de los principales nutrientes (proteínas, carbohidratos y lípidos) en el alimento. En particular, esto adquiere relevancia si se quieren comparar índices de alimentación entre orugas que se alimentan de fuentes con distinta concentración de agua y nutrientes.

#### **1.4. Desempeño de insectos fitófagos en plantas dioicas**

La elección del sitio de oviposición puede determinar de qué se alimentará la progenie, especialmente en orugas, las cuales regularmente no seleccionan la planta de la que se alimentarán (Singer, 1984). Por su parte, el desempeño influye sobre la adecuación del individuo en una planta particular. Ambas características son importantes al examinar los patrones de distribución del insecto y los modelos de evolución del uso del hospedero (Pilson, 1992). Son pocos los estudios que han evaluado la relación entre las preferencias alimentarias y el

desempeño de los insectos fitófagos en función de las condiciones ambientales y de las presiones de selección sobre estos organismos (Callejas, 1996).

El desempeño es el vínculo crucial entre un fenotipo y su éxito ecológico (Bock y Wahlert, 1965; Huey y Stevenson 1979; Arnold, 1983; Kingsolver, 1988; Emerson y Arnold, 1989; Reilly y Wainwright, 1994) y representa la medida de la capacidad de un organismo de realizar cierta actividad (Emerson y Arnold, 1989). Los trabajos que evalúan el desempeño de insectos fitófagos comúnmente miden la tasa relativa de crecimiento (Fox, 1993), el tiempo de desarrollo (Fox, 1993; Glendinning, 2002; Panzuto *et al.*, 2002), el peso de la pupa o del adulto (Rossiter *et al.*, 1988; Rice, 1995), la sobrevivencia de las etapas inmaduras (Krischik y Denno, 1990; Fox, 1993; Briese, 1996), la sobrevivencia de los adultos (Hanks *et al.*, 1993) y la fecundidad (Rossiter *et al.*, 1988; Krischik y Denno, 1990). Sin embargo, otros estudios han medido también la habilidad de dispersión (Capinera y Barbosa, 1976, 1977) y la ganancia en peso (Wagner y Leonard, 1979). La ecología alimentaria también puede considerarse como una medida del desempeño, dado que mide la tasa de consumo y las eficiencias alimentarias que reflejan la eficacia con que el organismo aprovecha su alimento para llevar a cabo sus funciones vitales.

Un factor determinante del desempeño es, evidentemente, la alimentación (Slansky, 1982; Hare, 1983). El valor que tiene el tejido vegetal para los herbívoros está en función, principalmente, de su contenido de nutrientes y su concentración de compuestos secundarios (Rosenthal y Janzen, 1979). Es por eso que la calidad nutritiva del tejido vegetal puede determinar el desempeño de los insectos fitófagos (Rossiter *et al.*, 1988). Si se comparan dos plantas con distinta calidad nutritiva, la planta con la mejor calidad podrá permitir un mejor desempeño en los insectos fitófagos que se alimentan de ella (Singer, 1984; Bernays, 1994; Ågren *et al.*, 1999) y, como se ha mencionado anteriormente, la calidad nutritiva puede variar entre sexos en plantas dioicas (Ågren *et al.*, 1999).



Muy pocos estudios han evaluado el efecto del sexo de las plantas sobre el desempeño de los herbívoros (Ågren *et al.*, 1999). Krischik y Denno (1990) encontraron que las hembras de la especie monófaga *Trihabda bacharidis* (Coleoptera: Chrysomelidae) al alimentarse con hojas de plantas masculinas de *Baccharis halimifolia* presentaron una mayor fecundidad diaria que las hembras alimentadas con hojas femeninas de la misma especie. Sin embargo, no encontraron diferencias significativas en la sobrevivencia de los adultos ni en la fecundidad promedio de las hembras. Strauss (1990), por su parte, encontró que la sobrevivencia de la especie monófaga *Blepharida rhois* (Coleoptera: Chrysomelidae) y su peso larval no fueron significativamente distintos entre plantas femeninas y masculinas de la especie clonal *Rhus glabra*. Dado el pequeño número de estudios resulta interesante saber cómo es que las diferencias intersexuales en las plantas pueden afectar el desempeño de los herbívoros asociados.

### 1.5. Interacción *Buddleia cordata*–*Acronyctodes mexicanaria*

*Buddleia cordata* es una especie arbórea muy abundante en el Pedregal de San Ángel y probablemente sostiene una riqueza muy elevada de especies de herbívoros, ya que por ser perenne algunas especies de insectos la aprovechan como alimento incluso en la temporada de secas. En esta localidad representa el tercer lugar en importancia por su aporte a la producción primaria neta aérea (PPNA), el cual es del 10% (Cano-Santana, 1994). Esto sugiere que las redes tróficas dependientes de los tepozanes pueden ser muy importantes en el funcionamiento ecosistémico de la reserva del Pedregal de San Ángel (Cano-Santana, 1994).

Uno de los componentes de la comunidad de artrópodos epífitos de *Buddleia cordata* es *Acronyctodes mexicanaria* (Vázquez, 1936). La oruga de esta especie es monófaga, en el Valle de México se alimenta únicamente de *B. cordata* (González-Cortés y Cano-Santana, 1998a, b). Vázquez (1936) también la registra como herbívoro de *B. americana*, sin embargo, en el

Pedregal de San Ángel (México, D.F.) esta especie no se encuentra (Vargas, 2001; S. Castillo, com. pers.)

En Ciudad Universitaria las orugas de *Acronyctodes mexicanaria* pueden ser observadas desde finales de junio -al inicio de la temporada de lluvias- cuando el tepozán se encuentra en época de floración en el Pedregal de San Ángel (Elizalde, 1995). En septiembre se registra una mayor densidad de orugas, que disminuye en noviembre (González-Cortés y Cano-Santana, 1998a, b). Para enero, González-Cortés y Cano-Santana (1998a, b) no registraron orugas de *A. mexicanaria* en los tepozanes, que es cuando éstos se encuentran en época de fructificación (Meave *et al.*, 1994). Sin embargo, es posible encontrar orugas hasta febrero (obs. pers.).

*Buddleia cordata* presenta hojas maduras durante todo el año, aunque las pierde a la par que produce hojas jóvenes (Meave *et al.*, 1994). Sin embargo, la cantidad de follaje puede verse reducida notablemente al final de la temporada de secas (Elizalde, 1995). En la temporada de lluvias produce hojas notablemente más grandes que en temporada de secas (Pozos, 1991), lo cual coincide con la presencia del estado larval de *Acronyctodes mexicanaria* (obs. pers.).

González-Cortés y Cano-Santana (1998a, b), al comparar la composición, la estructura, la densidad, la biomasa y la tasa de herbivoría de la comunidad de insectos epífitos en individuos femeninos y masculinos de *Buddleia cordata*, encontraron diferencias claras en la composición de la comunidad de insectos entre árboles femeninos y masculinos durante todo el año y una diferencia significativa únicamente en febrero entre la tasa de herbivoría de tepozanes femeninos y masculinos, siendo mayor en los tepozanes femeninos. También determinó el contenido de agua en las hojas de tepozán de ambos sexos, y encontró que en julio de 1997 el contenido de agua foliar fue significativamente mayor en árboles femeninos que en masculinos. Sus datos también indican que las orugas de cuarto estadio de *Acronyctodes mexicanaria* prefieren alimentarse de hojas de tepozanes femeninos. A partir de estos resultados podemos preguntarnos

qué papel juega el sexo de la planta sobre la alimentación y el desempeño del herbívoro en la interacción *B. cordata*–*A. mexicanaria*, lo cual constituye la pregunta central en este trabajo.

## 2. JUSTIFICACIÓN, OBJETIVOS E HIPÓTESIS

### 2.1. Justificación

Hasta el momento se ha estudiado poco el dimorfismo sexual entre árboles femeninos y masculinos de *Buddleia cordata*. Sin embargo, se sospecha que pueden existir ciertas diferencias entre ambos sexos con relación a su contenido de nutrientes y metabolitos secundarios, dados los resultados obtenidos por González-Cortés y Cano-Santana (1998a, b) en las preferencias alimentarias de *A. mexicanaria*, en la composición de las comunidades de artrópodos epífitos y en las tasas de herbivoría en tepozanes femeninos y masculinos. La diferencia entre sexos relacionada con la herbivoría puede ser de distinta naturaleza, como se ha mencionado, y resulta ser un tema de estudio por sí mismo. En este trabajo se eligió estudiar los efectos que pudiera tener el sexo del tepozán sobre las preferencias alimentarias, la tasa de consumo y las eficiencias alimentarias, el crecimiento, la densidad y el parasitoidismo en orugas de *A. mexicanaria* (Fig. 2.1).

Vázquez (1936) describió a *Acronyctodes mexicanaria* en el Valle de México, sin embargo, se conoce muy poco respecto a su biología. Este trabajo buscó conocer aspectos particulares acerca de la biología de esta especie, tales como: las características particulares de cada estadio larval, la conducta alimentaria, la movilidad y la conducta de defensa, que sirvieran para la planeación de los métodos y para una mejor comprensión de los resultados. Con este fin, también quisieron identificar los enemigos naturales de *A. mexicanaria* y registrar las características reproductivas relacionadas con sus hospederos.

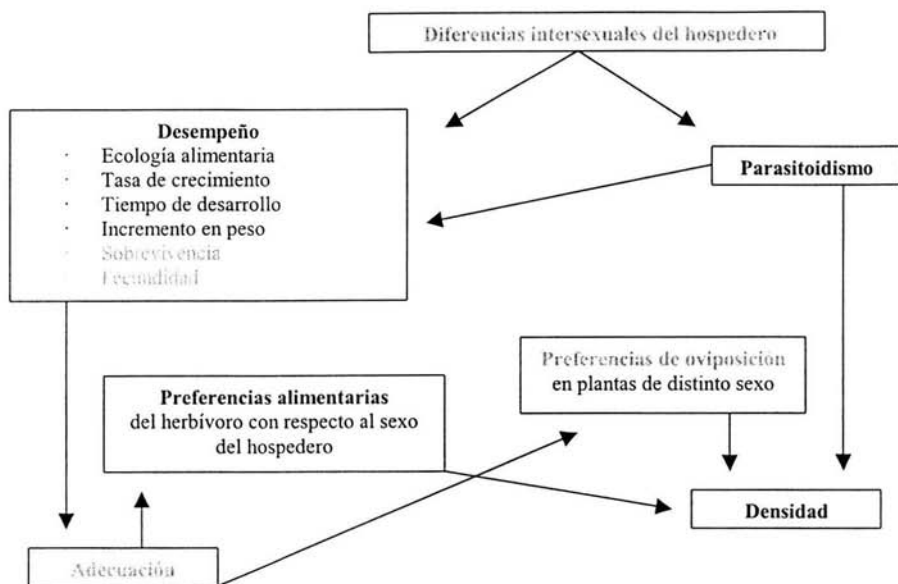


Figura 2.1. Posible relación del sexo de las plantas sobre el desempeño, parasitoidismo, preferencias alimentarias, preferencias de oviposición y densidad de insectos fitófagos. Las diferencias intersexuales de las plantas pueden tener efectos sobre el desempeño de los insectos fitófagos y, a su vez, pueden influir en la detección del hospedero por parte de los parasitoides, al ser detectadas como señales visuales o químicas. El desempeño diferencial entre insectos fitófagos alimentados con plantas de distinto sexo puede tener un efecto evolutivo sobre su adecuación, y esto puede inducir preferencias alimentarias y/o de oviposición. Esto se reflejaría en una densidad desigual de insectos fitófagos entre plantas de distinto sexo, lo cual podría constituir una señal percibida por los parasitoides para detectar a sus hospederos. Letras negras corresponden a los aspectos estudiados en este trabajo, letras grises denotan los aspectos que no son cubiertos por este estudio.

Para corroborar los resultados de González-Cortés y Cano Santana (1998a, b) se planteó como objetivo conocer las preferencias alimentarias de *A. mexicanaria* en función del sexo de los árboles y de la edad de las hojas de *B. cordata*. Esto último, con la finalidad de que se les ofreciera a las orugas, utilizadas a lo largo del trabajo, únicamente hojas de la edad preferida, para evitar así un efecto de la edad de las mismas sobre el desempeño y la ecología alimentaria de las orugas.

Cuando las orugas se alimentan con follaje de árboles femeninos o masculinos resulta interesante saber cuánto consumen y qué tan eficientemente incorporan el alimento en sus tejidos. De esta forma, es posible descubrir mecanismos de las orugas en el uso fisiológico de su alimento.

El entendimiento del desempeño es decisivo para la comprensión del efecto que pueda tener un factor ambiental, en este caso el sexo del hospedero, sobre el éxito ecológico de los insectos fitófagos, ya que éste constituye el vínculo entre la alimentación y la adecuación de los organismos. Es posible que existan diferencias en el desempeño de las orugas dependiendo del sexo del hospedero, si es que éste presenta diferencias intersexuales en el follaje, ante las cuales sean susceptibles las orugas.

