

Preferencias y supervivencia de *Lophoceramica pyrrha*, un noctuido gregario constructor de refugios, en dos plantas hospederas

Preferences and survival of *Lophoceramica pyrrha*, a shelter builder gregarious noctuid, in two host plants

José Luis Castillo-López*, Zenón Cano-Santana*¹ y Ken Oyama**

*Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510 México, D.F. **Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México. Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701. Col. Ex-Hacienda de San José de La Huerta 58190 Morelia, Michoacán. ¹E-mail: zcs@ciencias.unam.mx

RESUMEN

Las larvas gregarias de *Lophoceramica pyrrha* (Druce) (Lepidoptera: Noctuidae) se alimentan casi exclusivamente de las hojas de *Wigandia urens* (Ruiz et Pavón) Kunth (Hydrophyllaceae) aunque en ocasiones es posible encontrarlas en *Buddleia cordata* Kunth (Loganiaceae) y *Dahlia coccinea* Cav. (Asteraceae) dentro la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel en la ciudad de México. Estudios previos de laboratorio demuestran que las larvas de *L. pyrrha* tuvieron un mejor desarrollo con hojas de *B. cordata* que con hojas de *W. urens*, debido a la alta concentración de nitrógeno y agua de las primeras. Sin embargo, se desconoce por qué en condiciones naturales las hembras de *L. pyrrha* prefieren un hospedero de menor calidad nutricional como lo es *W. urens*. En el presente estudio se investigaron (1) los patrones de distribución de las oviposturas de *L. pyrrha* en plantas y hojas de *W. urens*, (2) la mortalidad de la larvas de *L. pyrrha* depositadas artificialmente en plantas de *W. urens* y *B. cordata* en el campo, y (3) las preferencias de oviposición y alimentación de *L. pyrrha* hacia hojas de *W. urens* y de *B. cordata* bajo condiciones controladas. Las oviposturas de *L. pyrrha* fueron depositadas en la zona distal de las hojas maduras e intermedias de las plantas de *W. urens* con > 0.6 m de altura situadas en parches abiertos sin sombra. Las tasas de supervivencia de las larvas depositadas en las hojas de *W. urens* en el campo fueron mayores que en las registradas en las que se depositaron en hojas de *B. cordata*, debido a que en el primer hospedero construyeron refugios de mejor capacidad y resistencia. Asimismo, las hembras de *L. pyrrha* prefieren ovipositar y alimentarse de las hojas de *W. urens* que de las de *B. cordata*. Todos estos resultados indican que las larvas de *L. pyrrha* seleccionan hojas de *W. urens* debido a que en las hojas de esta planta pueden construir un refugio resistente con capacidad para albergar una gran cantidad de larvas lo cual garantiza obtener los potenciales beneficios del hábito gregario.

Palabras clave: tricomas foliares, selección de hábitat, preferencia de oviposición, preferencia alimentaria, *Wigandia urens*, *Buddleia cordata*.

ABSTRACT

Gregarious larvae of *Lophoceramica pyrrha* (Druce) (Lepidoptera: Noctuidae) feed almost exclusively on leaves of *Wigandia urens* (Ruiz et Pavón) (Hydrophyllaceae) although occasionally it is possible to find some larvae on *Buddleia cordata* Kunth (Loganiaceae) and *Dahlia coccinea* Cav. (Asteraceae) at the ecological reserve Pedregal de San Ángel in Mexico City. Previous experimental studies indicate that larvae of *L. pyrrha* grew better on leaves of *B. cordata* than on leaves of *W. urens* due to the higher content of nitrogen and water. However, it is not known why females of *L. pyrrha* prefer to oviposit on a host of lower quality like leaves of *W. urens* in natural conditions. In this study, we explore (1) the patterns of spatial distribution of egg hatches of *L. pyrrha* within a plant and leaves of *W. urens*, (2) the mortality of larvae of *L. pyrrha* artificially deposited on leaves of *W. urens* and *B. cordata* in the field, and (3) the preferences for oviposition and feeding of larvae of *L. pyrrha* on leaves of *W. urens* and *B. cordata* under controlled conditions. Egg hatches of *L. pyrrha* were mainly distributed on the distal area of intermediate and mature leaves of plants of *W. urens* with > 0.6 m height located in unshaded patches. Survivorship rates of larvae in the field were higher on leaves of *W. urens* than on leaves of *B. cordata* due to the higher probability to construct a better shelter on *W. urens* leaves. Females of *L. pyrrha* prefer to oviposit and to feed on leaves of *W. urens* than on leaves of *B. cordata*. All these results indicate that larvae of *L. pyrrha* select leaves of *W. urens* where they can construct a resistant shelter that can support a high number of larvae, which could obtain the potential advantages of the gregarious behavior.

Key words: leaf trichomes, habitat selection, oviposition preference, feeding preference, *Wigandia urens*, *Buddleia cordata*.

INTRODUCCIÓN

La selección de la planta hospedera por los insectos herbívoros es un proceso estrechamente relacionado con su desempeño, supervivencia y fecundidad (Thompson, 1986). Los metabolitos secundarios (Lindroth *et al.*, 1988; Schultz, 1988; Thompson y Pellmyr, 1991; Renwick y Chew, 1994), los nutrientes (Wolfson, 1980; Myers, 1985; Loader y Damman, 1991), el estilo de vida (parasítico o forrajeador; Thompson, 1986) y los enemigos naturales (Damman, 1987; Denno *et al.*, 1990; Singer *et al.*, 2004) son algunos de los factores que determinan la selección de la planta hospedera.