Una vez que las orugas se transforman en adultos, las hembras grávidas podrían percibir ciertas diferencias intersexuales que posiblemente existan en las plantas hospederas. Es posible que esto ocurra partiendo de que se conocen ciertas diferencias entre tepozanes femeninos y masculinos, que pueden estar correlacionadas con las preferencias de oviposición de *A. mexicanaria*. Hago referencia a que González-Cortés y Cano Santana (1998a, b) encontraron distintas comunidades de artrópodos epífitos entre tepozanes femeninos y masculinos, y, al menos en febrero, la tasa de herbivoría fue mayor en árboles femeninos que en árboles masculinos. Esto podría generar diferencias entre las plantas femeninas y masculinas, que probablemente sean detectadas por las hembras grávidas de *A. mexicanaria* y que las induzcan a ovipositar preferentemente en plantas de uno u otro sexo. Es posible que esto se refleje en la densidad de orugas entre plantas femeninas y masculinas. Esta variable es muy importante, ya que refleja qué tan importante es el sexo del hospedero sobre *A. mexicanaria* en su hábitat natural. Por último, quizá los parasitoides de las orugas de *A. mexicanaria* sean atraídos distintamente hacia árboles femeninos o masculinos al diferir la densidad de orugas entre árboles de distinto sexo.

## 2.2. Objetivos

El objetivo general de este estudio fue conocer si el sexo de *Buddleia cordata* tiene algún efecto sobre el desempeño y la ecología alimentaria de orugas de *Acronyctodes mexicanaria*. Los objetivos particulares fueron los siguientes.

- A) Conocer aspectos particulares de la biología de *A. mexicanaria*, tales como la duración y las características morfométricas de cada estadio larval, la conducta alimentaria, la movilidad, la conducta de defensa y los enemigos naturales.
- B) Conocer las preferencias alimentarias de las orugas de *A. mexicanaria* en función de la edad de las hojas y del sexo de los árboles de donde se alimentan.
- C) Determinar la tasa de consumo, la digestibilidad y las eficiencias alimentarias de orugas de *A. mexicanaria* al alimentarse con follaje de árboles femeninos y masculinos de *B. cordata*.
- D) Determinar la tasa relativa de crecimiento, el incremento en peso y el tiempo de desarrollo de las orugas de *A. mexicanaria* alimentadas con follaje de árboles de distinto sexo de *B. cordata*.
- E) Determinar la densidad de orugas de *A. mexicanaria* en árboles femeninos y masculinos de *B. cordata*.
- F) Conocer la frecuencia de parasitoidismo de orugas de *A. mexicanaria* colectadas de árboles femeninos y masculinos de *B. cordata*.

### 2.3. Hipótesis

Las hipótesis que se pusieron a prueba en este trabajo son las siguientes.

- A) Se esperaba que las hojas de árboles femeninos fueran preferentemente consumidas por las orugas de *A. mexicanaria* que las hojas de árboles masculinos de *B. cordata*, de acuerdo con los resultados de González-Cortés y Cano-Santana (1998a, b).
- B) Se esperaba que las orugas de *A. mexicanaria* prefirieran consumir hojas jóvenes que hojas maduras de árboles *B. cordata*, ya que comúnmente las hojas jóvenes contienen una mayor concentración de agua y de compuestos nitrogenados importantes para el crecimiento de las orugas (Scriber, 1984; Slansky y Scriber, 1985).
- C) Si las orugas de *A. mexicanaria* se alimentaran con hojas de árboles femeninos de *B. cordata*, probablemente éstas presentarían una mayor tasa de crecimiento y un menor tiempo de desarrollo que las orugas que se alimentaran con follaje de árboles masculinos.
- D) Si las orugas de *A. mexicanaria* se alimentaran con hojas de árboles femeninos de *B. cordata* era posible que la tasa relativa de consumo, la digestibilidad o las eficiencias alimentarias fueran mayores al alimentarse con estas hojas que las que presentarían orugas alimentadas con hojas de árboles masculinos.
- E) Si los adultos hembra de *A. mexicanaria* prefieren ovipositar en árboles femeninos de *B. cordata*, entonces existiría una mayor densidad de orugas en éstos que en árboles masculinos.
- F) Si existe una mayor densidad de orugas en árboles de tepozán femeninos posiblemente los parasitoides de *A. mexicanaria* serían atraídos preferentemente por tepozanes de este sexo, debido a una respuesta densodependiente (van Lenteren y Bakker, 1978; van Alphen y Galis, 1983). Por lo tanto, sería posible que las orugas alimentadas con follaje

de árboles femeninos presentaran una mayor frecuencia de parasitoidismo que las orugas alimentadas con follaje de árboles masculinos.

### 3. SITIO Y SISTEMA DE ESTUDIO

#### 3.1. Sitio de estudio

Este estudio se llevó a cabo en las áreas verdes conservadas y perturbadas de Ciudad Universitaria, donde se encontraban árboles de *Buddleia cordata* de talla mediana (1.5-6 m). El área de vegetación conservada corresponde a zonas de vegetación natural del Pedregal de San Ángel. Las áreas perturbadas consisten en manchones de vegetación aislada y a vegetación que se encuentra en camellones.

Ciudad Universitaria (C.U.) se localiza al sur del Valle de México (19°19' N, 99°11' O) a una altitud aproximada de 2,250 m (Rojo, 1994). De acuerdo a la clasificación de Köeppen el clima de C.U. es de tipo Cwbg que corresponde a un clima templado subhúmedo con lluvias en verano, con una temperatura media de 15.5°C y una precipitación total anual de 870 mm (Valiente-Banuet y De Luna, 1990). Su estacionalidad es muy marcada siendo la época de lluvias de junio a octubre y una de secas de noviembre a mayo (Sánchez, 1990). El Pedregal de San Ángel se originó a partir de la erupción del volcán Xitle ocurrida hace 2000 años (Carrillo, 1995), alcanzando una extensión de 80 km<sup>2</sup> desde las faldas del Ajusco hasta lo que hoy corresponde a la avenida Miguel Ángel de Quevedo (Rojo, 1994). Actualmente esta área se encuentra drásticamente reducida debido al crecimiento de la Ciudad de México. La topografía es accidentada con sitios planos y sitios abruptos, en éstos últimos existe un estrato arbóreo más desarrollado (Cano-Santana, 1994). El sustrato basáltico es rocoso, con poco desarrollo de suelo y poca capacidad de retención de agua (Rzedowski, 1954). El suelo se acumula en grietas y



depresiones (Cano-Santana y Meave, 1996) y contiene una gran cantidad de materia orgánica, potasio y calcio, aunque es pobre en nitrógeno y fósforo (Rzedowski, 1954).

El Pedregal de San Ángel se encuentra ubicado cerca del límite entre las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical (Rojo, 1994) y presenta heterogeneidad en el sustrato, lo cual hace que este sitio posea una gran riqueza florística (Rzedowski y Rzedowski, 2001) y de microclimas (Álvarez *et al.*, 1982). El tipo de vegetación corresponde a un matorral xerófilo (Rzedowski, 1978) en el que predominan *Senecio praecox*, *Verbesina virgata*, *Muhlenbergia robusta*, *Wigandia urens*, *Montanoa tomentosa*, *Dahlia coccinea* y *Buddleia cordata*. El estrato herbáceo es el que se encuentra mejor desarrollado (Rzedowski y Rzedowski, 2001).

### 3.2. *Buddleia cordata*

*Buddleia cordata* Kunth es una planta dioica de la familia Loganiaceae conocida comúnmente como “tepozán”. Las flores son amarillentas con naranja en la garganta de la corola, perfectas (con pistilos y estambres) con estambres subsésiles (Vargas, 2001). Las flores de los árboles femeninos contienen estambres no viables mientras que las de los árboles masculinos contienen óvulos ennegrecidos (E. Cuevas, com. pers.).

Vargas (2001) describe la morfología de *Buddleia cordata*, según se expone a continuación. Crece como un árbol o arbusto grande de uno hasta más de 20 m de alto. Sus hojas son de color blanco brillante en el envés, donde presentan una venación y pubescencia prominentes, su forma puede ser lanceolada, oblonga, ovada o elíptica de 5.5 a 25 cm de largo  $\times$  1.5 a 10.5 cm de ancho. Su ápice puede ser agudo o acuminado, su margen es entero, serrado, serrulado o dentado. La base de la hoja es obtusa cuneada, cordada, truncada, atenuada u oblicua. Produce inflorescencias en forma de panículas. Sus frutos son ovoide-elipsoides de 2.5-6 mm de largo  $\times$  0.2-0.4 mm de ancho, dehiscentes con numerosas semillas aladas. La distribución de *B. cordata* en México va desde Tamaulipas en el Este y desde Michoacán por el Oeste, llegando al sur hasta Nicaragua

(Mendoza, 2002). En el Valle de México se encuentra desde 2200 hasta 3000 msnm como vegetación secundaria en bosque de pino, pino-encino, zacatonales y matorrales xerófilos.

Respecto a la composición química del follaje de *B. cordata* Martínez-Vázquez *et al.* (1996) encontraron linarina y pectolarina, un flavonoide glucósido, muy abundante en esta especie (Martínez-Vázquez, com. pers.). Por otra parte, Martínez (1979) menciona que las hojas y la raíz de *B. cordata* contienen un alcaloide. Los glucósidos y los alcaloides son metabolitos secundarios que hacen a las plantas inapetecibles para los insectos fitófagos (Billie y Donald, 1978).

### 3.3. *Acronyctodes mexicanaria*

La descripción biológica de *Acronyctodes mexicanaria* Walker (= *Synopsis mexicanaria* Walker = *Biston mexicanaria* Walker) ha sido elaborada por Vázquez (1936), según se expone a continuación. En el centro de México las orugas de esta especie se encuentran con mayor frecuencia que las orugas de otras especies del mismo género en el tepozán y en grandes cantidades puede ocasionar la destrucción de los árboles. Esta oruga es monófaga, se alimenta de *Buddleia cordata* Kunth. En el Valle de México los adultos emergen desde marzo o abril hasta octubre o noviembre. Hay al menos dos generaciones al año y el invierno lo pasan en estado de crisálida. Vázquez (1936) registra seis estadios de desarrollo larval, sin embargo, en la población de *A. mexicanaria* del Pedregal de San Ángel se registraron sólo cinco estadios larvales (ver Tabla 5.1). Su área de distribución en la República Mexicana se extiende por las regiones montañosas del Oeste y centro del país, por el Norte llega hasta Durango, por el Sur alcanza su límite en Oaxaca y por el Este llega hasta las montañas de Jalapa, Veracruz.

## 4. MÉTODOS

### 4.1. Biología de *A. mexicanaria* en Ciudad Universitaria

Para conocer su desarrollo se aislaron siete orugas de la misma progenie nacidas en el laboratorio, entre el 4 de diciembre de 2002 y el 13 de febrero de 2003. Se mantuvieron por separado en recipientes de 10 cm de diámetro × 7 cm de profundidad y se alimentaron con hojas jóvenes y maduras de árboles femeninos y masculinos. Se registró el número de estadios larvales, la duración de cada estadio larval y sus medidas de crecimiento (longitud corporal, ancho de la cabeza y peso fresco) cada 3-4 d. Mediante visitas frecuentes a árboles de Ciudad Universitaria y bajo la observación de los cultivos realizados en el laboratorio se registraron aspectos referentes a la conducta alimentaria, la movilidad y la conducta de defensa de *A. mexicanaria*.

### 4.2. Preferencias alimentarias

4.2.1 *Colecta de ejemplares.* Para evaluar si existen preferencias alimentarias de las orugas de *A. mexicanaria* con relación a la edad de las hojas y al sexo de *B. cordata*, el 13 de agosto de 2002 se colectaron siete orugas de tercer y cuarto estadio (que fueron las de mayor abundancia en el campo), de árboles de tepozán de los dos sexos en las áreas verdes de Ciudad Universitaria. Se hizo un segundo experimento con orugas de cuarto y quinto estadio. El 12 de octubre de 2002 se colectaron seis ejemplares provenientes de distintos árboles femeninos y otros seis provenientes de distintos árboles masculinos.

4.2.2. *Experimento 1.* Las orugas colectadas se colocaron en recipientes individuales, manteniéndose en ayuno durante 24 h con un algodón humedecido para evitar la deshidratación. El mismo día en que comenzó el experimento se colectaron 12 hojas de seis árboles femeninos y de seis masculinos distintos, de las cuales seis eran hojas jóvenes (el segundo o tercer par de

hojas a partir de la yema foliar apical de la rama del árbol) y seis eran hojas maduras (último o penúltimo par de hojas a partir de la yema foliar apical de la rama del árbol). El 14 de agosto de 2002 se montó el experimento en 12 recipientes de 21.5 cm de diámetro × 10 cm de profundidad con una tela de red en la tapa para permitir la circulación del aire. En dichos recipientes se colocaron al azar cuatro círculos de hojas sin nervadura central (Miller y Miller, 1990) de 2 cm de diámetro separados entre sí 9 cm y con una distancia al centro del recipiente de 6 cm. Dos círculos de hoja provenían de árboles femeninos distintos, uno de los cuales era de una hoja joven y el otro de una hoja madura. Los dos círculos restantes provenían de árboles masculinos, uno de una hoja joven y el otro de una hoja madura. De esta forma, las categorías asignadas a cada círculo de hoja fueron: *Fy* (de árbol femenino, hoja joven), *Fo* (de árbol femenino, hoja madura), *My* (de árbol masculino, hoja joven) y *Mo* (de árbol masculino, hoja madura). Cada círculo de hoja se insertó en un alfiler sobre un pedazo de corcho pegado al fondo del recipiente, debajo del cual se colocó una etiqueta de papel en la cual se escribió la categoría de la hoja. Por último se colocó un pedazo de algodón humedecido en el centro de cada recipiente y sobre éste se colocó la oruga (Fig. 4.1). A continuación se registró el área foliar remanente a las 6, 12 y 24 h, dibujando el área foliar remanente.