Las larvas gregarias de diferentes especies de insectos construyen refugios o nidos que ayudan a tolerar los efectos de los enemigos naturales y mejoran las condiciones microclimáticas para el desarrollo larval (Stamp y Bowers, 1990). Evidencias empíricas (Morris, 1972) y experimentales (Ito, 1977; Shiga, 1979; Damman, 1987; Eubanks *et al.*, 1997; Jones *et al.*, 2002; Abarca, 2009) demuestran que las larvas fuera de un refugio tienen una mayor mortalidad debido a enemigos naturales. Damman (1987), por ejemplo, encontró que las larvas de *Omphalocera munroei* Martin (Lepidoptera: Pyralidae) prefieren las hojas maduras de *Asimina* spp. (Annonaceae) donde pueden construir un refugio para protección contra depredadores.

La construcción de refugios por insectos puede también regular la temperatura y los cambios de humedad y proveer protección contra el viento, la radiación solar y el frío (ver referencias en Fukui, 2001). El mantenimiento de la humedad relativa en un nido, por ejemplo, puede facilitar el proceso de muda de *Archips cerasivoranus* (Fitch) (Tortricidae) (Morris y Fulton, 1970) y de *Euphydryas phaeton* (Drury) (Nymphalidae) (Stamp, 1982).

Han sido documentadas las ventajas potenciales del hábito gregario de los insectos en comparación con los insectos solitarios, entre las que se cuentan: la eficiencia alimentaria (Wilson, 1975), la superación de las defensas de las plantas (Young, 1983), la evasión a enemigos naturales (Evans, 1982; Porter, 1983) y la posibilidad de construir refugios (Damman, 1987).

Lophoceramica pyrrha (Druce) (Lepidoptera) es un noctuidio gregario que se alimenta casi exclusivamente de las hojas de *Wigandia urens* (Ruiz et Pavón) Kunth (Hydrophyllaceae) en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, D.F. (México), aunque, en algunas ocasiones, es posible encontrar larvas de este noctuidio en hojas de *Buddleia cordata* Kunth (Loganiaceae) y en tallos y hojas de *Dahlia coccinea* Cav. (Asteraceae) (Cano-Santana y Oyama, 1994a). Las larvas de *L. pyrrha* construyen, desde el primer estadio, refugios doblando desde su ápice, y enrollando después, las hojas de *W. urens* utilizando la seda que producen; dichos refugios son utilizados como sitio de resguardo diurno, ya que salen a forrajear durante la noche (Cano-Santana, 1987); no obstante, en *D. coccinea* las larvas utilizan sus tallos huecos como sitios de resguardo (Z.C.-S., obs. pers.). Las hojas utilizadas para construir el refugio son consumidas por las larvas mediante una actividad de raspado, manteniendo intactas las nervaduras foliares, lo que permite que el refugio

no presente orificios de gran tamaño, pues el enrollamiento y la seda puede cubrirlos (Z.C.-S., obs. pers.).

Wigandia urens es un arbusto común en sitios perturbados del centro de México que presenta hojas hispidas (*i.e.*, con tricomas urticantes) y lisas dependiendo de las condiciones de sombra y precipitación (Cano-Santana y Oyama, 1992a; Pérez-Estrada *et al.*, 2000). Las hojas de *W. urens* presentan también tricomas glandulares (Cano-Santana, 1987), así como flavonoides (flavonoide 5, 4'-dihidroxi-6, 7-dimetoxiflavona) y terpenoides (farsenol-quinona y wigandol) (Gómez *et al.*, 1980). Sin embargo, estas defensas físicas y químicas no evitan el que esta especie interactúe con 17 especies de insectos que utilizan diferentes partes de la planta (Cano-Santana y Oyama, 1994b).

En condiciones de laboratorio, las larvas de *L. pyrrha* crecen mejor, sufren una menor mortalidad y tienen un menor tiempo de desarrollo alimentándose de hojas de *B. cordata* que aquéllas que se alimentan de hojas lisas de *W. urens* (Cano-Santana, 1987; Oyama *et al.*, 1994; Cuadro 1), que son las más frecuentes en la temporada de lluvias que corresponde a la temporada en que las larvas de esta especie están activas (Cano-Santana y Oyama, 1992a). Estas diferencias se correlacionan con el alto contenido de nitrógeno y agua de las hojas de *B. cordata* en relación con lo que tienen las hojas lisas de *W. urens*, aunque no se pueda decir lo mismo del fósforo (Cuadro 1). De hecho, el peso fresco de las larvas, la supervivencia y el tiempo de desarrollo de *L. pyrrha* están correlacionados significativamente con el contenido de nitrógeno de las hojas en ambos hospederos ($r = 0.625, 0.738$ y -0.282 ; g.l. = 14, 14 y 152, respectivamente; $P < 0.005$), así como la supervivencia de las orugas con el contenido de agua ($r = 0.512$, g.l. = 14, $P < 0.05$); sin embargo, el fósforo no se correlacionó con ninguna variable de desempeño (Z. Cano-Santana y R. Vergara, datos no publ.).

Las principales preguntas abordadas en este artículo son: (1) ¿cuáles son las características de las hojas y plantas donde las hembras de *L. pyrrha* ovipositan bajo condiciones naturales?, (2) ¿cuál es la mortalidad de las larvas que se desarrollan en *W. urens* y *B. cordata*?, y (3) ¿cuáles son las preferencias de oviposición de las hembras y de alimentación de las larvas de *L. pyrrha* hacia estos dos hospederos?

Predecimos que *L. pyrrha* selecciona y prefiere a *W. urens* debido a que su supervivencia en campo es mayor en este hospedero que en *B. cordata*, debido a que las larvas de esta especie tiene mayor posibilidad de construir un refugio, sin importar la pobreza nutricional, en términos de nitrógeno y agua, así como de la presencia de defensas físicas y químicas de *W. urens*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio: Este estudio fue realizado en su fase de campo en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) ubicada en el campus principal de la Universidad Nacional Autónoma de México en la ciudad de México. Tiene una extensión de 237.3 ha; una elevación de 2250 m, una temperatura media anual de 15.5°C y una precipitación anual de 870 mm. La temporada de lluvias ocurre de junio a octubre.