*4.2.3 Experimento 2.* Se llevó a cabo entre el 14 y 15 de octubre de 2002 de la misma manera en que se realizó el experimento anterior, excepto que en éste las orugas se mantuvieron en ayuno durante 48 h, se colocaron en recipientes transparentes de 10 cm de diámetro × 7 cm de profundidad y se tomaron los datos del área foliar remanente a las 3, 7, 20 y 24 h.

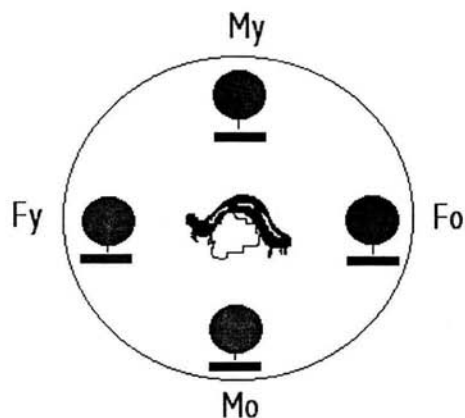


Figura 4.1. Diseño del ensayo de preferencias alimentarias en función del sexo (*F*, femenino; *M*, masculino) y de la edad de las hojas (*y*, hoja joven; *o*, hoja madura) de *B. cordata*.

4.2.4. *Análisis de datos.* Se calculó el porcentaje del área foliar consumida acumulada para cada tiempo a partir del área remanente y del área total reconstruida usando un acetato con puntos separados 1 mm entre sí (ver Cano-Santana, 1987 y Cano-Santana y Oyama, 1992). Estos datos se transformaron a porcentaje de área foliar consumida (%AFC) mediante la siguiente fórmula:  $\% AFC = (\text{área foliar total} - \text{área remanente}) (100) / \text{área foliar total}$ . Los datos se analizaron estadísticamente con un ANDeVA de medidas repetidas haciendo una transformación de los datos con arcoseno  $\sqrt{x}$  (Zar, 1984) y utilizando el programa StatSoft (1998) versión 6.0.

### 4.3. Ecología alimentaria

El 28 y 29 de octubre de 2002 se colectaron 12 orugas de quinto estadio, por ser las de mayor abundancia en el campo en esas fechas. Se dejaron en ayuno por 24 h para evitar la acumulación de alimento remanente en los intestinos (Chauvin, 1946). Seis orugas fueron alimentadas cada 2 d durante 6 d con 1 g de hoja madura de árboles femeninos (*F*) y las orugas restantes fueron

alimentadas de la misma forma con hojas de árboles masculinos (*M*). Como “hojas control” se utilizaron tres hojas de plantas de cada sexo, éstas fueron colocadas sin orugas bajo las mismas condiciones que las otras (Evans, 1939). Se registró el peso fresco (*pf*) de las orugas, heces y restos de hojas pesándolos en una balanza analítica. Por otra parte, se registró el peso seco (*ps*) de las heces y de los restos de las hojas secando ambos en un horno a 40°C hasta obtener un peso seco constante y pesándolos en una balanza analítica.

4.3.1. *Curva patrón*. Para estimar el peso seco de las orugas, 46 orugas de distintos estadios colectadas de árboles de ambos sexos se secaron en un horno a 40°C hasta obtener un peso seco constante. Se obtuvo una curva patrón de regresión de peso fresco vs peso seco. Con la ecuación obtenida se estimó el peso seco de las 12 orugas en las que se midió el consumo del alimento.

4.3.2. *Índices de alimentación*. Se determinaron tanto en peso fresco como en peso seco los siguientes parámetros de alimentación y crecimiento para las orugas alimentadas con hojas de árboles femeninos y masculinos: ganancia en peso (*G*), masa larvaria media (*Bprom*), tasa relativa de crecimiento (*TrCr*), tasa relativa de consumo (*TrCo*), cantidad de alimento ingerido (*C*), eficiencia de conversión del alimento ingerido (*ECl*), eficiencia de conversión del alimento digerido (*ECD*) y digestibilidad aproximada (*DA*), aplicando las siguientes ecuaciones.

(a) Ganancia en peso (*G*; mg):  $G = \text{peso final} - \text{peso inicial}$ , durante el periodo de alimentación.

(b) Masa larvaria media (*Bprom*; mg):  $B_{prom} = \sum_{t=1}^T p_t / T$ , donde  $p_t$  = peso de la oruga en el tiempo  $t$  y  $T$  = número de veces que se pesó la oruga.

(c) Tasa relativa de crecimiento (*TrCr*; mg g<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>):  $TrCr = G / [(B_{prom})(t) \times 1000]$ ,

donde  $t$  = número de días transcurridos.

- (d) Tasa relativa de consumo ( $TrCo$ ;  $\text{mg g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ):  $TrCo = \sum_{t=1}^T \text{alimento ingerido} / [(Bprom)(t) \times 1000]$ .
- (e) Alimento ingerido en peso fresco ( $Cpf$ ;  $\text{mg}$ ):  $Cpf = pfi - pfr$ , donde  $pfi$  es el peso fresco inicial de las hojas y  $pfr$  es el peso fresco remanente de las hojas una vez consumidas parcialmente por las orugas, éste se obtuvo con la fórmula:  $pfr = (pfi \times psr_c) / psr_c$ , donde  $psr_c$  es el peso seco remanente de las hojas con que se alimentaron a las orugas y  $psr_c$  es el peso seco remanente de las “hojas control” al terminar el periodo de alimentación.
- (f) Alimento ingerido en peso seco ( $Cps$ ;  $\text{mg}$ ):  $Cps = ps$  promedio inicial de las hojas control –  $ps$  de hojas remanentes después de un periodo de alimentación.
- (g) Eficiencia de conversión del alimento ingerido ( $ECI$ ; %):  $ECI = (Gps / Cps) \times 100$ .
- (h) Eficiencia de conversión del alimento digerido ( $ECD$ ; %):  $ECD = [Gps / (Cps - ps \text{ de heces})] \times 100$ .
- (i) Digestibilidad aproximada ( $DA$ ; %):  $DA = \frac{Cps - ps \text{ de heces}}{Cps} \times 100$ .

Se compararon estas variables para las orugas alimentadas con follaje de árboles femeninos y masculinos con ANdeVAs de una vía, con el programa StatSoft (1998) versión 6.0. Los valores de  $ECI$ ,  $ECD$  y  $DA$  se transformaron con  $\arcseno \sqrt{x}$  por tratarse de porcentajes (Zar, 1984).

Adicionalmente, se calculó el contenido absoluto de agua ( $CAA$ ) de las hojas control utilizadas para saber si las hojas de árboles femeninos diferían en su contenido de agua de las de árboles masculinos, usando la fórmula:  $CAA = (pf - ps) / pf \times 100$  (Hellmuth, 1970).

#### 4.4. Incremento en peso

4.4.1. *Experimento.* Para saber si las orugas de *A. mexicanaria* presentan un crecimiento diferencial cuando se alimentan con hojas de árboles de distinto sexo el 20 y el 24 de agosto de 2002 se colectaron orugas de tercer y cuarto estadio (por ser las de mayor abundancia en el campo en esas fechas), 20 orugas de ocho árboles femeninos y 21 orugas de 14 árboles masculinos. Del total de orugas de cada grupo, la mitad fue alimentada con hojas de árboles femeninos (se eligieron hojas jóvenes ubicadas en el segundo y tercer par de hojas a partir de la yema foliar de la rama) y la otra mitad fue alimentada con hojas jóvenes de árboles masculinos, hasta alcanzar el estado de pupa. De esta forma, se aplicaron cuatro tratamientos: *Ff* (orugas procedentes de árboles femeninos alimentadas con hojas del mismo sexo), *Fm* (orugas procedentes de árboles femeninos alimentadas con hojas de árboles masculinos), *Mm* (orugas procedentes de árboles masculinos alimentadas con hojas del mismo sexo) , y *Mf* (orugas procedentes de árboles masculinos alimentadas con hojas de árboles femeninos). Para categorizar los tratamientos se tomó en cuenta el sexo del árbol de donde fue colectada la oruga, ya que en lepidópteros la experiencia previa alimentaria puede modificar la selección del alimento (Jolivet, 1998). Durante este periodo las orugas se mantuvieron en recipientes independientes de plástico transparente de 10 cm de diámetro × 7 cm de profundidad, con una tela de red en la tapa. Se les proporcionó una hoja nueva (colectada por lo regular un día antes) y un trozo de algodón humedecido cada 2-3 d. Se les mantuvo en un cuarto cerrado donde la luz del sol no se filtra directamente, con una temperatura mínima de 21°C y máxima de 25°C y con una humedad relativa mínima de 64% y máxima de 78% durante el día.



Se registró la fecha de cada muda de las larvas y se registró el crecimiento individual de las orugas de cada tratamiento pesándolas en fresco cada 7 d en una balanza analítica (Ohaus B300 D) hasta que alcanzaran el estado de pupa.

4.4.2. *Análisis de resultados.* Se aplicó un ANdeVA de medidas repetidas para conocer el efecto de la procedencia de orugas de *A. mexicana* (árboles de distinto sexo de *B. cordata*) y el tipo de alimentación con que fueron tratadas (follaje de árboles de distinto sexo) sobre su crecimiento en peso fresco. Se utilizó el programa StatSoft (1998) versión 6.0 para llevar a cabo el análisis estadístico.

#### 4.5. Tiempo de desarrollo

El 28 y 29 de octubre de 2002 se colectaron 16 orugas de 15 árboles femeninos y 12 orugas de siete árboles masculinos de *B. cordata* de cuarto y quinto estadio larval, por su mayor abundancia en el campo en esas fechas.

Se repartieron las orugas en las mismas cuatro categorías utilizadas para medir su crecimiento de la siguiente forma:  $N_{Ff} = 7$ ,  $N_{Fm} = 9$ ,  $N_{Mf} = 6$  y  $N_{Mm} = 6$ . Se contó el número de días transcurridos entre mudas consecutivas del cuarto y quinto estadio larval.

Se llevó a cabo un ANdeVA para conocer el efecto del sexo del árbol de procedencia de las orugas de *A. mexicana* y del tipo de alimentación con que fueron tratadas (follaje de árboles de distinto sexo) sobre el tiempo de desarrollo de orugas de cuarto y quinto estadio larval. Se utilizó el programa StatSoft (1998) versión 6.0 para llevar a cabo el análisis estadístico.

#### 4.6. Densidad de orugas en el tepozán

Para determinar la densidad de orugas de *A. mexicanaria* en árboles femeninos y masculinos de *B. cordata*, en cuatro ocasiones y cada tres semanas a partir del 27 de agosto de 2002 se hizo un conteo de orugas en 20 parejas de árboles femeninos y masculinos de 2 a 5.5 m de altura, cercanos entre sí (de 2 a 8 m de distancia), localizados en distintas áreas verdes dentro de Ciudad Universitaria (Fig. 4.2). Se tomaron las siguientes medidas de cada árbol: altura total ( $h$ ), altura a la primera rama ( $h_r$ ), diámetro mayor de la copa ( $d_1$ ) y diámetro perpendicular a  $d_1$  ( $d_2$ ). Con los datos registrados del dosel de los árboles se calculó la cobertura ( $Cob$ ) y el volumen de la copa ( $Vol$ ) con las siguientes fórmulas:

$$Cob = \pi \left( \frac{d_1 + d_2}{4} \right)^2$$

$$Vol = \frac{4}{3} \pi \left( \frac{d_1 + d_2 + h - h_r}{6} \right)^3$$

Se obtuvo la densidad de orugas por árbol, por m<sup>2</sup> de cobertura y por m<sup>3</sup> de volumen de follaje, respectivamente. Se compararon los promedios con una prueba de  $t$  pareada para cada fecha corrigiendo los datos con  $\sqrt{x+0.5}$  (Zar, 1984), por tratarse de datos discretos.

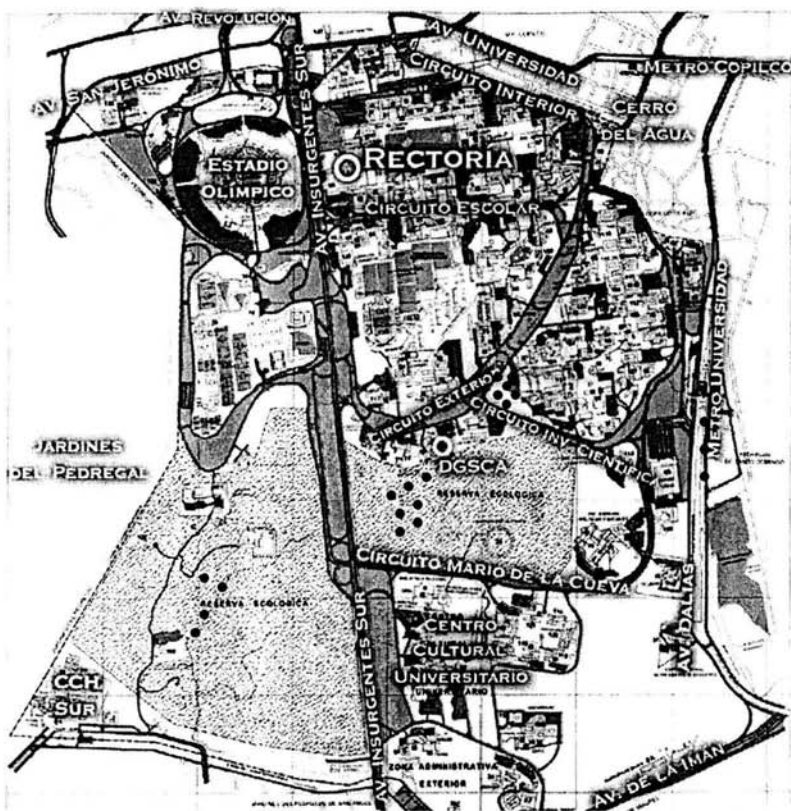


Fig. 4.2. Mapa de Ciudad Universitaria. Cada círculo corresponde a una pareja muestreada de árboles de *B. cordata* de distinto sexo ( $N = 20$ ) para determinar la densidad de orugas de *Acronyctodes mexicanaria* (DGSCA-UNAM, 2000).