Su flora y artropodofauna es considerablemente diversa, con 377 especies de plantas (Castillo-Argüero *et al.*, 2009) y más de 817 especies de artrópodos (Rueda y Cano-Santana, 2009). Su vegetación ha sido clasificada como un matorral xerófilo, en el cual dominan los estratos herbáceo y arbustivo en tanto que en el estrato arbóreo dominan elementos generalmente menores de 6 m de *B. cordata* (Rzedowski, 1981; Cano-Santana, 1994a).

Sistema de estudio: El ciclo de vida de *L. pyrrha* es anual y las hembras se reproducen y ovipositan de mayo a septiembre. Cada hembra deposita sus huevos en oviposturas que contienen entre 80 y 200 huevos. La eclosión ocurre 10 días después de la oviposición y el desarrollo de la larva consiste en cinco a siete estadios y dura de 95 a 142 días (Cano-Santana, 1987). La planta hospedera utilizada por esta especie en el campo es casi exclusivamente *W. urens*, una planta subdominante de la REPSA, pues aporta < 0.5% de su producción primaria neta aérea (PPNA) (Cano-Santana, 1994a).

Una planta dominante en la REPSA es *Buddleia cordata*, un árbol dioico perenne de hasta 7 m de altura que aporta 11.3% de la PPNA (Cano-Santana, 1994a, b). Larvas de *L. pyrrha* han sido ocasionalmente observadas en esta especie (Cano-Santana y Oyama, 1994a). Sin embargo, aunque las hojas de *B. cordata* son grandes (5.5 - 24.0 cm × 1.5 - 10.5 cm), en general, son más pequeñas que las de *W. urens* (5.5 - 50.0 cm × 3.5 - 37.0 cm) (Rzedowski y Rzedowski, 2001).

Distribución de las oviposturas: Las características de las plantas y hojas de *W. urens* utilizados por *L. pyrrha* para ovipositar, así como del ambiente en que estas plantas se encuentran, fueron registradas entre junio y septiembre de 1992, seleccionando plantas por vagabundeo dentro de la REPSA. La siguiente información fue registrada cada vez que una ovipostura era encontrada: i) ubicación de la planta hospedera (en sombra o condiciones abiertas); ii) altura de la planta; iii) orientación de la hoja utilizada, iv) área de la hoja, calculada a partir de su longitud y anchura asumiendo una forma elipsoidal; v) posición en la hoja (parte distal, intermedia o basal) y vi) tipo de hoja (lisa o hispida). Se tomaban en cuenta también aquellas agregaciones de larvas recién eclosionadas, las cuales nunca se alejan del sitio en el que se deposita la ovipostura.

Supervivencia: La supervivencia de las larvas en *W. urens* y *B. cordata* fue comparada en campo. En 1991, fueron utilizadas quince familias de larvas del primer estadio, ocho de ellas obtenidas de los huevos colectados en campo sobre *W. urens* (grupo WW1) y siete a partir de las hembras criadas en el laboratorio como larvas con hojas de *B. cordata* durante la temporada anterior (grupo WB). Cada familia fue dividida en cuatro grupos de tamaño similar y cada grupo fue cuidadosamente transferido con un pincel a diferentes plantas de *W. urens* y *B. cordata* (dos grupos por especie de planta). En 1992, diez familias fueron colectadas en el campo (grupo WW2) y fueron tratadas de la misma manera. Las larvas se depositaron en hojas maduras de ambas especies y, en el caso de *W. urens*, sobre hojas lisas (*i.e.*, sin tricomas urticantes). Las larvas fueron contadas cada diez días en 1991 y cada siete en 1992. Para fines prácticos se consideró que las larvas

ausentes en la hoja estaban muertas, ya que éstas tienen una conducta de forrajeo parasítica (*i.e.*, no abandonan nunca a la planta hospedera). Los resultados de las tasas de supervivencia de cada familia fueron comparados entre especies utilizando pruebas de χ^2 (Zar, 2010).

Preferencia de oviposición: El efecto de la alimentación larval en las preferencias de oviposición de las hembras de *L. pyrrha* hacia los hospederos alternativos (*W. urens* vs. *B. cordata*) fue examinada en una serie de ensayos con individuos criados en laboratorio. Para ello, 13 oviposturas fueron colectadas en plantas de *W. urens* y, cuando las larvas eclosionaron, cinco de las familias fueron alimentadas con hojas de *B. cordata* y las restantes ocho con follaje de *W. urens*. Después de la emergencia de los adultos, cada hembra fue colocada con 1-3 machos en un cilindro de malla de 14 cm de diámetro × 30 cm de altura. Cada cilindro contenía una hoja lisa de *W. urens* y una hoja de *B. cordata* de tamaño similar, las cuales podrán variar entre 10 y 14 cm de longitud. Después de 24 h las hojas fueron revisadas, registrándose el hospedero utilizado para ovipositar. Si las hembras no ovipositaban, las hojas eran cambiadas cada 24 h hasta que ocurría la oviposición. Se compararon las frecuencias en las que ovipositaron las hembras en cada hospedero utilizando una prueba de χ^2 , bajo la hipótesis nula de que las frecuencias serían iguales en cada planta hospedera.

Preferencias de alimentación: Las preferencias de alimentación de orugas del primer, tercer y quinto estadios larvales se determinaron ofreciéndoles simultáneamente hojas jóvenes y maduras de *B. cordata* y *W. urens*, y siempre se utilizaron hojas lisas de *W. urens*. Las hojas fueron cortadas en piezas de 4 × 4 cm y las cuatro piezas fueron colocadas en un contenedor plástico de 9 cm de diámetro y 8 cm de altura. Las larvas utilizadas en este ensayo fueron colectadas en plantas de *W. urens*, privadas de alimento durante 24 h y luego transferidas a los contenedores. Por cada contenedor fueron utilizadas 31 larvas del primer estadio, 22 del tercero y 13 del quinto, fueron establecidas seis repeticiones. Los contenedores fueron colocados en obscuridad a una temperatura de 16.4°C. El área consumida de cada pieza de hoja fue registrada a las 6, 12 y 24 h después del inicio del experimento. Esto se logró utilizando un acetato transparente pintado con una cuadrícula de puntos equidistantes separados 2 mm entre sí. El porcentaje de área consumida fue calculado dividiendo el número de puntos encontrados en la zona faltante (× 100) entre el número de puntos encontrados en la hoja completa reconstruida.

Los datos transformados como \sqrt{x} fueron comparados con un análisis de varianza de dos vías (Zar, 2010) probando el efecto de la especie de planta y la edad de la hoja. Fue utilizada una prueba de Tukey para encontrar diferencias entre celdas.

RESULTADOS

Se registraron en el campo 67 oviposturas en total sobre hojas de *W. urens*. Éstas se encontraron en hojas orientadas en cualquier dirección respecto al eje de la planta ($\chi^2 = 4.224$, g.l. = 3, $P > 0.1$), pero el 86.6% de ellas se encontraron en hospederos localizados en hábitats abiertos sin sombra, y el

77.6% sobre hojas lisas, pues el resto se asentó sobre hojas hispadas. Las hembras prefirieron ovipositar en la zona distal de la lámina foliar más que en la parte media o basal de la hoja (distal: 71.6%, media: 22.4%, basal: 6.0%; $\chi^2 = 46.96$, g.l. = 2, $P < 0.001$).

Las oviposturas se localizaron en plantas de un rango de altura de 0.62 a 2.82 m; sin embargo, la mayoría de ellas (70.1%) se encontró en plantas de 1.50 a 2.0 m de altura. Las hembras de *L. pyrrha* seleccionan hojas de 84 a 1194 cm², pero 75.6% de las oviposturas se registraron en hojas de entre 250 y 750 cm².

En todas las familias del grupo WW1 las larvas cultivadas en *W. urens* tuvieron una mayor supervivencia que las larvas ubicadas en las hojas de *B. cordata* (Fig. 1). Las larvas depositadas en *B. cordata* murieron antes de 15 días después del inicio de los ensayos, excepto en la familia WW1e (Fig. 1e), que permaneció en el hospedero por más de 20 días. Las larvas obtenidas de las hembras criadas en laboratorio con hojas de *B. cordata* (grupo WB) presentaron patrones similares al grupo WW1. En la mayoría de los casos (seis de nueve), las larvas colocadas sobre *W. urens* sobrevivieron mejor que sobre *B. cordata* (Fig. 2), sin embargo, las larvas permanecieron por mayor tiempo en este último hospedero. Sólo la familia WBd sobrevivió mejor en las hojas de *B. cordata* que en las hojas de *W. urens* (Fig. 2d), en tanto que las familias WbC y WbF no mostraron diferencias en supervivencia entre hospederos (Figs. 2c y f).

Por otra parte, nueve de 11 familias del grupo WW2 sobrevivieron mejor en plantas de *W. urens* (Fig. 3), una lo hizo mejor sobre *B. cordata* (Fig. 3b) y en otra más no hubo diferencias significativas (Fig. 3k).

En general, la mayoría de las familias de larvas depositadas en hojas de *B. cordata* no pudieron enrollar la hoja de ni construir un refugio como los que se encuentran típicamente en *W. urens*. Las larvas sólo pudieron agruparse bajo la superficie de la lámina foliar cubierta por una red de seda. Sólo la familia WW2b pudo construir un refugio en *B. cordata*, el cual duró entre 28 y 35 días (Fig. 3b). La hoja en la que este grupo de larvas se desarrolló sufrió abscisión debido probablemente al exceso de peso de las larvas en crecimiento.

Preferencias de oviposición y alimentación. Tanto las hembras alimentadas con follaje *B. cordata* cuando larvas (grupo B), como las alimentadas con follaje de *W. urens* (grupo W) prefirieron ovipositar sobre las hojas de *W. urens* (86.7% del grupo B, $\chi^2 = 8.067$, g.l. = 1, $P < 0.005$, $n = 15$; 94.7% del grupo W, $\chi^2 = 15.210$, g.l. = 1, $P < 0.001$, $n = 19$), y no se registraron diferencias significativas entre grupos ($\chi^2 = 0.335$, g.l. = 1, $P > 0.5$).

En los experimentos de alimentación con larvas de diferentes estadios se encontró que, en todos los casos, *L. pyrrha* se alimentó preferentemente de las hojas de *W. urens*; asimismo, las larvas del primer y tercer estadios prefirieron alimentarse con hojas maduras de *W. urens* (Cuadro 2).

DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio indican que *W. urens* en la planta hospedera apropiada para albergar a las larvas gregarias

de *L. pyrrha*. Esto puede explicarse por el hecho de que *W. urens* tiene hojas de gran tamaño con nervaduras resistentes, que permiten que este insecto pueda construir un refugio con suficiente capacidad de albergar a una familia completa de larvas, favoreciendo la agregación y los beneficios de esta conducta. Se ha registrado que larvas aisladas de *L. pyrrha* crecen más lento y tardan más en alcanzar el estado de pupa (Cano-Santana y Oyama, 1992b). Por otro lado, se ha discutido que las larvas de Lepidoptera que viven en forma agregada pueden tener mejor termorregulación, localizan más rápido el alimento, presentan una tasa de consumo más elevada, se defienden mejor ante los enemigos naturales y tienen más facilidad para construir un refugio (Stamp, 1980; Stamp y Bowers, 1991). Sólo en un caso, las larvas de *L. pyrrha* pudieron alcanzar el tercer estadio en plantas de *B. cordata*; no obstante, las hojas de esta especie probablemente no pueden resistir el peso de las larvas en crecimiento. En la ocasión que fue observada una familia de larvas de *L. pyrrha* de manera natural sobre *B. cordata*, las larvas del quinto estadio estaban apiñadas dentro del refugio con grandes orificios de 4 a 7 mm de diámetro entre las nervaduras de las hojas que permitían ver a las orugas dentro de él apiñadas y sujetándose entre ellas con sus propatas (Z.C-S., obs. pers.). Los refugios construidos por *L. pyrrha* pueden tener tres funciones posibles y no excluyentes: (1) protección contra sus enemigos naturales, (2) protección contra las condiciones microclimáticas adversas, y (3) posibilidad de mantener unida a toda la familia durante todo el estado larvario. Castillo-López (1996), por ejemplo, encuentra que dentro del refugio en un día nublado y frío, hay una mayor temperatura (14-23°C) que en el medio exterior (10-19°C), entre las 0800 y las 1600 h.

Las larvas gregarias de *L. pyrrha* pueden vivir en grandes grupos (más de 80 larvas) dentro de un solo refugio construido en las grandes hojas de *W. urens*. Este comportamiento podría ser desarrollado independientemente de la calidad de la planta hospedera en términos de metabolitos secundarios o de contenido de nutrientes. En este caso, aunque las larvas de *L. pyrrha* crecen rápidamente con una dieta de hojas de *B. cordata* (Cano-Santana, 1987; Oyama *et al.*, 1994; Cuadro 1), éstas son incapaces de construir un refugio adecuado en esta planta y mantener alta supervivencia. Esta situación también ocurre en las larvas de *Omphalocera muroei*, pues éstas prefieren hojas maduras con bajo contenido de nutrientes que hojas jóvenes de *Assimina* spp. debido a que sólo en las hojas maduras pueden construir un refugio que las proteja de sus enemigos naturales (Damman, 1987).

El tamaño de la hoja y la altura de la planta son variables que influyen en el uso de las larvas de *L. pyrrha*. Las hembras prefieren ovipositar en hojas intermedias y maduras de más de 250 cm² y en plantas con alturas superiores a 1.5 m. Esta preferencia es independiente de la abundancia de plantas de *W. urens*, puesto que en la REPSA, la estructura de la población de esta especie está dominada por plantas pequeñas menores a 1.0 m (Cano-Santana, 1987).

La preferencia de oviposición en las mariposas es afectada por la radiación solar (Rauscher, 1979; Williams, 1983; Grossmueller y Lederhouse, 1985) y por lo tanto los huevos

de estos insectos pueden estar distribuidos de acuerdo a la orientación de las plantas; sin embargo, en este trabajo no se encontró una orientación preferencial de la hoja para depositar las oviposturas por parte de las hembras de *L. pyrrha*. Se esperaba que las hembras tuviesen preferencia para depositar los huevos en hojas orientadas hacia incide menor radiación solar (*i.e.*, al norte en el hemisferio norte), por tratarse de larvas de hábitos nocturnos.

Por otro lado, la preferencia de las hembras a ovipositar en la zona distal de la hoja se explica porque esto facilita que las larvas de los primeros estadios puedan doblar la hoja desde su ápice facilitando la construcción de un refugio.

Los datos obtenidos sobre la alta frecuencia de oviposturas en plantas localizadas en sitios abiertos y en hojas lisas de *W. urens* deben tomarse con cuidado y no interpretarse como indicios de hábitats preferentes para las hembras que allí depositan los huevos, ya que en tanto no se sepa la oferta de plantas hospederas en cada tipo de hábitat (abierto vs. sombreado) ni la proporción de hojas hispadas y lisas en *W. urens* durante el periodo de estudio, no es posible concluir preferencia. Es sabido que la frecuencia de hojas hispadas es más alta en la temporada de secas y en hábitats soleados (Cano-Santana y Oyama, 1992a; Pérez-Estrada *et al.*, 2000).

A pesar de que algunos insectos fitófagos muestran una correlación positiva entre la preferencia de oviposición y el desempeño en una planta hospedera específica (Copp y Davenport, 1978; Williams, 1983; Leather, 1985); también en muchos casos ha sido reportada una pobre correlación (Chew, 1977; Smiley, 1978; Courtney, 1981; Rausher, 1983; Roininen y Tahvanainen, 1989). Las hembras de *L. pyrrha* prefieren ovipositar en plantas de *W. urens* que, aunque tienen una menor calidad nutricional (Cuadro 1), ofrecen grandes posibilidades de construir un refugio, lo cual incrementa las probabilidades de supervivencia de su progenie. Además, se probó que esta conducta no depende del alimento que tuvo la hembra durante el estado larvario, lo que sugiere que hay una estrecha relación coevolutiva entre ambas especies que determina que las hembras de *L. pyrrha* reconozcan a *W. urens* como su hospedero natural. En resumen, la composición química no es el único factor importante que determina las preferencias de alimentación y oviposición de las especies de insectos. En este caso, se concluye que la posibilidad de construir un refugio adecuado es lo que determina la estrecha relación entre *L. pyrrha* y *W. urens*.

AGRADECIMIENTOS

Este artículo está dedicado a nuestro maestro y amigo, el Dr. Santiago Zaragoza Caballero, cuyo ejemplo nos ha servido de inspiración para abordar estudios de entomología en nuestras carreras profesionales. Agradecemos a Daniela Fernández y a Marco A. Romero Romero su apoyo técnico para la preparación del manuscrito. Gracias a Ricardo Vergara por proporcionarnos generosamente los datos de riqueza nutricional de *B. cordata*. Dos revisores anónimos mejoraron sustancialmente el manuscrito. Por último, agradecemos al Dr. José Luis Navarrete-Heredia su amable invitación a participar en el número de homenaje al querido Dr. Zaragoza.

LITERATURA CITADA

- Abarca Z., M. 2009. Construcción de refugios de *Gephyra cynisca* (Lepidoptera: Pyralidae): efecto sobre la depredación y la calidad alimenticia del follaje. Tesis de maestría. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Cano-Santana, Z. 1987. Ecología de la relación entre *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) y sus herbívoros en el Pedregal de San Ángel, D.F. (México). Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Cano-Santana, Z. 1994a. Flujo de energía a través de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) y productividad primaria neta aérea en una comunidad xerófita. Tesis doctoral. Centro de Ecología y UACPyP-CCH, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Cano-Santana, Z. 1994b. La reserva del Pedregal como ecosistema. (pp. 149-158). In: Rojo, A. (comp.). *Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Ángel: ecología, historia natural y manejo*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Cano-Santana, Z. y K. Oyama. 1992a. Variation in leaf trichomes and nutrients of *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) and its implications for herbivory. *Oecologia*, 92: 405-409.
- Cano-Santana, Z. y K. Oyama. 1992b. Tricomas foliares, calidad del alimento y eficiencias de alimentación y crecimiento de *Lophoceramica pyrrha*. *Southwest. Entomol.*, 17: 333-339
- Cano-Santana, Z. y K. Oyama. 1994a. Ámbito de hospederos de tres especies de insectos herbívoros de *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae). *Southwest. Entomol.*, 19: 167-172
- Cano-Santana, Z. y K. Oyama. 1994b. *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae): un mosaico de recursos para sus insectos herbívoros. *Acta Bot. Mex.*, 28: 29-39
- Castillo-Argüero, S., Y. Martínez-Orea, J. A. Meave, M. Hernández-Apolinar, O. Núñez-Castillo, G. Santibáñez-Andrade y P. Guadarrama-Chávez. 2009. Flora: susceptibilidad de la comunidad a la invasión de malezas nativas y exóticas. (pp. 107-141). In: Lot, A. y Z. Cano-Santana (eds.). *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Castillo-López, J.L. Ecología de la relación entre *Lophoceramica pyrrha* (Lepidoptera: Noctuidae) y *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) en la Reserva del Pedregal de San Ángel, D.F. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Chew, F. S. 1977. Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous food plants. II. The distribution of eggs on potential food plants. *Evolution*, 31:568-579.
- Copp, H. N. y D. Davenport. 1978. *Agraulis* and *Passiflora*. I. Control of specificity. *Biol. Bull.*, 155: 98-112.
- Courtney, S. P. 1981. Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous food plants. III. *Anthocaris cardamides* (L.). Survival, development and oviposition on different host plants. *Oecologia*, 51:91-96.

- Damman, H. 1987. Leaf quality and enemy avoidance by the larvae of a pyralid moth. *Ecology*, 68: 88-97.
- Denno R. F., S. Larsson y K. L. Ohnslead. 1990. Role of enemy-free space and plant quality in host-plant selection by willow beetles. *Ecology*, 71:124-137.
- Eubanks, M. D., K. A. Nesci, M. K. Petersen y Z. Liu. 1997. The exploitation of an ant-defended host plant by a shelter-building herbivore. *Oecologia*, 109: 454-460.
- Evans, E. W. 1982. Influence of weather on predator/prey relations: sting bugs and tent caterpillars. *J. N. Y. Entomol. Soc.*, 90: 241-246.
- Fukui, A. 2001. Indirect interactions mediated by leaf shelters in animal-plant communities. *Popul. Ecol.*, 43: 31-40.
- Gómez, F., L. Quijano, I. S. Calderón y T. Ríos. 1980. Terpenoids isolated from *Wigandia kunthii*. *Phytochem.*, 19: 2202-2203.
- Grossmueller, D. W. y R. C. Lederhouse. 1985. Oviposition site selection: an aid to rapid growth and development in the tiger swallowtail butterfly, *Papilio glaucus*. *Oecologia*, 66: 68-73.
- Ito, Y. 1977. Birth and death. (pp. 101-127). In: Hidaka, T. (ed.). *Adaptation and speciation in the fall webworm*. Kodansha, Tokio.
- Jones, M.T., I. Castellanos y M.R. Weiss. 2002. Do leaf shelters always protect caterpillar from invertebrate predators? *Ecol. Entomol.*, 27: 753-757.
- Leather, S. R. 1985. Oviposition preferences in relation to larval growth rates and survival in the pine beauty moth, *Panolis flamens*. *Ecol. Entomol.*, 10:213-217.
- Lindroth, R. L., J. M. Scriber y M. T. S. Hsia. 1988. Chemical ecology of the tiger swallowtail: mediation of host use by phenolic glycosides. *Ecology*, 69: 814-822.
- Loader, C. y H. Damman. 1991. Nitrogen content of food plants and vulnerability of *Pieris rapae* to natural enemies. *Ecology*, 72: 1586-1590.
- Morris, R. F. 1972. Predation by wasp, birds and mammals on *Hyphantria cunea*. *Can. Entomol.*, 108: 833-836.
- Morris, R. F. y W. C. Fulton. 1970. Models for the development and survival of *Hyphantria cunea* in relation to temperature and humidity. *Mem. Ent. Soc. Can.*, 70: 1-60.
- Myers, J. H. 1985. Effects of physiological condition on the cabbage white butterfly, *Pieris rapae*. *J. Anim. Ecol.*, 54: 193-204.
- Oyama, K., Z. Cano-Santana y S. Careaga. 1994. Estudios sobre la interacción herbívoro-planta en el Pedregal de San Ángel, D.F. (pp. 301-311). In: Rojo, A. (comp.). *Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Ángel: ecología, historia natural y manejo*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Pérez-Estrada, L., Z. Cano-Santana y K. Oyama. 2000. Variation in leaf trichomes in *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae): proximal causes and physiological consequences. *Tree Physiology*, 20: 629-632.
- Porter, K. 1983. Basking behavior in larvae of butterfly *Euphydryas aurina*. *Oikos*, 38: 308-312.
- Rausher, M. D. 1979. Larval habitat suitability and oviposition preference in three related butterflies. *Ecology*, 60: 503-511.
- Rausher, M. D. 1983. Ecology of host-selection behavior in phytophagous insects. (pp. 223-257). In: Denno, R. F. y M. S. McClure (eds). *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*. Academic Press, Nueva York.
- Renwick, J. A. A. y F. S. Chew. 1994. Oviposition behavior in Lepidoptera. *Ann. Rev. Entomol.*, 39: 377-400.
- Roininen, H. y J. Tahvanainen. 1989. Host selection and larval performance of two willow-feeding sawflies. *Ecology*, 70:129-136.
- Rueda, A.M. y Z. Cano-Santana. 2009. Artropodofauna. (pp. 171-201). In: Lot, A. y Z. Cano-Santana (eds.). *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Rzedowski, J. 1981. *Vegetación de México*. Limusa, México.
- Rzedowski, J. y G. C. Rzedowski. 2001. *Flora fanerogámica del Valle de México*. Centro Regional del Bajío, Instituto de Ecología, A.C., Pátzcuaro, Michoacán.
- Schultz, J. C. 1988. Many factors influence the evolution of herbivore diets, but plant chemistry is central. *Ecology*, 69:896-897.
- Shiga, M. 1979. Population dynamics of *Malacosoma neustria testacea* (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Bull. Fruit Tree Res. St. A6*: 59- 168.
- Singer, M. S., D. Rodrigues, J. O. Stireman y Y. Carriere. 2004. Roles of food quality and enemy-free space in host use by a generalist insect herbivore. *Ecology*, 85: 2747-2753.
- Smiley, J. T. 1978. Plant chemistry and the evolution of host specificity: new evidence from *Heliconius* and *Passiflora*. *Science*, 201:745-747.
- Stamp, N. E. 1980. Egg deposition patterns in butterflies: Why do some species cluster their eggs rather than lay them singly? *Am. Nat.*, 115: 367-495.
- Stamp, N. E. 1982. Behavioral interaction of parasitoid on Baltimore checkerspot caterpillars *Euphydryas phaethon*. *Environ. Entomol.*, 11: 100-104.
- Stamp, N. E. y M. D. Bowers. 1990. Variation in food quality and temperature constraint foraging of gregarious caterpillars. *Ecology*, 71:1031-1039.
- Stamp, N. E. y M. D. Bowers. 1991. Indirect effect on survivors of caterpillars due to presence of invertebrate predators. *Oecologia*, 88: 325-330.
- Thompson, I. N. 1986. Oviposition behavior and searching efficiency in a natural population of braconid parasitoid. *J. Anim. Ecol.*, 12: 311-320.
- Thompson, I. N. y O. Pellmyr. 1991. Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera. *Ann. Rev. Entomol.*, 36: 65-89.
- Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology: the new synthesis*. Belknap Press, Cambridge
- Williams, K. S. 1983. The coevolution of *Euphydryas chalcedona* butterflies and their larval host plants. III. Oviposition behavior and host plant quality. *Oecologia*, 56:336-340.

Wolfson, J. L. 1980. Oviposition response of *Pieris rapae* to environmental induced variation in *Brassica nigra*. *Entomol. Exp. Appl.*, 27: 223-232.

Young, A. M. 1983. On the evolution of egg placement and gregariousness of caterpillars in the Lepidoptera. *Acta Biother.*, 32:43-60.

Zar, J. H. 2010. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River, Nueva Jersey.

Recibido:

Aceptado:

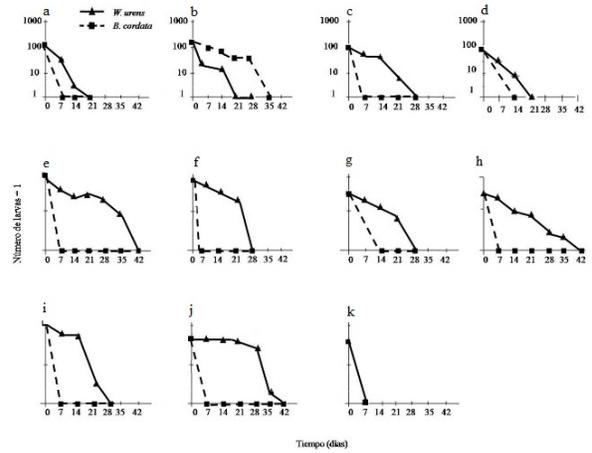


Figura 3. Curvas de supervivencia del grupo WW2 de las larvas de *L. pyrrha* en dos plantas hospederas. Estas larvas fueron obtenidas de los huevos colectados en campo sobre *W. urens* en 1992. En todos los casos $P < 0.05$ (prueba de χ^2) excepto en la familia k ($P > 0.05$).

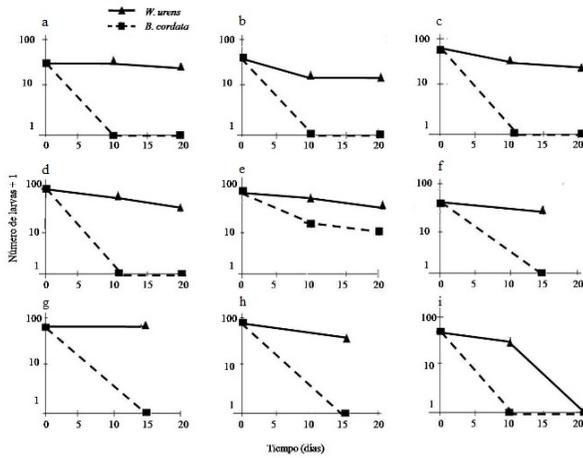


Figura 1. Curvas de supervivencia del grupo WW1 de las larvas de *L. pyrrha* en dos plantas hospederas. Estas larvas fueron obtenidas de los huevos colectados en campo sobre *W. urens* en 1991. En todos los casos $P < 0.001$ (prueba de χ^2).

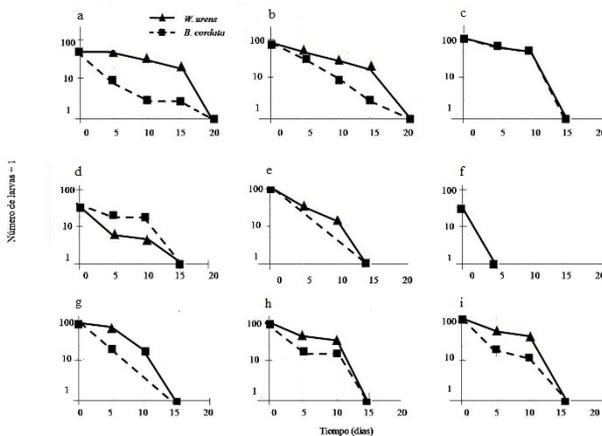


Figura 2. Curvas de supervivencia del grupo WB de las larvas de *L. pyrrha* en dos plantas hospederas. Estas larvas fueron obtenidas de las hembras criadas en el laboratorio alimentadas como larvas con hojas de *B. cordata* durante la temporada previa. En todos los casos $P < 0.05$ (prueba de χ^2) excepto en las familias c y f ($P > 0.05$).

Cuadro 1. Contenido de agua, nitrógeno y fósforo (% ± e.e.) de hojas hispidas y lisas (ambas de edad intermedia) de *W. urens* y de hojas jóvenes y maduras de *B. cordata* y su relación con tres variables de desempeño (± e.e.) de larvas de *L. pyrrha* alimentadas con esos cuatro tipos de hojas. El tamaño de muestra se señala entre paréntesis. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (prueba de Tukey). Datos de R. Vergara (no pub.), Cano-Santana (1987) y Cano-Santana y Oyama (1992a).

Variable	<i>Wigandia urens</i>		<i>Buddleia cordata</i>	
	Hispida	Lisa	Joven	Madura
N (% peso seco)	3.25 ± 0.14 (10) ^a	2.63 ± 0.09 (10) ^b	3.34 ± 0.13 (6) ^a	2.89 ± 0.13 (6) ^{ab}
P (% peso seco)	0.22 ± 0.01 (10) ^a	0.15 ± 0.01 (10) ^b	0.19 ± 0.01 (6) ^{ab}	0.10 ± 0.01 (6) ^c
Agua (% peso fresco)	58.2 ± 0.4 (16) ^a	51.9 ± 0.5 (16) ^c	55.5 ± 0.8 (15) ^{ab}	54.6 ± 1.3 (15) ^b
Peso de larvas (mg peso fresco) ¹	222.9 ± 36.4 (64) ^b	135.0 ± 16.5 (46) ^c	277.4 ± 13.4 (64) ^a	243.9 ± 31.0 (61) ^b
Mortalidad (%) ²	63.5 ± 11.0 (4) ^{ab}	88.8 ± 9.9 (4) ^a	32.8 ± 6.2 (4) ^b	64.7 ± 7.9 (4) ^{ab}
Tiempo de desarrollo (d) ²	72.1 ± 2.3 (37) ^b	88.8 ± 3.3 (10) ^c	56.4 ± 1.1 (64) ^a	59.3 ± 1.2 (43) ^a

¹Peso de las larvas a 48 días de cultivo desde el estadio 1. ²Desde larvas del estadio 1 hasta pupa

Cuadro 2. Preferencias alimentarias de la larvas de tres estadios de *L. pyrrha* en hojas jóvenes y maduras de *W. urens* y *B. cordata*. Se usaron hojas lisas de *W. urens* que son las de mayor disponibilidad en campo durante la época de lluvias. Los resultados del Andeva son mostrados por cada tiempo desde que inició el experimento. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$; g.l. = 1, 20. H = planta hospedera; E = edad de la hoja H × E = interacción. Los valores promedio seguidos con la misma letra no difieren estadísticamente con $P < 0.05$ (prueba de Tukey).

Tiempo (h)	% del área foliar consumida ± e.e						
	<i>W. urens</i>		<i>B. cordata</i>		F		
	Joven	Madura	Joven	Madura	H	E	H × E
Primer estadio							
6	6.4±1.6 ^a	7.6±2.0 ^a	1.2±1.2 ^b	1.6±1.6 ^b	13.768***	0.275	0.026
12	6.4±1.6 ^a	11.0±1.3 ^a	3.2±1.6 ^b	3.2±1.6 ^b	17.720***	14.570*	4.251
24	11.3±1.6 ^b	19.4±1.0 ^a	10.0±3.5 ^b	6.1±2.3 ^b	10.211**	0.827	7.892*
Tercer estadio							
6	1.0±1.0 ^a	4.0±2.4 ^a	0±0 ^a	0±0 ^a	3.263	1.023	1.023
12	1.6±1.6 ^b	9.7±3.2 ^a	1.6±1.6 ^b	0±0 ^b	6.819*	2.502	5.935*
24	6.4±4.8 ^b	32.1±4.0 ^a	12.9±5.6 ^b	4.4±3.1 ^b	6.243*	3.643	15.064**
Quinto estadio							
6	1.9±1.9 ^a	10.5±7.7 ^a	1.0±1.0 ^a	2.9±0.8 ^a	2.378	3.223	1.608
12	11.3±6.4 ^a	16.4±4.8 ^a	1.0±1.0 ^b	3.4±3.4 ^b	7.936*	0.599	0.062
24	19.4±4.8 ^a	27.4±4.8 ^a	6.4±1.6 ^b	3.4±3.4 ^b	24.592***	0.629	1.997