#### 4.7. Frecuencia de parasitoidismo

Para saber si existe una diferencia entre la frecuencia de parasitoidismo en orugas que proceden de árboles de distinto sexo el 20 y 24 de agosto de 2002 se colectaron 60 orugas de ocho árboles femeninos y 59 orugas de 14 árboles masculinos de tercer y cuarto estadio, por ser las de mayor abundancia en el campo en esas fechas. Las orugas se mantuvieron en recipientes individuales hasta alcanzar el estado de pupa y se registró cada aparición de cada especie de parasitoides. La mitad de las orugas fueron alimentadas en el laboratorio con hojas de árboles femeninos y el

resto con hojas de árboles masculinos. Se obtuvo el porcentaje de orugas provenientes de árboles femeninos y masculinos infestadas por cada especie de parasitoide y el porcentaje de orugas parasitadas alimentadas en el laboratorio con follaje de árboles femeninos y masculinos. La frecuencia de infestación entre orugas provenientes de árboles de distinto sexo se comparó con una prueba de  $\chi^2$ , calculando las frecuencias esperadas con una tabla de contingencia de 2 (sexo de los árboles)  $\times$  2 (orugas con parasitoides y sin parasitoides).

Se aplicó la prueba de homogeneidad de Bartlett y la prueba de bondad de ajuste a la normalidad de Kolmogorov-Smirnov para poder llevar a cabo los ANdeVAs correspondientes para cada ensayo. Se utilizó el programa StatSoft (1998) versión 6.0

## 5. RESULTADOS

### 5.1. Biología de *Acronyctodes mexicanaria*

5.1.1. *Duración y características morfométricas de cada estadio.* Se registraron cinco estadios larvarios, cuya duración se presenta en la Tabla 5.1. Se aprecia una mayor duración del primero y del último estadio. Al parecer, cada estadio no dura menos de cinco días ni más de 23 días. La duración aproximada del estado larval de *A. mexicanaria* es de dos meses.

Tabla 5.1. Duración promedio de cada estadio larval de *A. mexicanaria*.  $N = 7$ .

estadio larval	duración (días)	Intervalo (días)
1	12	10-14
2	9	6-14
3	7	5-9
4	11	9-12
5	19	17-23
TOTAL	58	

La Tabla 5.2 contiene algunas medidas de crecimiento de las orugas. Para caracterizar cada estadio larval se utilizó principalmente el ancho de la cabeza y la longitud corporal. Las orugas de primer estadio, una vez que emergieron, midieron apenas 0.5 cm de longitud y su cabeza midió 0.5 mm de ancho, mientras que las de último estadio llegaron a medir hasta 5 cm de longitud y su cabeza midió 3.1 mm de ancho. El peso fresco varió de < 1 a 656 mg.

Tabla 5.2. Medidas de crecimiento correspondientes a cada estadio larval de *A. mexicanaria* tomadas cada 3-4 días en siete orugas.

estadio larval	longitud corporal (cm)		ancho de la cabeza (mm)		peso fresco (mg)	
	media	intervalo	media	intervalo	media	intervalo
1	0.7	0.5-0.9	0.5	0.5-0.8	2.0	<1-2
2	1.1	0.8-1.8	0.8	0.5-1.3	5.2	1-8
3	1.7	1.2-2.0	1.2	0.8-1.4	25.5	5-40
4	2.3	1.3-3.1	1.8	1.1-2.1	72.5	8-180
5	4.1	2.8-5.3	2.9	2.6-3.1	367.6	129-656

5.1.2. *Alimentación.* Las orugas se pueden alimentar de hojas jóvenes y maduras, de árboles femeninos y masculinos de *Buddleia cordata* en condiciones naturales y en condiciones de laboratorio. Prefieren alimentarse de la lámina de las hojas que de la vena media, aunque se observó que las orugas del último estadio no rechazan la vena media, como se ha observado en otras especies (Slansky, 1993). Las hojas de *B. cordata* varían en grosor y en densidad de tricomas y esto, al parecer, no representa una barrera para las orugas de *A. mexicanaria*, ya que éstas normalmente remueven los tricomas que estorban. Nunca consumen por completo una hoja, aunque las orugas de último estadio sí pueden consumir gran parte de la hoja.

5.1.3. *Movilidad.* Las orugas de *A. mexicanaria* se encuentran la mayor parte del tiempo en el envés de las hojas de *B. cordata*, aunque también se les puede encontrar descansando durante el día en plantas vecinas de otras especies. Se transportan sobre las ramas, troncos e incluso muros, sobre todo cuando se trata de orugas de último estadio que buscan un lugar propicio para pupar.

Las orugas de primer estadio son muy ágiles y utilizan su hilo de seguridad para sujetarse. Para pasar la noche estas orugas penden de su hilo de seda cabeza abajo. Las orugas más grandes también se sujetan al envés de la hoja con sus patas traseras enroscando su cuerpo.

*5.1.4. Conducta de defensa.* Las orugas pequeñas usan su hilo de seda para evadir enemigos naturales. Las orugas más grandes se enroscan y algunas veces si son tocadas secretan un líquido amargo de color ámbar. Una oruga parasitada por una mosca no continúa con su desarrollo y muere posteriormente. Sin embargo, en un solo caso se encontró que a pesar de haber sido parasitada, una oruga de primer estadio sobrevivió y continuó su desarrollo normalmente, hecho que ya ha sido reportado en la literatura en otras orugas (Clausen, 1962; English Loeb *et al.*, 1990).

*5.1.5. Enemigos naturales.* Se detectaron tres especies de enemigos naturales que les provocan la muerte: dos especies de avispas (Braconidae: Microgastrinae) y una especie de mosca (Tachinidae), aunque una de las avispas sólo se halló en una oruga. Una de las especies de avispas es un endoparasitoide gregario que puede parasitar una sola oruga inoculando desde uno hasta 80 huevos y al parecer es muy variable el número de huevos que puede poner ( $22 \pm e.e. 12$ , intervalo: 1-80,  $N = 6$ ). Se encontraron tanto en el campo como en el laboratorio orugas parasitadas de primero, segundo y quinto estadio. Los parasitoides se desarrollan dentro del cuerpo de la oruga y emergen como larvas, las cuales una vez fuera del cuerpo de su hospedero comienzan a fabricar su capullo para formar la pupa. La otra especie de avispa se ha encontrado sólo en una oruga de quinto estadio, de la cual emergió sólo una pupa del parasitoide. La mosca es un endoparasitoide solitario, es decir, una sola larva emerge del hospedero.

## 5.2. Preferencias alimentarias

5.2.1 *Experimento 1.* Se encontró un efecto significativo de la edad de la hoja, pero no del sexo ni de ninguna interacción sobre el área foliar consumida (Tabla 5.3). El tiempo tuvo un efecto obvio sobre esta variable, ya que se trata del área foliar consumida acumulada (Fig. 5.1). Las hojas jóvenes de *B. cordata* presentaron significativamente mayores áreas consumidas por parte de las orugas de *A. mexicanaria* que las hojas maduras (hojas jóvenes:  $9.4\% \pm e.e.4.4$ ; hojas maduras:  $2.2\% \pm e.e.1.5$ ; Fig. 5.1).

Tabla 5.3. Análisis de varianza de medidas repetidas para determinar el efecto de la edad (joven y madura) y el sexo del árbol de procedencia de la hoja (femenino y masculino) sobre las preferencias alimentarias de siete orugas de *A. mexicanaria* de tercer y cuarto estadio. En negritas se resaltan los valores de  $P < 0.05$ .

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	P
Edad (E)	13.345	1	13.345	4.545	<b>0.043</b>
Sexo (S)	3.589	1	3.589	1.222	0.290
Tiempo (t)	1.152	2	0.576	3.213	<b>0.049</b>
E × S	1.431	1	1.431	0.487	0.492
E × t	0.078	2	0.039	0.215	0.807
S × t	0.272	2	0.136	0.757	0.474
E × S × t	0.278	2	0.139	0.777	0.465
Resto	8.592	48	0.179		
Error	70.464	24	2.936		

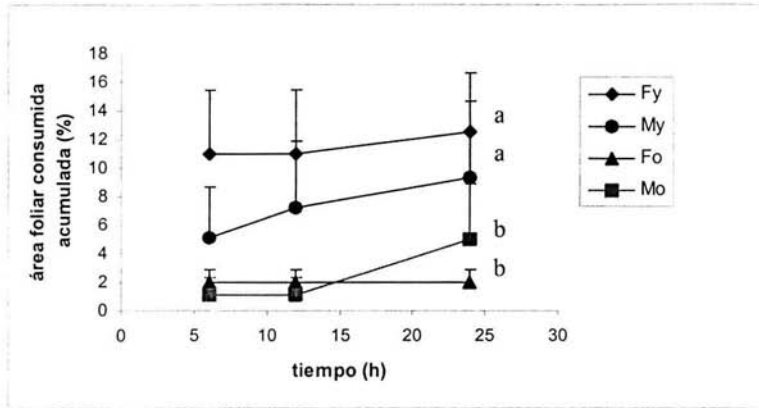


Figura 5.1. Consumo de área foliar ( $\pm$  e.e.) por orugas de *A. mexicanaria* de tercer y cuarto estadio a las 6, 12 y 24 h. Hoja joven de árbol femenino (Fy); hoja joven de árbol masculino (My); hoja madura de árbol femenino (Fo) y hoja madura de árbol masculino (Mo).  $N = 7$ . Letras diferentes denotan diferencias significativas con  $P < 0.05$  (ANDeVA de medidas repetidas).

5.1.2. Experimento 2. Se encontró un efecto significativo del sexo de los árboles de donde se colectaron las hojas, del tiempo y de la interacción procedencia de la oruga  $\times$  edad de la hoja, pero no de la procedencia ni de la edad de la hoja sobre el área foliar consumida por las orugas (Tabla 5.4).

Las orugas alimentadas con hojas de árboles femeninos consumieron una mayor área foliar que las orugas a las que se les ofreció follaje de árboles masculinos (hojas de árboles femeninos:  $11.9\% \pm e.e. 1.3$ ; hojas de árboles masculinos:  $5.9\% \pm e.e.0.8$ ; Prueba de Tukey,  $P = 0.049$ ; Figura 5.2). Asimismo las orugas procedentes de árboles femeninos consumieron una mayor área foliar de hojas jóvenes que las orugas alimentadas con hojas maduras y que las orugas colectadas de árboles masculinos alimentadas con hojas jóvenes (Fig. 5.3).



Tabla 5.4. Análisis de varianza de medidas repetidas para determinar el efecto de la edad de la hoja (joven y madura), del sexo del árbol de procedencia de la hoja (femenino y masculino) y de la procedencia de la oruga (árboles femeninos y masculinos) sobre las preferencias alimentarias de 12 orugas de *A. mexicanaria*: seis de árboles femeninos y seis de árboles masculinos. En negritas se resaltan los valores de  $P < 0.05$ .

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	P
Procedencia (P)	6.446	1	6.446	1.763	0.192
Edad (E)	5.576	1	5.576	1.525	0.224
Sexo (S)	15.140	1	15.140	4.141	<b>0.049</b>
Tiempo (t)	8.832	3	2.944	16.765	< 0.001
P × E	18.368	1	18.368	5.024	<b>0.031</b>
P × S	8.006	1	8.006	2.190	0.147
E × S	6.901	1	6.901	1.887	0.177
P × t	0.375	3	0.125	0.712	0.547
E × t	0.465	3	0.155	0.884	0.451
S × t	0.063	3	0.021	0.121	0.947
P × E × S	7.828	1	7.828	2.141	0.151
P × E × t	0.153	3	0.051	0.290	0.833
P × S × t	0.762	3	0.254	1.449	0.232
E × S × t	0.330	3	0.110	0.625	0.600
P × E × S × t	0.753	3	0.251	1.427	0.238
Resto	21.12	120	0.176		
Error	146.24	40	3.656		

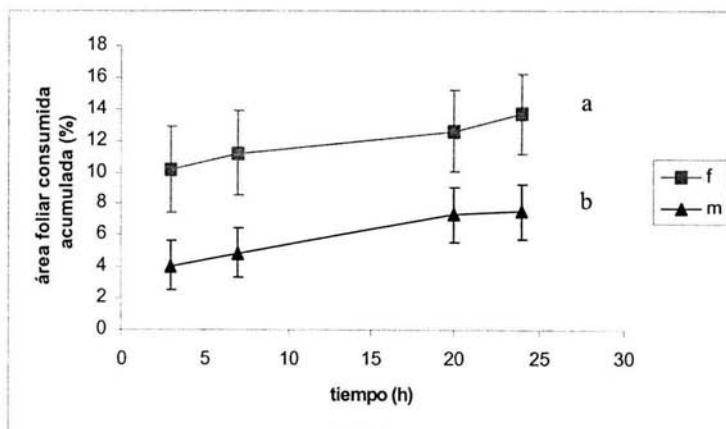


Figura 5.2. Consumo de área foliar ( $\pm$  e.e.) por orugas de *A. mexicanaria* de cuarto y quinto estadio a las 3, 7, 20 y 24 h. Sexo de procedencia de la hoja (f y m).  $N = 12$ . Letras diferentes denotan diferencias significativas con  $P < 0.05$  (ANDeVA de medidas repetidas).

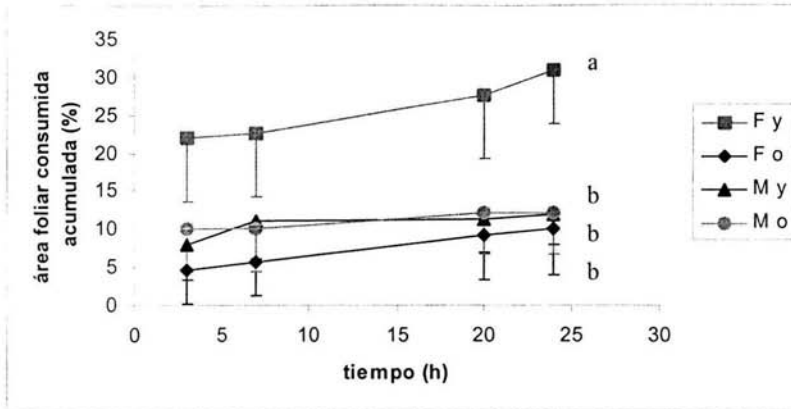


Fig. 5.3. Consumo de área foliar promedio ( $\pm$  e.e.) por orugas de *A. mexicanaria* de cuarto y quinto estadio. Hoja joven consumida por orugas colectadas de árboles femeninos (Fy), hoja madura consumida por orugas colectadas de árboles femeninos (Fo), hoja joven consumida por orugas colectadas de árboles masculinos (Mo), hoja madura consumida por orugas colectadas de árboles masculinos (Mo),  $N = 12$ . Letras diferentes denotan diferencias significativas con  $P < 0.05$  (ANDeVA de medidas repetidas).

### 5.3. Ecología alimentaria

Se obtuvo el peso seco de las orugas vivas a partir de su peso fresco. La ecuación obtenida fue:

$$\text{peso seco} = -0.0246 + 0.27496 (\text{peso fresco}) \quad (r^2 = 0.898; F = 389; P < 0.001).$$

En la Tabla 5.5 se comparan la masa larvaria media, la tasa relativa de crecimiento y los índices de alimentación y de crecimiento de orugas de quinto estadio de *A. mexicanaria* alimentadas con follaje de árboles femeninos y masculinos. Las variables que no difirieron entre orugas alimentadas con distinto sexo fueron la biomasa promedio, la tasa relativa de crecimiento en peso fresco, la tasa relativa de consumo en peso seco y la digestibilidad aproximada. Las variables que tuvieron valores significativamente más altos en la alimentación con hojas de árboles femeninos fueron la tasa relativa de crecimiento en peso seco, la eficiencia de conversión del alimento ingerido y la eficiencia de conversión de alimento digerido. Por otra parte, se encontró que la tasa relativa de consumo en peso fresco fue significativamente más alta en las

orugas alimentadas con follaje de árboles masculinos. Se encontró una diferencia marginalmente significativa en el contenido de agua en las hojas ( $t_{16}=0.586$ ,  $P=0.573$ ). El contenido absoluto de agua de las hojas obtenidas de árboles femeninos fue de  $70.3\% \pm \text{e.e. } 0.54$  ( $N=9$ ) y de las hojas colectadas de árboles masculinos fue de  $69.5\% \pm \text{e.e. } 1.8$  ( $N=9$ ).

Tabla 5.5. Análisis de varianza para comparar la masa larvaria media, la tasa de crecimiento y los índices nutricionales en peso fresco y seco de *A. mexicanaria* de quinto estadio larval al alimentarse de *B. cordata* de distinto sexo durante un periodo de seis días. Bprom = masa larvaria media, TrCr = tasa relativa de crecimiento, TrCo = tasa relativa de consumo, ECI = eficiencia de conversión del alimento ingerido, ECD = eficiencia de conversión del alimento digerido, DA = digestibilidad aproximada. En negritas se resaltan los valores de  $P < 0.05$ .

Índice nutricional	Alimentación		F	P
	Femenino	Masculino		
Bprom pf (mg)	547.9±39.5	640.1±72.5	1.246	0.290
Bprom ps (mg)	143.8±10.5	175.9±19.9	2.044	0.183
TrCr pf (mg g <sup>-1</sup> día <sup>-1</sup> )	46.2±7.3	41.8±5.8	0.217	0.651
TrCr ps (mg g <sup>-1</sup> día <sup>-1</sup> )	81.7±6.4	41.8±5.8	21.402	<b>0.001</b>
TrCo pf (mg g <sup>-1</sup> día <sup>-1</sup> )	9017.2±1840.0	20670.1±4837.3	10.357	<b>0.048</b>
TrCo ps (mg g <sup>-1</sup> día <sup>-1</sup> )	10464.4±2123.0	11805.3±2681.0	0.240	0.703
ECI (%)	9.2±1.0	5.2±0.4	15.204	<b>0.003</b>
ECD (%)	10.2±1.2	5.7±0.5	13.828	<b>0.004</b>
DA (%)	90.7±1.0	91.9±1.7	0.370	0.556
N	6	6		

#### 5.4. Incremento en peso

No se encontraron efectos significativos de la procedencia de orugas de *A. mexicanaria* ni del tipo de alimentación con que fueron tratadas, ni de alguna interacción sobre el crecimiento de las orugas en términos del crecimiento en peso fresco (Tabla 5.6). Únicamente se encontró un efecto obvio del tiempo sobre el peso fresco de las orugas en crecimiento (Fig. 5.4). Por otro lado, se encontró que la tasa de crecimiento incrementó con la edad de la oruga (ver pendiente de Fig. 5.4).

Tabla 5.6. Análisis de varianza de medidas repetidas para conocer el efecto de la procedencia de orugas de *A. mexicanaria* (árboles de distinto sexo de *B. cordata*) y el tipo de alimentación con que fueron tratadas (follaje de árboles de distinto sexo) sobre su crecimiento (peso fresco en mg). En negritas se resaltan los valores de  $P < 0.05$ .

Fuente de variación	SC ( $\times 10^2$ )	gl	CM ( $\times 10^2$ )	F	P
Procedencia (P)	671	1	671	2.117	0.154
Alimentación (A)	341	1	341	1.078	0.306
Tiempo (t)	52200	3	17400	206.095	<b>&lt;0.001</b>
P $\times$ A	214	1	214	0.677	0.416
P $\times$ t	183.1	3	61	0.722	0.541
A $\times$ t	339	3	113	1.340	0.265
P $\times$ A $\times$ t	135.5	3	45.2	0.535	0.660
Resto	9380	111	84.5		
Error	11700	37	317		

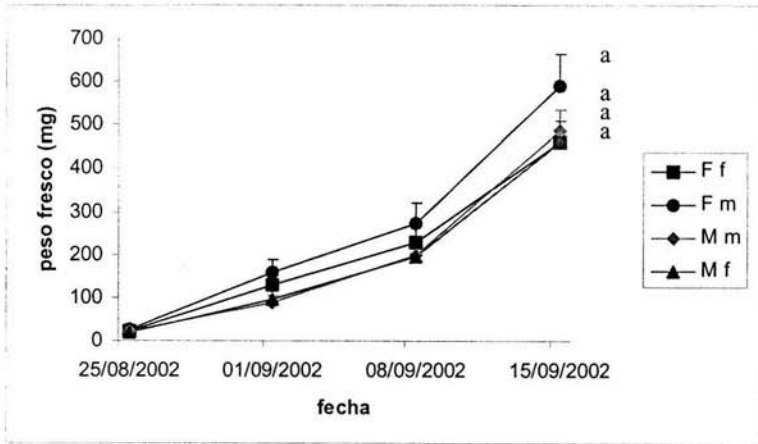


Figura 5.4. Crecimiento en peso fresco (mg) de orugas colectadas de tercer y cuarto estadio de *A. mexicanaria* ( $\pm$  e.e). *F* y *M* denotan las orugas que proceden de árboles femeninos y masculinos, respectivamente; *f* y *m* denotan la alimentación con follaje de árboles femeninos y masculinos, respectivamente.  $N = 11$  para *Mf* y  $N = 10$  para *Fm*, *Mf* y *Mm*. Letras iguales denotan diferencias no significativas con  $P > 0.05$  (ANDeVA de medidas repetidas).

### 5.5. Tiempo de desarrollo

Se encontró un efecto significativo del tiempo, de la interacción procedencia × estadio, un efecto marginalmente significativo de la procedencia de las orugas (árboles femeninos y masculinos) y de la interacción alimentación × estadio, pero no del sexo del árbol con que fueron alimentadas ni de las demás interacciones sobre la duración de los estadios larvales (Tabla 5.7). Las orugas de quinto estadio procedentes de árboles femeninos de tepozán se desarrollaron más rápidamente que las orugas procedentes de árboles masculinos. La duración del cuarto estadio varió de 6.6 a 11.7 d, mientras que la duración del quinto estadio osciló entre 13.5 y 22.2 d (Tabla 5.8).

Tabla 5. 7. Análisis de varianza de medidas repetidas para conocer el efecto de la procedencia de orugas de *A. mexicanaria* (árboles femeninos y masculinos) y el tipo de alimentación (follaje de árboles de distinto sexo) sobre la duración del cuarto y quinto estadio larval. En negritas se resaltan los valores de  $P < 0.05$ .

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	P
Procedencia (P)	39.201	1	39.201	3.429	0.070
Alimentación (A)	1.255	1	1.255	0.110	0.742
Estadios larvales (E)	728.977	1	728.977	63.766	<b>&lt; 0.001</b>
P × A	2.715	1	2.715	0.237	0.628
P × E	70.058	1	70.058	6.128	<b>0.017</b>
A × E	40.869	1	40.869	3.575	0.065
P × A × E	24.869	1	24.869	2.175	0.147
Resto	274.371	24	11.432		
Error	274.392	24	11.433		

Tabla 5.8. Duración del cuarto y quinto estadio de orugas de *A. mexicanaria* (días  $\pm$  e.e.) colectadas de árboles femeninos y masculinos (*F* y *M*) de *B. cordata* y alimentadas durante su desarrollo con follaje de árboles de distinto sexo (*f* y *m*). Letras distintas dentro de un renglón denotan diferencias significativas con  $p < 0.05$  (prueba de Tukey).  $N_{Ff} = 7$ ,  $N_{Fm} = 9$ ,  $N_{Mf} = 6$  y  $N_{Mm} = 6$ .

Estadio	Duración (días $\pm$ e.e.)			
	Ff	Fm	Mf	Mm
cuarto	9.1 $\pm$ 1.2 <sup>a</sup>	9.7 $\pm$ 1.0 <sup>a</sup>	7.7 $\pm$ 1.1 <sup>a</sup>	10.0 $\pm$ 1.7 <sup>a</sup>
quinto	14.6 $\pm$ 0.7 <sup>b</sup>	14.3 $\pm$ 0.8 <sup>b</sup>	20.3 $\pm$ 1.9 <sup>a</sup>	16.5 $\pm$ 1.9 <sup>a</sup>

Se aplicaron los ANdeVAs correspondientes para cada ensayo, aunque no todos los datos se comportaron normalmente. La mayoría de las muestras presentaron homogeneidad de varianzas. Zar (1999) sostiene que el ANdeVA es robusto cuando los datos no se comportan normalmente e incluso cuando no existe homogeneidad de las varianzas, siempre y cuando los tamaños de las muestras que se están comparando sean iguales.

### 5.5. Densidad de orugas en el tepozán

No se encontraron diferencias significativas en la densidad de orugas entre árboles femeninos y masculinos en ninguna fecha de observación (Fig. 5.5, 5.6 y 5.7), tampoco se encontraron diferencias entre sexos en la frecuencia de árboles infestados por las orugas (Tabla 5.10). La densidad absoluta de orugas por árbol varió de 0 a 2.

Tabla 5.10. Frecuencia de árboles infestados por orugas de *A. mexicanaria* en distintas fechas de 2002.  $N_F$  y  $N_M = 20$ . Letras iguales denotan diferencias no significativas con  $P > 0.05$  (prueba de  $\chi^2$ , gl = 1).

Fecha	No. de árboles	
	F	M
27 agosto	2 <sup>a</sup>	4 <sup>a</sup>
21 septiembre	6 <sup>a</sup>	5 <sup>a</sup>
12 octubre	8 <sup>a</sup>	6 <sup>a</sup>
9 noviembre	1 <sup>a</sup>	2 <sup>a</sup>

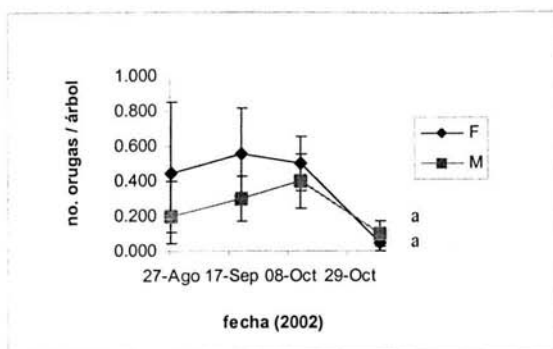


Figura 5.5. Número de orugas por árbol muestreadas durante cuatro fechas de agosto a noviembre de 2002. No se encontraron diferencias significativas entre árboles femeninos y masculinos. Letras iguales denotan diferencias no significativas con  $P > 0.05$  (prueba de *t* pareada).

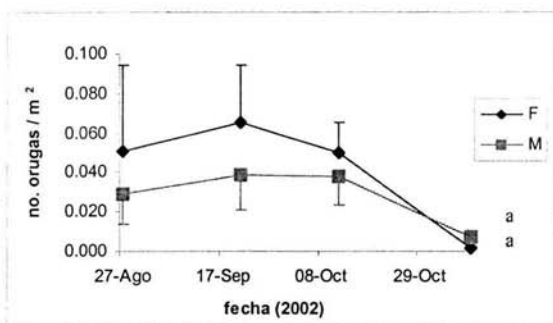


Figura 5.6. Número de orugas por cobertura del dosel muestreadas durante cuatro fechas de agosto a noviembre de 2002. No se encontraron diferencias significativas entre árboles femeninos y masculinos. Letras iguales denotan diferencias no significativas con  $P > 0.05$  (prueba de *t* pareada).

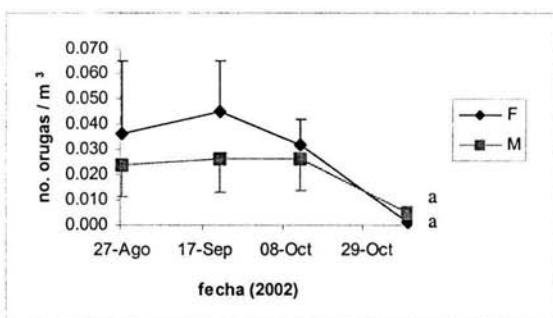


Figura 5.7. Número de orugas por volumen del dosel muestreadas durante cuatro fechas de agosto a noviembre de 2002. No se encontraron diferencias significativas entre árboles femeninos y masculinos. Letras iguales denotan diferencias no significativas con  $P > 0.05$  (prueba de *t* pareada).

## 5.6. Frecuencia de parasitoidismo

Se encontraron diferencias significativas en la frecuencia de parasitoidismo por una especie de taquínido (Diptera, no determinado) entre orugas procedentes de árboles femeninos y masculinos (Tabla 5.10). Se registró un porcentaje significativamente más alto de orugas procedentes de árboles masculinos infestadas por este parasitoide que en orugas colectadas de árboles femeninos. En contraste, no se encontraron diferencias en la frecuencia de parasitoidismo por una especie de bracónido Microgastrinae (Hymenoptera) no determinada entre orugas procedentes de árboles de distinto sexo (Tabla 5.10). Por otra parte, no se encontró un efecto de la dieta (follaje de árboles femeninos y masculinos) sobre el porcentaje de orugas parasitadas por el taquínido ( $F = 26.7 \%$ ,  $M = 25.4 \%$ ,  $\chi^2 = 0.032$ ,  $P = 0.857$ ) ni por el himenóptero ( $F = 1.7 \%$ ,  $M = 3.4 \%$ ,  $\chi^2 = 0.333$ ,  $P = 0.564$ ).

Tabla 5.10. Porcentajes de orugas de *A. mexicanaria* procedentes de árboles femeninos (*F*) y masculinos (*M*) de *B. cordata* infestadas por parasitoides. Colecta de orugas el 20 y 24 de agosto del 2002 en áreas verdes de Ciudad Universitaria ( $gl = 1$ ). En negritas se resaltan los valores de  $P < 0.05$ .

Parasitoide / Procedencia	Porcentaje de orugas infestadas			
	F	M	$\chi^2$	<i>P</i>
Tachinidae no determinado	20.0	37.3	4.36	<b>0.037</b>
Braconidae no determinado	3.3	1.7	0.32	0.569
<i>N</i>	60	59		



## 6. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La tabla 5.11 es una tabla de referencia que contrasta los resultados esperados con los resultados obtenidos en este trabajo, mismos que se discuten a continuación.

Los resultados previos (González-Cortés y Cano-Santana, 1998a, b) y los resultados de este trabajo sugieren que, en condiciones de laboratorio, las orugas de los dos últimos estadios de *Acronyctodes mexicanaria* de Ciudad Universitaria prefieren alimentarse de hojas de árboles femeninos de *Buddleia cordata* (Tabla 5.4). Sin embargo, en este trabajo también se encontró que esto no ocurre siempre (Tabla 5.3). Tal variación en la discriminación entre hospederos se ha encontrado en las preferencias de oviposición del lepidóptero *Euphydryas editha* (Nymphalidae) y se debe a la variación genética intrínseca de la población, en la que distintos genotipos tienen diferentes preferencias de oviposición (Singer y Thomas, 1988). Los factores ambientales también pueden modificar las preferencias por un hospedero u otro (Singer *et al.*, 1988). Estos factores podrían explicar la inconsistencia en las preferencias alimentarias de las orugas de *Acronyctodes mexicanaria*.

De acuerdo con los resultados obtenidos, es posible que la calidad nutritiva entre tepozanes femeninos y masculinos en Ciudad Universitaria sea distinta, lo cual provoca que algunas orugas puedan percibir esta variación y elijan alimentarse de hojas de tepozanes femeninos, en condiciones de laboratorio. Estos resultados contrastan con lo que en general se ha descubierto en otros estudios que han evaluado las preferencias alimentarias de herbívoros en plantas dioicas (Ågren *et al.*, 1999). Claramente hacen falta más estudios al respecto, que contemplen una mayor variedad de grupos de plantas, ya que, por ejemplo, se encuentra sobrerrepresentado el género *Salix* y la mayoría de los estudios se ha realizado en zonas templadas (Ågren *et al.*, 1999). Por otra parte, los estudios en los que no se encuentran diferencias intersexuales en la herbivoría no

se encuentran representados en la literatura, lo cual hace más difícil generar conclusiones certeras (Boecklen *et al.*, 1994; Ågren *et al.*, 1999) para así poder encontrar patrones generales y, de esta forma, generar teorías respecto a la interacción entre plantas dioicas y herbívoros.

Las hojas jóvenes de *B. cordata* fueron preferidas por las orugas (ver Tablas 5.3 y 5.4). Es probable que las hojas jóvenes del tepozán tengan un mayor contenido de nutrientes o agua, o una menor concentración de metabolitos secundarios que las hojas maduras, como ocurre en muchas otras plantas (Slansky, 1993). No se encontró algún efecto claro del sexo de los árboles de donde fueron colectadas las orugas sobre sus preferencias de alimentación, es decir, al parecer la experiencia previa alimentaria -con respecto al sexo del hospedero- no afecta las preferencias de alimentación de las orugas de *A. mexicanaria*.

La tasa relativa de consumo en peso fresco fue significativamente mayor en las orugas alimentadas con hojas de árboles masculinos. Esto es explicable si las hojas de los árboles masculinos contienen una concentración de nutrientes en peso fresco más baja que las hojas de árboles femeninos, dando como resultado que las orugas alimentadas con hojas de árboles masculinos presentaran un consumo compensatorio para adquirir más nutrientes, lo cual es común en orugas (Simpson y Simpson, 1990; Slansky, 1993). De hecho, el que la tasa relativa de consumo en peso seco haya sido similar entre las orugas alimentadas con hojas de árboles femeninos y las orugas alimentadas con hojas de árboles masculinos apoya la idea de que estas últimas hayan presentado un consumo compensatorio. La explicación alternativa sería que las hojas de árboles masculinos tuviesen un mayor contenido de agua que las de árboles femeninos, pero ésta opción se descarta. González-Cortés y Cano-Santana (1998a, b) no registraron un mayor contenido de agua de las hojas de los árboles de *B. cordata* masculinos durante un año y en este estudio no se encontraron diferencias significativas en el contenido absoluto de agua de las hojas control de árboles femeninos y masculinos (ver sección 5.3 de Métodos).

Por otra parte, la eficiencia de conversión del alimento ingerido y digerido fueron significativamente mayores en las orugas alimentadas con hojas de árboles femeninos (ver Tabla 5.5), lo cual apoya la hipótesis de que los árboles femeninos y masculinos de *B. cordata* presentan diferencias entre sí en su calidad nutritiva. Los resultados obtenidos respecto a la eficiencia de conversión del alimento ingerido y digerido explican por qué las orugas de quinto estadio alimentadas con hojas de árboles femeninos alcanzaron el tamaño adecuado para comenzar a pupar más tempranamente que las orugas alimentadas con hojas de árboles masculinos (ver Tabla 5.5). Esto también explicaría la mayor tasa relativa de crecimiento en peso seco de las orugas alimentadas con hojas de árboles femeninos en comparación a la registrada en las orugas alimentadas con hojas de árboles masculinos.

Por otra parte, el sexo del tepezán resultó tener distintos efectos sobre el tiempo de desarrollo entre estadios larvales de *A. mexicanaria*, ya que se encontró que al comparar el tiempo de desarrollo entre orugas de cuarto y quinto estadio, sólo las orugas de quinto estadio colectadas de árboles femeninos se desarrollaron más rápido que las orugas colectadas de árboles masculinos. Esto probablemente les permite tener un menor riesgo de ser atacadas por parasitoides en el campo (Slansky, 1993; Benrey y Denno, 1997). En este caso la experiencia previa de alimentación de las orugas -con relación al sexo del hospedero- sí influyó sobre su tiempo de desarrollo, no así la dieta que se les ofreció en el laboratorio.

La tasa relativa de crecimiento (*TrCr*) en peso seco fue mayor en orugas de quinto estadio alimentadas con hojas de tepezanes femeninos (ver Tabla 5.5). Sin embargo, no se encontraron diferencias en el crecimiento de las orugas en términos de su peso fresco corporal, cuando se alimentaron con hojas de árboles del mismo sexo de donde fueron colectadas, ni cuando se alimentaron con hojas de árboles del sexo contrario al que fueron colectadas (ver Tabla 5.6 y Fig. 5.4). En este caso, tal como se encontró en las preferencias alimentarias de las orugas, al parecer

la experiencia previa alimentaria -con respecto al sexo del hospedero- no afecta el incremento en peso de las orugas de *A. mexicanaria*.

No se encontraron diferencias significativas en la densidad de orugas entre árboles femeninos y masculinos en ninguna de las fechas de observación (ver Figs. 5.5, 5.6 y 5.7). Esto significa que probablemente las preferencias de oviposición de *A. mexicanaria* son independientes del sexo de la planta hospedera, o bien, que puedan estar influyendo más intensamente otros factores, tales como la presencia de otros herbívoros, depredadores y parasitoides, o bien, las condiciones ambientales (temperatura, niveles de iluminación, humedad del suelo y niveles de nutrientes). Estos factores pueden tener un fuerte efecto sobre los patrones de distribución de los insectos (Pilson, 1992). Otra razón probable es que las palomillas tengan preferencias de oviposición predeterminadas, es decir, que ovipositen sobre la planta de donde las orugas se alimentaron previamente (Jovilet, 1998).

Por otra parte, es posible que las orugas de *A. mexicanaria* se dispersen aleatoriamente como una estrategia de evasión de parasitoides. En este estudio se encontró que un parasitoide taquinido provocó la muerte de un porcentaje significativamente más alto de orugas procedentes de árboles masculinos (37.3%) que en orugas colectadas de árboles femeninos (20%) (ver Tabla 5.10). Muchos taquinidos ovipositan sobre las hojas que consumen los insectos fitófagos (Godfray, 1994; Huffaker y Rabb, 1984; O'Hara, 1985), dejando un gran número de huevos microscópicos que eclosionan una vez estando dentro del intestino del hospedero, donde se desarrollan como larvas (Godfray, 1994). No obstante, en la familia Tachinidae existen otros tipos de oviposición; como la oviposición sobre el hospedero o la colocación de larvas en la proximidad del hospedero o sobre el hospedero (Greathead, 1989). Desafortunadamente no se reconoció el tipo de oviposición del parasitoide taquinido de las orugas de *A. mexicanaria*. ¿Por qué esta especie de taquinido es más atraída hacia hojas de tepozanes masculinos que de

femeninos?, en este trabajo se esperaba que la densidad de orugas de tepozanes femeninos fuera mayor que en tepozanes masculinos y que los parasitoides respondieran a esto de forma densodependiente (van Lenteren y Bakker, 1978; van Alphen y Galis, 1983). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en la densidad de orugas entre árboles femeninos y masculinos en ninguna de las fechas de observación. Entonces, ¿qué otra explicación existe? Como ya se ha mencionado, González-Cortés y Cano-Santana (1998a, b) encontraron que la comunidad de artrópodos epífitos del tepozán en el Pedregal de San Ángel es distinta a lo largo del año entre árboles femeninos y masculinos. Ésto puede influir sobre la atracción del taquinido hacia su hospedero al percibir, posiblemente, distintos estímulos visuales o químicos entre tepozanes de distinto sexo, como compuestos volátiles que se desprenden de las hojas de los árboles al ser dañadas por sus herbívoros (Mondor y Roland, 1997); compuestos aromáticos emitidos por las hojas o flores; patrones de herbivoría en las hojas, olores de las heces y saliva, vibraciones en el sustrato o sonidos producidos por otros herbívoros (Godfray, 1994).

La herbivoría en plantas dioicas es un fenómeno complejo influido por factores abióticos y por la ecología del herbívoro y de su hospedero (Boecklen *et al.*, 1994). Es difícil predecir cómo serán las preferencias y el desempeño de los insectos fitófagos dependiendo del sexo de la planta de la cual se alimentan si tenemos en cuenta que las plantas tienen una dinámica interna compleja de asignación de recursos hacia el crecimiento, la reproducción y la defensa contra herbívoros y patógenos.

En este sistema hace falta ahondar en la calidad del follaje del tepozán en términos de su contenido en nutrientes y de metabolitos secundarios, principalmente. El análisis cuantitativo de, por lo menos, el contenido de nitrógeno, linarina y alcaloides en el follaje de árboles de tepozán podría ser un primer acercamiento. No se conocen hasta el momento las posibles diferencias intersexuales en *B. cordata* en cuanto a su calidad nutritiva, respuestas fisiológicas ante daño por

herbívoros, esfuerzo reproductivo, crecimiento, proporción y distribución de sexos, que se puedan correlacionar con las respuestas encontradas de las orugas de *A. mexicanaria* en términos de su preferencia, ecología alimentaria, desempeño y susceptibilidad ante parasitoides, para saber qué propiedades de las plantas femeninas y masculinas son las responsables de tales respuestas.

El estudio del desempeño de los herbívoros al alimentarse de plantas femeninas o masculinas de especies dioicas es un campo prácticamente inexplorado y muy interesante a nivel de interacciones ecológicas entre los productores primarios y sus consumidores. En este sistema de estudio tal vez valdría la pena evaluar el desempeño de *A. mexicanaria* utilizando otras medidas como la supervivencia y la fecundidad, ya que se pueden encontrar efectos del sexo de las plantas en unas medidas del desempeño, pero no en otras. En el trabajo de Krischik y Denno (1990), por ejemplo, se encontró que las hembras de la especie monófaga *Trihabda bacharidis* (Coleoptera: Chrysomelidae) al alimentarse con hojas de plantas masculinas de *Baccharis halimifolia* presentaron una mayor fecundidad diaria que las hembras alimentadas con hojas femeninas de la misma especie. Sin embargo, no encontraron diferencias significativas en la sobrevivencia de los adultos ni en la fecundidad promedio de las hembras. También sería recomendable determinar las preferencias de oviposición de las hembras grávidas de *A. mexicanaria*, ya que de esta selección dependerá, en gran medida, el desempeño y la adecuación de la especie.

Por otra parte, resultaría interesante e innovador llevar a cabo ensayos que permitan conocer la ecología química del parasitoide taquírido con respecto a *A. mexicanaria* y a su hospedero dioico, para saber si existe alguna conexión entre estos tres niveles tróficos, que explique el mayor porcentaje encontrado de orugas parasitadas colectadas de tepozanes masculinos.

Los resultados de este trabajo permiten concluir que los árboles femeninos de *Buddleia cordata* permiten que las orugas de último estadio de *A. mexicanaria* tengan mejores eficiencias de

consumo que se reflejan en un menor tiempo de desarrollo y una mayor tasa relativa de crecimiento, así como un espacio menos asediado por un parasitoide taquínido.

Tabla 5.11. Comparación de los resultados esperados con los resultados obtenidos en este estudio relativos a las preferencias alimentarias, ecología alimentaria, desempeño y densidad de orugas de *Acronyctodes mexicanaria* con respecto al sexo de los árboles de *Buddleia cordata*, su hospedero. Los signos + y - denotan los valores significativamente mayores y menores de cada variable.

Variable	Resultados esperados		Resultados obtenidos	
	Árboles femeninos	Árboles masculinos	Árboles femeninos	Árboles masculinos
Preferencias alimentarias	+	-	+ <sup>1</sup>	-
Tasa relativa de consumo	+	-	- <sup>2</sup>	+
Eficiencias alimentarias	+	-	+ <sup>3</sup>	-
Digestibilidad aproximada	+	-	=	=
Tiempo de desarrollo	-	+	- <sup>4</sup>	+
Incremento en peso	+	-	=	=
Tasa relativa de crecimiento	+	-	+	-
Frecuencia de parasitoidismo	+	-	-	+
Densidad	+	-	=	=

<sup>1</sup> Preferencia por follaje de plantas femeninas en uno de dos ensayos.

<sup>2</sup> Tasa relativa de consumo en peso fresco.

<sup>3</sup> Eficiencia de conversión del alimento ingerido y eficiencia de conversión del alimento digerido.

<sup>4</sup> Menor tiempo de desarrollo en orugas de quinto estadio.

## LITERATURA CITADA

- Ågren, J. 1987. Intersexual differences in phenology and damage by herbivores and pathogens in dioecious *Rubus chamaemorus* L. *Oecologia* 72:161-169.
- Ågren, J., K. Danell, T. Elmqvist, L. Ericson y J. Hjältén. 1999. Sexual dimorphism and biotic interactions. Pp. 217-246. En: M. Geber, T. Dawson y F. Delph (eds.). *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*. Springer, Berlín.
- Alliende, M.C. 1989. Demographic studies of a dioecious tree. II. The distribution of leaf predation within and between trees. *J. Ecol.* 77:1048-1058.
- Álvarez, F.J., J. Carabias, J. Meave, P. Moreno-Casasola, D. Nava, F. Rodríguez, C. Tovar y A. Valiente. 1982. *Proyecto para la creación de una Reserva en el Pedregal de San Ángel*. Laboratorio de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- van Alphen, J.J. y F. Galis. 1983. Patch time allocation and parasitization efficiency of *Asobara tabida* Nees, a larval parasitoid of *Drosophila*. *J. Anim. Ecol.* 52:937-952.
- Arnold, S.J. 1983. Morphology, performance and fitness. *Am. Zool.* 23:347-361.
- Arthur, A.P. 1962. Influence of host tree on abundance of *Itopectis conquistator* (Say), a polyphagous parasite of the european pine shoot moth *Rhyacionia buoliana* (Schiff). *Can. Entomol.* 94:337-347.
- Baker, H.G. 1959. Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants. *Symp. Quant. Biol.* 24:177-190.
- Bateman, A.J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2:349-368.
- Benrey, B. y R.F. Denno. 1997. The slow-high mortality hypothesis: test using the cabbage butterfly and its parasitoid. *Ecology* 78:987-999.
- Bernays, E.A. 1994. *Insect-Plant Interactions*. Vol. V. CRC Press, Boca Raton.
- Billie, M. Y. Jr. y A. L. Donald 1978. The toxicity of plant alkaloids: an ecogeographic perspective. *Systematics and Ecology* Vol. 6:61-76.



- Bock, W.J. y G. von Wahlert. 1965. Adaptation and the form-function complex. *Evolution* 19:269-299.
- Boecklen, W.J. y T.M. Hoffman. 1993. Sex-biased herbivory in *Ephedra trifurca*: the importance of sex-by-environment interactions. *Oecologia* 96:49-55.
- Boecklen, W.J., S. Mopper y P.W. Price. 1994. Sex-biased herbivory in arroyo willow: are there general patterns among herbivores? *Oikos* 71:267-272.
- Boecklen, W.J., W.P. Price y S. Mopper. 1990. Sex and drugs and herbivores: sex-biased herbivory in arroyo willow (*Salix lasiolepis*). *Ecology* 71:581-588.
- Bragg, D.E. 1974. Ecological and behavioural studies of *Phaeogenes cyriarae*: Ecology, host specificity, searching and oviposition; and avoidance of superparasitism. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 67:931-936.
- Briese, D.T. 1996. Oviposition choice by the *Onopordum capitulum* weevil *Larinus latus* (Coleoptera: Curculionidae) and its effects on the survival of immature stages. *Oecologia* 105:464-474.
- Callejas, C.A. 1996. Variación en la conducta y parámetros de historia de vida de *Zabrotes subfasciatus* (Coleoptera: Bruchidae) sobre tres subespecies de *Phaseolus coccineus*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Camors, F.B. y T.L. Payne. 1972. Response of *Heydenia unica* to *Dendroctonus frontalis* pheromones and a host-tree terpene. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 65:31-33.
- Cano-Santana, Z. 1987. Ecología de la relación entre *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) y sus herbívoros en el Pedregal de San Ángel D.F. Tesis profesional. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México, D.F.
- Cano-Santana, Z. 1994. Flujo de energía a través de *Sphenariun purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) y productividad primaria neta aérea en una comunidad xerófila. Tesis doctoral. Unidad Académica de los Ciclos Profesionales y Posgrado del CCH/Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

- Cano-Santana, Z. y J. Meave. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos. El caso del Xitle. *Ciencias* 41:58-68.
- Cano-Santana, Z. y K. Oyama. 1992. Tricomias foliares, calidad del alimento y eficiencias de alimentación y crecimiento de *Lophoceramica pyrrha*. *Southwest. Entomol.* 17:333-339.
- Capinera, J.L. y P. Barbosa. 1976. Dispersal of first instar gipsy moth larvae in relation to population quality. *Oecologia* 26: 53-60.
- Capinera, J.L. y P. Barbosa. 1977. Influence of natural diets and larval density on gipsy moth, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Orgyiidae), egg mass characteristics. *Can. Entomol.* 109: 1313-1318.
- Carr, D.E. 1990. Sexual dimorphism and fruit production in a dioecious understory tree, *Ilex opaca* Ait. *Oecologia* 85:381-388.
- Carrillo, T. C. 1995. *El Pedregal de San Ángel*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Carroll, S.B. y L.F. Delph. 1996. The effects of gender and plant architecture on allocation to flowers in dioecious *Silene latifolia* (Caryophyllaceae). *Int. J. Plant Sci.* 157:493-500.
- Casas, J. 1989. Foraging behaviour of a leafminer parasitoid in the field. *Ecol. Entomol.* 14:257-265.
- Cepeda, V. y R. Dirzo. 2002. Intersexual differences in resource allocation, growth and herbivory in dioecious palm species of genus *Chamaedorea*. The Ecological Society of America. 87<sup>th</sup> Annual Meeting. Tucson, Arizona (Resumen).
- Chauvin, R. 1946. Notes sur la physiologie comparée des Orthoptères. IV. Le coefficient d'utilisation digestive, le rythme d'excrétion et le transit intestinal. *Null. Soc. Ent. Fr.* 51:24-29.
- Clausen, C.P. 1962. *Entomophagous Insects*. Hafner, Nueva York.
- Coley, P.D., J.P. Bryant y F.S. Chapin. III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230:895-899.

- Cox, P.A. 1981. Niche partitioning between sexes of dioecious plants. *Am. Nat.* 117:297-307.
- Crawley, M.J. 1983. *Herbivory: the Dynamics of Animal-Plant Interactions*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Chailakhyan, M. K. 1979. Genetic and hormonal regulation of growth, flowering and sex expression in plants. *Am. J. Bot.* 66:717-736.
- Dawson, E.T. y M.A. Geber. 1999. Sexual dimorphism in physiology and morphology. Pp. 175-210. En: M. Geber, T. Dawson y F. Delph (eds.). *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*. Springer, Berlín.
- Delph, L.F. 1996. Flower size dimorphism in unisexual plants. Pp. 217-237. En: D.G. Lloyd y S.C.H. Barret (eds.). *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-pollinated Plants*. Chapman and Hall, Nueva York.
- Delph, L.F. 1999. Sexual dimorphism in life history. Pp. 149-169. En: M. Geber, T. Dawson y F. Delph (eds.). *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*. Springer, Berlín.
- Denno, R.F. y M.S. McClure (eds.). 1983. *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems*. Academic Press, Nueva York. .
- DGAPA-UNAM, Dirección General de Sistemas y Cómputo Académico. 2000. Universidad Nacional Autónoma de México. Dirección de Sistemas. Disponible en <http://www.mapa.unam.mx/>
- Elizalde, L.C. 1995. Estudio sobre la germinación y plantación de dos especies útiles en la recuperación de suelos: *Buddleia cordata* y *Nicotiana glauca*. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Emerson, S.B. y S.J. Arnold. 1989. Intra- and interspecific relationships between morphology, performance and fitness. Pp. 295-314. En: D.B. Wake y G. Roth (eds.). *Complex Organismal Functions Integration and Evolution in Vertebrates*. Wiley and Sons, Nueva York.

- English-Loeb, G. M., R. Karban y A.K. Brody. 1990. Arctiid larvae survive attack by tachinid parasitoid and produce viable offspring. *Ecol. Entomol.* 15:361-362.
- Evans, A.C. 1939. The utilization of food by certain lepidopterous larvae. *Trans. R. Ent. Soc. Lond.* 89:13-22.
- Fajer, E.D., D.M. Bowers y A.F. Bazzaz. 1989. The effects of enriched carbon dioxide atmospheres on plant-insect herbivore interactions. *Science* 243:1198-1200.
- Fox, C.W. 1993. A quantitative genetic analysis of oviposition preference and larval performance on two hosts in the bruchid beetle *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae). *Evolution* 47:166-175.
- Freeman, D.C., L.G. Klinkoff y K.T. Harper. 1976. Differential resource utilization by the sexes of dioecious plants. *Science* 193: 597-599.
- Glendinning, J.I. 2002. How do herbivorous insects cope with noxious secondary plant compounds in their diet? *Entomol. Exp. Appl.* 104:15-25.
- Godfray, H.C.J. 1994. *Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology*. Princeton University. Nueva Jersey.
- González-Cortés, C. y Z. Cano-Santana. 1998a. Efecto del sexo de los tepozanes sobre las preferencias alimentarias y la estructura de la comunidad de artrópodos. XXXIII Congreso Nacional de Entomología. Acapulco, Gro. Mayo 24-27 (Resúmenes).
- González-Cortés, C. y Z. Cano-Santana. 1998b. Tasas de herbivoría en función del sexo en dos especies de tepozanes (*Buddleia* spp.) VII Congreso Mexicano de Botánica. México, D.F. Octubre 18-24 (Resúmenes).
- Greathead, J.D. 1989. Parasitoids in classical biological control. Pp. 289-317. En: Waage, J. y D. Greathead (eds.). *Insect Parasitoids*. Academic Press, Cornwall, Gran Bretaña.
- Hanks, L.M., D.T. Paine y G.J. Millar. 1993. Host species preferences and larval performance in the wood boring beetle *Phoracanta semipunctata* F. *Oecologia* 95:22-26.

- Hare, J.D. 1983. Seasonal variation in plant-insect associations: utilization of *Solanum dulcamara* by *Leptinotarsa decemlineata*. *Ecology* 64:345-361.
- Harvey, G.T. 1974. Nutritional studies of eastern spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) I. Soluble sugars. *Can. Entomol.* 106:353-365.
- Haukioja, E.P. 1991. Induction defenses in trees. *Annu. Rev. Entomol.* 36:25-42.
- Haukioja, E., P. Niemela y L. Iso-livari. 1978a. Birch leaves as a resource for herbivores. II. Diurnal variation in the usability of leaves for *Oporinia autumnata* and *Dineura virididirsata*. *Rep. Kevo Subartic Res. Sta.* 14:21-24.
- Haukioja, E., P. Niemela, L. Iso-livari, H. Ojala y E. Aro. 1978b. Birch leaves as a source for herbivores. I. Variation in the suitability of leaves. *Rep. Kevo Subartic Res. Sta.* 14:5-12.
- Heinrichs, E.A. (ed.). 1988. *Plant Stress-Insect Interactions*. Wiley, Nueva York.
- Hellmuth, E.O. 1970. Measurement of leaf water deficit with particular reference to the whole leaf method. *J. Ecol.* 58:409-417.
- Heslop-Harrison. 1963. Sex expression in flowering plants. Brookhaven *Symp. Quant. Biol.* 16:109-125.
- Hjältén, J. 1992. Plant sex and hare food preference. *Oecologia* 89:253-256.
- Huey, R.B. y R.D. Stevenson. 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *Am. Zool.* 19:357-366.
- Huffaker, B.C. y R.L. Rabb (eds.). 1984. *Ecological Entomology*. Wiley, Nueva York.
- Jing, S.W. y D.P. Coley. 1990. Dioecy and herbivory: the effect of growth rate on plant defense in *Acer negundo*. *Oikos* 58:369-377.
- Jolivet, P. 1998. *Interrelationships Between Insects and Plants*. CRC Press, Boca Raton.
- Karban, R. y H.J. Myers. 1989. Induced plant responses to herbivory. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20:331-348.
- Kato, M. 1985. The adaptative significance of leaf-mining pattern as an anti-parasitoid strategy: theoretical study. *Researches in population biology* 27:265-275.

- Kennedy, B.H. 1979. The effect of multilure on parasites of the European elm bark beetle, *Scolytus multistriatus*. *Bulletin of the Entomological Society of America* 25:116-118.
- Kingsolver, J.G. 1988. Thermoregulation, flight, and the evolution of wing pattern in pierid butterflies: the topography of adaptative landscape. *Am. Zool.* 28:899-912.
- Krischik, V.A. y R.F., Denno. 1990. Patterns of growth, reproduction, defense, and herbivory in the dioecious shrub *Baccharis halimifolia* (Compositae). *Oecologia* 83: 182-190.
- Lawton, J.H. 1986. The effect of parasitoids on phytophagous insect communities. Pp. 265-289. En: J. Waage y D. Greathead (eds.). *Insect Parasitoids*. Academic Press, Londres.
- Lenteren, J.C. van y K. Bakker. 1978. Behavioural aspects of the functional response of a parasite (*Pseudocoila bochei* Weld) to its host (*Drosophila melanogaster*). *Netherlands Journal of Zoology* 28:213-233.
- Lewis, W.J. y R.L. Jones. 1971. Substance that stimulates host-seeking by *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae), a parasite of *Heliothis* species. *Annals of the Entomological Society of America* 64:557-558.
- Lovett, D.J. y L.D. Lovett, 1985. Sex ratios, clonal growth and herbivory in *Rumex acetosella*. Pp. 327-341. En: J. White (ed.). *Studies on Plant Demography*. Academic Press, Londres.
- Lloyd, D.G. y J.C. Webb. 1977. Secondary sex characters in plants. *Bot. Rev.* 43:177-216.
- Martínez-Vázquez, M., T. Apan, O. Ramírez, M. Aguilar y R. Bye. 1996. Analgesic and antipyretic activities of an aqueous extract of the flavone linarin of *Buddleja cordata*. *Planta Medica* 62:137-140.
- Mattson, W.J. y A.R. Haack. 1987. The role of drought stress in provoking outbreaks of phytophagous insects. Pp. 365-407. En: P. Barbosa y J.C. Schultz (eds.). *Insect Outbreaks*. Academic Press, San Diego.

- Mattson, W.J. y M.J. Scriber. 1987. Nutritional ecology of insect folivores of woody plants: Nitrogen, water, fiber, and mineral considerations. Pp. 105-146. En: F. Slansky Jr. y J.G. Rodriguez (eds.). *Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders, and Related Invertebrates*. Wiley, Nueva York.
- Martínez, M. 1979. Flora del Estado de México. Tomo I. Biblioteca Enciclopédica del Estado de México, México.
- McKey, D. 1979. The distribution of secondary compounds within plants. Pp. 55-133. En: G.A. Rosenthal y D.H. Janzen (eds.). *Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, Nueva York.
- Meave, J., J. Carabias, V. Arrigaga y A. Valiente-Banuet. 1994. Observaciones fenológicas en el Pedregal de San Ángel. Pp. 91-105. En: A. Rojo (comp.). *El Pedregal de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Mendoza H., P. 2002. Sobrevivencia y crecimiento de los estadios iniciales de *Buddleia cordata* (tepozán) en ambientes contrastantes del Ajusco Medio, D.F. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Miller, J.R. y T.A. Miller (eds). 1990. *Insect-Plant Interactions*. Springer-Verlag, Nueva York.
- Mondor, B.E. y J. Roland. 1997. Host locating behaviour of *Leschenaultia exul* and *Patelloa pachypyga*: two tachinid parasitoids of the forest tent caterpillar, *Malacosoma disstria*. *Entomol. Exp. Appl.* 85:161-168.
- Nealis, V.G. 1986. Responses to host kairomones and foraging behavior of the insect parasite *Cotesia rubecula* (Hymenoptera: Braconidae). *Canadian Journal of Zoology* 64:2393-2398.
- O'Hara, J.E. 1985. Oviposition strategies in the Tachinidae, a family of beneficial parasitic flies. *Agr. For. Bull.* 8:31-34.

- Panzuto, M., Y. Mauffette y P.J. Albert. 2002. Developmental, gustatory, and behavioral responses of leafroller larvae, *Choristoneura rosaceana*, to tannic acid and glucose. *J. Chem. Ecol.* 1: 145-160.
- Pilson, D. 1992. Insect distribution patterns and the evolution of host use. Pp. 120-139. En: R.S. Fritz y E.L. Simms (eds.). *Plant Resistance to Herbivores and Pathogens: Ecology, Evolution and Genetics*. Chicago University Press, Chicago.
- Polhemus, D.A. 1988. Intersexual variation in densities of plant bugs (Hemiptera: Miridae) on *Juniperus scopulorum*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 81:742-747.
- Pozos, H. B. 1991. Relaciones hídricas internas en *Senecio praecox* D.C. y *Buddleia cordata* Kunth de la reserva de San Ángel. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Primack, R.B. 1987. Relationships among flowers, fruits, and seeds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18:409-430.
- Read, D.P., P.P. Feeny y R.B. Root. 1970. Habitat selection by the aphid parasite *Diaeretiella rapae* and its hyperparasitoid, *Charips brassicae*. *Canadian Entomologist* 102:1567-1578.
- Reilly, S.M. y P.C. Wainwright. 1994. Conclusion: Ecological morphology and the power of integration. Pp. 339-354. En: P.C. Wainwright y S.M. Reilly (eds.). *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. Chicago University Press, Chicago.
- Rhoades, D.F. 1985. Offensive-defensive interactions between herbivores and plants: Their relevance in herbivore population dynamics and ecological theory. *Am. Nat.* 125:205-238.
- Rice, M.E. 1995. Branch girdling by *Oncideres cingulata* (Coleoptera: Cerambycidae) and relative host quality of persimmon, hickory, and elm. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 4: 451-455.
- Rojo, A. (comp.). 1994. *El Pedregal de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.



- Rosenthal, G.A. y D.H. Janzen. (eds.). 1979. *Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Compounds*. Academic Press, Nueva York.
- Rossiter, M., J.C. Schultz e I. T. Baldwin. 1988. Relationships among defoliation, red oak phenolics, and gypsy moth growth and reproduction. *Ecology* 69: 267-277.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel (D.F., México). *An. Esc. Nat. Cienc. Biol. IPN, México*. 8:59-159.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México.
- Rzedowski G.C. y J. Rzedowski (eds.). 2001. *Flora Fanerogámica del Valle de México*. 2ª ed. Instituto de Ecología A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro, Mich.
- Sánchez, B. 1990. Análisis de algunas variables meteorológicas y su área de influencia en Ciudad Universitaria, D.F. durante el periodo de 1963 a 1983. Facultad de Filosofía y Letras, UNAM, México, D.F.
- Scriber, J.M. 1984. Host-plant suitability. Pp: 159-202. En: Bell, W. J. y R.T. Cardé (eds.). *Chemical Ecology of Insects*. Sauer, Sunderland, Massachusetts.
- Simpson, S.J. y C.L. Simpson. 1990. The mechanisms of nutritional ecompensation by phytophagous insects. Pp: 111-160. En: Bernays, E.A. *Insect-Plant Interactions*. Vol. V. CRC Press, Boca Raton.
- Singer, M.C. 1984. Butterfly-hostplant relationships: host quality, adult choice and larval success. Pp. 81-88. En: Vane-Wright, R.I. y P.R. Ackery (eds.). *The Biology of Butterflies*. Academic Press, Londres.
- Singer, M.C. y C.D. Thomas. 1988. Heritability of oviposition preference and its relationship to offspring performance within a single population. *Evolution* 42: 977-985.
- Slansky, F. Jr. 1982. Insect nutrition: an adaptationist's perspective. *Florida Entomologist* 65:45-71.

- Slansky, F. Jr. 1993. Nutritional ecology: The fundamental quest for nutrients. Pp. 29-91. En: E. Stamp, y M. Timothy (eds.). *Caterpillars, Ecological and Evolutionary Constraints on Foraging*. Chapman and Hall, Nueva York.
- Slansky, F. Jr. y J.G. Rodriguez. 1987. Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates. An overview. Pp. 1-69. En: F. Slansky Jr. y J.G. Rodriguez (eds.). *Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders, and Related Invertebrates*. Wiley, Nueva York.
- Slansky, F. Jr. y M.J. Scriber. 1985. Food consumption and utilization. Pp. 87-163. En: G.A. Kerkut y L.I. Gilbert (eds.) *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*. Vol. 4. Pergamon, Oxford.
- Strauss, S.Y. 1990. The role of plant genotype, environment and gender in resistance to a specialist chrysomelid herbivore. *Oecologia* 84: 111-116.
- Tabashnik, B.E. y F. Slansky Jr. 1987. Nutritional ecology of forb foliage-chewing insects. Pp.71-103. En: F. Slansky Jr. y J.G. Rodriguez (eds.). *Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders, and Related Invertebrates*. Wiley, Nueva York.
- Tingey, W.M. y R. S. Singh. 1980. Environmental factors influencing the magnitude and expression of resistance. Pp. 87-113. En: F.G. Maxwell y P.R. Jennings (eds.). *Breeding Plants Resistant to Insects*. Wiley, Nueva York.
- Turlings, T.C.J., J.W.A. Scheepmaker, L.E.M. Vet, J.H. Tumlon, W.J. Lewis y L.E.M. Vet. 1990a. How contact foraging experiences affect the preferences for host-related odors in the larval parasitoid *Cotesia marginiventris* (Cresson) (optera: Braconidae). *Journal of Chemical Ecology* 16:1577-1589.
- Turlings, T.C.J., J.H. Tumlon y W.J. Lewis. 1990b. Exploitation of herbivore-induced plant odours by host seeking parasitic wasps. *Science* 250:1251-1253.
- Valiente-Banuet, A. y E. De Luna. 1990. Una lista florística actualizada para la Reserva del Pedregal de San Ángel. *Acta Bot. Mex.* 9:13-30.

- Vargas, N. A. 2001. Loganiaceae. Pp. 546-550. En: G.C. Rzedowski y J. Rzedowski (eds.). *Flora Fanerogámica del Valle de México*. 2ª ed. Instituto de Ecología A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro, Mich.
- Vázquez, L. 1936. Insectos nocivos a los tepozanes del centro de México. Tesis de Maestría. Facultad de Filosofía y Estudios Superiores, UNAM, México, D.F.
- Wagner, T.L. y D.E. Leonard. 1979. The effects of parental and progeny diet on development, weight gain, and survival of pre-diapause larvae on the satin moth, *Leucoma salicis* (Lepidoptera: Lymantriidae). *Can. Entomol.* 111: 721-729.
- Waldbauer. G.P. 1968. The consumption and utilization of food by insects. *Adv. Ins. Physiol.* 5:229-288.
- Watson, M.A. 1995. Sexual differences in plant developmental phenology affect plant herbivore interactions. *Trends Ecol. Evol.* 10:180-182.
- Weseloh, R.M. 1993. Potential effects of parasitoids on the evolution of caterpillar foraging behaviour. Pp. 425-447. En: Stamp, E. y M. Timothy (eds.). *Caterpillars, Ecological and Evolutionary Constraints on Foraging*. Chapman and Hall, Nueva York.
- Westergaard, M. 1958. The mechanism of sex determination in dioecious flowering plants. *Adv. Gen.* 9:217-281.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. 2ª ed. Prentice Hall, Englewood Cliffs, Nueva Jersey.

ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA