

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
MÉRIDA, VENEZUELA

*PALATABILIDAD, MIMETISMO Y
DEFENSAS QUÍMICAS EN POLILLAS
DIOPTINAE
(LEPIDOPTERA: NOTODONTIDAE)*

Br. Andrés M. ORELLANA B.

**Trabajo Especial de Grado
presentado como requisito
parcial para obtener el título
de Licenciado en Biología
bajo las tutorías de los Dres.
Miguel Alonso y L. Daniel Otero.**

Mérida - Febrero del 2000



INFORME DEL JURADO NOMBRADO POR EL CONSEJO DE LA FACULTAD DE CIENCIAS DE LA UNIVERSIDAD DE LOS ANDES PARA CONSIDERAR EL TRABAJO ESPECIAL DE GRADO DEL BACHILLER

En Mérida, a los 8 días del mes de Febrero del 2000, a las 9:00 AM, se reunieron los Profesores: Miguel Alonso, L. Daniel Otero y Samuel Segnini, de la Facultad de Ciencias; para revisar el Trabajo Especial de Grado que sobre el tema: "PALATABILIDAD, MIMETISMO Y DEFENSAS QUÍMICAS EN POLILLAS DIOPTINAE (LEPIDOPTERA: NOTODONTIDAE)", presentado por el Bachiller **ANDRÉS MIGUEL ORELLANA BORGES**. Titular de la Cédula de Identidad N° V-11 432 484, para optar al título de:

LICENCIADO EN BIOLOGÍA

En la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes. Acto seguido se procedió a oír la exposición que sobre el tema arriba mencionado realizó el Bachiller Orellana

Después del correspondiente interrogatorio, el Jurado procedió a deliberar sobre la calificación del trabajo sometido a su consideración.

Finalmente, el Jurado lo declaró **APROBADO** con la calificación de **VEINTE (20) Puntos**.

Prof. Miguel Alonso A.
(tutor)

Prof. L. Daniel Otero
(co-tutor)

Prof. Samuel Segnini

DEDICATORIA

A pesar de que mi padre (homónimo y descansando en paz) poco tuvo que ver con mi decisión de estudiar Biología, pues estoy consciente de que soy uno de esos casos en la familia en que nadie sabe “de donde saca esos gustos”, creo que es justo reconocerle otros méritos. Entre aquellos, destaca el apoyo incondicional y confianza que siempre tuvo en mí. Me complace recordar la mañana que irrumpí en su cuarto para avisarle que iba a coleccionar mariposas con unos amigos, eso ya hace unos 14 años. Al parecer, esa ocasión le fue un tanto confusa porque no tenía idea a donde iba ni con quién, sin embargo sólo me dijo “cuídate”. Tenía 13 años y acababa de revelar mi afición por la entomología. También le debo su comprensión. Pues, a pesar de haber transitado la idea como aspirante a militar (indudablemente influido por mi hermano; igualmente homónimo) y luego como Ingeniero Mecánico (a su sugerencia, porque supuso que esta era la carrera más parecida a la del ejército), supo entender que lo que deseaba era ser Biólogo (aunque en aquellos momentos yo no tenía idea de lo que eso significaba, ahora creo que sí y me alivio de ello).

Sabiendo que estos “capítulos” en una Tesis uno puede tomarse cierta libertad, expongo a continuación un fragmento de una carta que le envié a mi hermana Anymir, mientras ella andaba de Post-grado por la misma Florida que conocimos en los años 1979-1983. Este fragmento es revelador en su contenido holístico y humanista, y deseo que otras personas puedan leerlo. Debo recalcar que mi padre fue Doctor en la Universidad Pedagógica Experimental Libertador en Barquisimeto.

“El trabajo es una cuestión de desarrollo personal, de búsqueda de la excelencia, de promoción individual y social (...), no basta con ganar enormes sueldos si no se tiene una ruta hacia el crecimiento personal, que culmina (nunca culmina) en la autorealización como persona”.

Extraño las conversaciones sobre variados temas filantrópicos que hacíamos después del almuerzo. Nunca las olvidaré.

AGRADECIMIENTOS

Son varias las personas e instituciones a quienes deseo dejar plasmado algunas palabras de gratitud. Si en la siguiente enumeración he dejado de mencionar a alguna, estoy seguro que comprenderá que ha sido una omisión involuntaria.

Debo reconocer que ha sido muy valiosa la ayuda y receptividad que brindó el Grupo de Química Ecológica; al profesor Miguel Alonso por confiar en mi proposición inicial para trabajar esta tesis y por todo el apoyo intelectual que se comenzó a tejer desde entonces. A Milagros Pérez, quien se interesó en este trabajo para desarrollar su trabajo de investigación en post-grado de Química. Algunos de los resultados parciales emanados de su laboriosidad ha sido fuente que nutrió este Trabajo Especial de Grado. Paralelamente, reconozco que mis habilidades técnicas de químico que estuvieron por largo tiempo escondidas fueron despertadas por la ayuda dada por Lianne Aubert y Marisabel Avendaño. Conversaciones con el prof. Alberto Oliveros sobre cianógenos y temas relacionados resultaron ser provechosas.

Durante varias salidas al campo, la inquietud que se apoderó de mi mente por los Diopitinae afloró de manera espontánea. Sin embargo, debo reconocer que en gran parte se la debo a L. Daniel Otero quien me dio a conocer estas polillas y colaboró de sobremanera brindando asesoría y muchos datos inéditos que han sido muy valiosos para este trabajo.

En Panamá debo mucho al equipo humano del Smithsonian Tropical Research Institute quienes hicieron posible una beca a corto plazo (*Short Term Fellowship*) y en especial a la Oficina de Educación, personificada por Georgina DeAlba y Adriana Bilgray. Igualmente, agradezco muy sinceramente la receptividad de Annette Aiello y su orientación para la búsqueda de Diopitinae y de las plantas hospederas, así como la ayuda dada en muchos otros menesteres. Al INRENARE (ahora ANAM) por los permisos de colecta y exportación. De manera muy especial a la Familia Ventocilla-Rodríguez por brindar morada en su hogar en Gamboa. En la estación de la Isla Barro Colorado, tuve la suerte de poder intercambiar con Phylis Coley y su equipo, y en especial con Terry Marie Brncic, quien aportó la valiosa contribución referida a *Zunacetha annulata* y *Scotura nervosa* e identificó algunas plantas.

A James Fullard, quien impartió muchos ánimos para la realización de este trabajo, sugiriendo algunas ideas, y además ayudó al conseguir alguna de la literatura. Las primeras salidas de campo efectuadas para este trabajo, las hicimos en conjunto durante la realización de otro proyecto con Dioptrinae (ver Fullard *et al.*, 2000).

Debo especial gratitud a James S. Miller quien me confió parte de su laborioso trabajo cladístico de los Dioptrinae y muchos otros datos, sin los cuales este trabajo no contaría con un soporte logístico importante.

Las imágenes que acompañan este trabajo fueron digitalizadas gracias a la paciencia y experticia de Denis Torres y la Fundación AndígenA, a quienes deseo constatar mi gratitud.

Por último, y no por eso menos importante, a María Coromoto Erazo, quien participó de manera indirecta al estar presente en todo momento y a mi hijo Miguel Angel, educador de mi alma. La presencia emocional de ellos fue valiosa durante las salidas de campo que realicé en compañía de mi sombra.



Este trabajo se realizó en el Laboratorio del Grupo de Química Ecológica del Departamento de Química de la Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes; y ha sido financiado por los siguientes organismos:

-Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales; Balboa, República de Panamá.

-Comisión de Pregrado (CODEPRE), Universidad de los Andes.

y a través de recursos adicionales y bienes existentes del Grupo de Química Ecológica, a través del CDCHT Y CONICIT.

Merece mencionar que mis padres también aportaron recursos y financiaron toda mi carrera.

ÍNDICE DE CONTENIDO

Dedicatoria	ii
Agradecimientos	iii
Índice de contenido	vi
Índice de tablas y figuras	viii
Resumen	ix
Summary	xi
Introducción	1
Interacción planta-insecto: crisol de la especiación, mimetismo y defensas químicas	2
El interés que suscita los Dioptinae	5
Asociación de los Dioptinae con las plantas hospederas	7
El gremio o <i>guild</i> de herbívoros en las Passifloraceae: Heliconiinae y Josiini	8
Palatabilidad y defensas químicas en los Heliconiinae	9
Cuerpo de Hipótesis	10
Objetivos	10
Metodología	11
Obtención de los Dioptinae	12
Bioensayos	12
Obtención de las arañas	15
Análisis químico cualitativo	15
I. Despistaje de la actividad defensiva de la secreción protorácica	15
II. Caracterización de la actividad de origen químico en tejidos de Dioptinae	17
Identificación de sistemas miméticos	20
Resultados	21
La impalatabilidad y su distribución sistemática	22
Ensayos de palatabilidad en larvas	24
Asociación con las plantas hospederas	25
Defensas químicas	27

Asociaciones miméticas en los Dioprinae	31
Discusión	33
Impalatabilidad de los Dioprinae y las plantas hospederas	34
La impalatabilidad como un carácter polifilético.	36
Defensas químicas	38
Mimetismo en Dioprinae	41
Casos excepcionales: <i>Josia turgida</i> y <i>Scotura nervosa</i>	44
Conclusiones.	48
Literatura Citada.	51
Apéndices.	54
I- Jerarquización taxonómica	55
II- Datos individuales de palatabilidad de Dioprinae ensayados...	56
III- La araña tejedora, <i>Nephila clavipes</i> L. (Araneidae) como depredadora	60
IV- Datos de Notodontidae: Dioprinae criados por Annette Aiello.	62
V- Géneros y especies tipos de los Dioprinae	63
VI- Aspectos biológicos de algunos Dioprinae	64

ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

Figura 1 (Muestra ejemplar de Notodontidae y cladograma)	6
Figura 2 (Especies de Diopinae empleados en ese estudio).	14
Tabla 1: Localidades de colecta para las especies de Diopinae utilizadas en este trabajo. . .	14
Figura 3 (Esquema de trabajo, ¿palatable o impalatable?)	16
Figura 4 (Esquema de trabajo, obtención de fracción activa en <i>Josia radians</i>)	16
Figura 5 (Protocolo de trabajo, obtención de extracto "alcaloidal").	19
Figura 6: Ubicación cladística de la impalatabilidad en los Diopinae	23
Tabla 2: Número de individuos de Diopinae rechazados por las arañas <i>Nephila clavipes</i> . . .	23
Tabla 2a: Resumen de la aceptación y rechazo de los Diopinae según la tabla 2	24
Tabla 3: Estado actual del conocimiento de las plantas hospederas ... de Diopinae	26
Tabla 2b: Porcentaje de individuos rechazados ... de acuerdo al tipo de ...hospedera	27
Tabla 4: Palatabilidad de larvas de <i>Tenebrio</i> dosificadas con extractos... de <i>Josia radians</i> . .	28
Tabla 5: Especies en Diopinae... asociados con otros lepidópteros... en anillos miméticos .	29
Tabla 6: Plantas hospederas..., palatabilidad y posible atribución mimética...	32

Ver también ilustraciones y tablas en apéndices.

RESUMEN

Ciertos caracteres que están presentes en las polillas Dioptinae han llamado la atención para la realización de este trabajo. Siendo una subfamilia altamente derivada, sus llamativos colores y los hábitos diurnos son excepciones a la regla que predomina en la familia Notodontidae, las cuales exhiben coloración críptica y son de hábitos nocturnos. Estos caracteres en los Dioptinae hacen presumir de una condición aposemática, y por lo tanto de la existencia de defensas químicas. Las plantas hospederas, tradicionalmente referidas como una de las fuentes para la elaboración de este sistema defensivo, reforzó la idea de aposematismo. Adicionalmente, se hizo notorio que ciertos patrones de coloración se repetían tanto en especies dentro de este grupo, así como en diversas familias de lepidópteros diurnos, por lo que se supuso que el mimetismo era un fenómeno relativamente común entre estos insectos.

Individuos de varias especies de estas polillas fueron colectadas y ofrecidas a arañas *Nephila clavipes* (Araneidae) para verificar la palatabilidad como una medida de la presencia de defensas químicas. Los resultados se clasificaban en "rechazadas" y "aceptadas" en virtud del comportamiento demostrado por la araña en cada sesión de ensayo. Estos resultados demostraron que la impalatabilidad se distribuye de manera polifilética en los Dioptinae, siendo, al parecer, común a todos los Josiini y al conjunto de especies en los géneros *Zunacetha* y *Scotura*. Las polillas que resultaron ser palatables obedecen en mayor medida al hecho de que sus larvas utilizan plantas hospederas diferentes a las que se ubican en el orden Violales (familias Violaceae, Passifloraceae, Flacourtiaceae y Turneraceae), ya que las especies que utilizan estas plantas sí tienen capacidad para ser rechazadas por las arañas. No obstante, al menos dos especies, *Josia turgida* (y probablemente *J. aurifusa*) y *Scotura nervosa* (y probablemente *Zunacetha annulata*) no dieron resultados que se aproximasen completamente a ser "palatables" o "impalatables". Esto se debe a que más o menos la mitad de cada una de ellas fueron rechazada. Por un lado encontramos que esta segregación se corresponde al sexo, siendo los machos aceptados y las hembras rechazados. Por otro lado, siendo *S. nervosa* una especie facultativamente polífaga, adjudicamos tentativamente este hecho al tipo de hospedera en la cual terminó su ciclo larval. Si la completó en su hospedera natural (Violaceae) entonces sería un individuo no palatable.

La existencia de defensas químicas se evaluó siguiendo un protocolo que permitió descartar las secreciones protorácicas como entes activos frente a las arañas, por lo que se prosiguió la búsqueda de un extracto con actividad en los tejidos de las polillas. Se empleó *Josia radians* criados en el laboratorio y campo en *Passiflora capsularis*, su hospedero natural. Por el método colorimétrico de Dragendorff, se pudo recobrar evidencia de la existencia de alcaloides en extractos corridos en TLC. Dicho extracto demostró baja efectividad al ser aplicado a mariposas palatables (*Eurema* sp.: Pieridae) no obstante se requiere encontrar una dosis activa frente a *Nephila clavipes*.

A través de comparaciones, se elaboró una tabla que resume los patrones de coloración llamativos, presuntamente aposemáticos, y evidentes que se repiten en los Diptinae, tanto dentro de este grupo como en familias diversas de Lepidópteros. Tanto el mimetismo Müllleriano como Batesiano están presentes en los Diptinae, siendo éste último una nueva propuesta de las inferencias que se venían pregonando acerca de las relaciones miméticas en este grupo. El género *Erbessa* (tribu Diptini) está presente en casi todos los conjuntos miméticos propuestos. La condición palatable de una de las especies estudiadas, permite suponer que este género radia especies que son excelente mimos Batesiano en varios de los anillos miméticos existentes. Los Arctiidae y Riodinidae son los lepidópteros que con mayor frecuencia se unen a los sistemas miméticos incurridos por los Diptinae, pero estos tres grupos son pobremente representados en otros sistemas.

Este trabajo es solamente una puerta de entrada para diversos estudios, y un objetivo no explícito es precisamente la de dejar una base sobre la cual se desarrollen investigaciones posteriores.

SUMMARY

A set of characters and features found among moths of the subfamily Dioptinae have attracted our attention and were responsible for the elaboration of the present study. Having a highly derived position within the family Notodontidae, their colorful wings and diurnal behavior are considered to be exceptions to the conditions that rule among the Notodontids, which are almost universally cryptic and nocturnal. These characters within Dioptinae have elicited the presumption of the condition of aposematism, and thus the existence of a chemically-cued defensive system. Host-plant data, which are traditionally referred to as a source for the elaboration of defensive compounds, strengthened the idea of the occurrence of aposematism in these moths. Furthermore, it became evident that certain wing patterns appeared repeatedly within the group as well as among other diurnal lepidopteran families, thus enabling us to expect mimicry to be an important phenomenon within these insects.

Individuals of several species in the Dioptinae were offered to the giant golden-orbweb spider (*Nephila clavipes*: Araneidae) to test palatability as a measure of the presence of chemical defense. Results were classified as either accepted or rejected on the basis of the behavior displayed by the spider during each bioassay. The results showed that palatability is a polyphyletic character in the Dioptinae, being a common trait in the Josiini as well as in the clade *Zunacetha*+*Scotura*. Palatable moths are linked to records in non-Violaceous hostplant (i.e. Violaceae, Passifloraceae, Flacourtiaceae and Turneraceae), while those species reported on those families are highly likely to be rejected. Nevertheless, at least two species, *Josia turgida* (and probably *J. aurifusa*) and *Scotura nervosa* (and probably *Zunacetha annulata*) did not show results totally "palatable" or "unpalatable". This was a consequence of the fact that near half of the sample of each was rejected. On the one hand, this segregation corresponds to a high degree to the gender each specimen belong. On the other hand, being *S. nervosa* a facultative polyphagous moth, we address this fact to the host-plant species on which the larva finished its larval phase. If it completed it on its natural host (Violaceae) then the individual should be unpalatable.

The chemical defense was scored following a protocol that discarded prothoracic secretions as active agents against *Nephila* spiders, thus the search aimed towards an extract within moth tissues. We used field caught *Josia radians* reared on *Passiflora capsularis*, its natural host. The colorimetric method with Dragendorff's reagent revealed the presence of alkaloids on a sample extract run on thin layer chromatography. These extracts showed little activity when applied to blank palatable species (*Eurema* sp.: Pieridae) that were offered to the spiders, however a proper dose must be found to be active against *Nephila clavipes*.

Through comparisons, a table summarizing major and evident warningly or brilliant colored wing patterns that repeated among Dioptinae as well as in other families was constructed. Müllerian and Batesian mimicry is present in Dioptinae, being this last type an addition to previously referred mimetic associations in these moths. Moths in the genus *Erbessa* (tribe Diopitini) are usually present in the proposed assemblages. The palatable condition found in one species permits the extension that this genus radiates excellent Batesian mimics in existing mimicry rings. Moths in Arctiidae and butterflies in Riodinidae are the most frequent mimetic counterparts where Dioptinae participates, but the overalls are poorly represented in other rings.

The results given in this assay must be considered but a frontispiece for diverse studies, and one of the non-explicit objectives was to leave a background upon which future research should be based.

INTRODUCCIÓN

Interacción Planta-Insecto: Crisol de la Especiación, Mimetismo y Defensas Químicas.

En la interfase planta/herbívoro se genera una serie de fuerzas responsables de impulsar la generación de diversidad orgánica, hechos éstos que se ejemplifican en grupos tan especializados a la herbivoría como es el caso de los lepidópteros (Ehrlich & Raven, 1964; Miller, 1992). Una de las consecuencias de estas relaciones es la evolución de sistemas miméticos como métodos de defensa, en el que el empleo de la coloración aposemática y los compuestos secundarios de las plantas conforman sus principales requisitos (Brower, 1969; 1984; Brown, 1988; pero véase van Someren & Jackson, 1959). El mimetismo no es más que la capacidad que tienen algunas especies de imitar la apariencia de otras especies que presenten propiedades sensitivas particulares. Es un disfraz con el cual logran copiar las señales que emiten hacia los sentidos de recepción de los depredadores para “advertir” que poseen las mismas propiedades defensivas de sus modelos.

De acuerdo con Vane-Wright (1980) “... el mimetismo involucra a un organismo (el mimo) el cual simula las propiedades de una señal de un segundo organismo vivo (el modelo) que son percibidos como señales de interés por un tercer organismo vivo (el operador), de tal forma que el mimo gana en *fitness* o capacidad adaptativa, como el resultado de la identificación por parte del operador como si fuera una muestra del modelo” (véase también Pasteur (1982) quien emplea convincentemente el término *dupe* (embaucado o engañado) en vez de operador).

En Lepidoptera, básicamente se distinguen el mimetismo Batesiano y el mimetismo Mülleriano. En el primero de estos, el modelo presenta algún tipo de defensa en particular, siendo así una especie impalatable, mientras que el mimo no, que por lo tanto es palatable. Esto da como resultado que la convergencia en señales (p. ej. la coloración) sea beneficiosa para el mimo, pero para el modelo implicaría que su capacidad de emisión se diluye. En el caso del tipo Mülleriano, las dos o más especies involucradas son impalatables, y tienden a una convergencia en la apariencia, especialmente en la coloración, creándose un gremio de especies que comparten un patrón de coloración o anillo mimético, lo cual facilita el reconocimiento por memoria de los depredadores (el operador). En este caso, no se distinguen modelo ni mimo, ya que los involucrados poseen las mismas propiedades defensivas. Una clasificación sistemática detallada de los diferentes tipos de mimetismo, la presenta Vane-Wright (1976) y una versión más asimilable es la de Pasteur (1982).

Conviene aclarar los conceptos de aposematismo y crípticismo, ya que serán útiles. En el primer caso, se dice (p. ej. Bowers, 1993) que el organismo envuelto debe poseer alguna capacidad defensiva, generalmente de naturaleza química, y su coloración es llamativa (*warningly colored*). Según esta autora, no todas aquellas especies llamativas son aposemáticas. Los organismos crípticos por su parte se valen del camuflaje y simulan objetos inanimados que conforman parte del ambiente donde viven (p. ej. una hoja, roca, rama...). La intención de los organismos aposemáticos es la de llamar la atención y ser fijados en la memoria de los depredadores como una experiencia desagradable, mientras que los crípticos intentan pasar desapercibidos. Esta dualidad presente en mariposas neotropicales es vista por Brown (1988) como propiedades que funcionan de acuerdo al comportamiento y a los niveles de luminosidad que inciden sobre el estrato particular del bosque que habita el insecto.

No es difícil reconocer la existencia de sistemas miméticos en lepidópteros cuando están involucradas las señales visuales. Cuando se evidencia la existencia de varias especies que comparten los mismos patrones de coloración, ya se puede comenzar a sospechar la existencia de aposematismo y por tanto de defensas químicas. Así, no es de extrañar que se atribuya *a priori* propiedades de impalatabilidad a una especie con coloración presuntamente aposemática y que además estén envueltas en algún anillo mimético. La idea se ve reforzada si se adiciona el hecho de que las plantas hospederas de sus larvas contienen sustancias químicas secundarias que tienen la reputación de poder ser empleadas como defensas. Estas afirmaciones parecieran ser una trivialidad, no obstante se requiere de estudios para confirmarlo. Es posible que dicha especie en cuestión no tenga la capacidad bioquímica de secuestrar o sintetizar *de novo* los aleloquímicos (compuestos del metabolismo secundario con actividad defensiva o agresiva) para su defensa, y la coloración conspicua que ostenta no sea más que el reflejo de su condición de mimo Batesiano o como carácter sexual secundario.

Uno de los casos de mimetismo que ha sido propuesto hasta ahora sin ofrecer evidencias experimentales es el de la subfamilia de los Dioprinae (Notodontidae; fig. 1; Miller 1992; DeVries, 1994; 1997), los cuales han sido objeto de estudios recientes en sistemática filogenética y de biología básica de los ciclos vitales de un modesto número de especies (Miller, 1987; 1991; 1994; 1996; Miller & Otero, 1994). En un estudio cladístico de la tribu Josiini (Miller, 1996) se menciona haber obtenido dos ramas que conformaban un caso previamente desconocido de mimetismo Müllleriano. En éstos, se encontró una clara convergencia de los patrones de coloración, presuntamente aposemática, producto de una evolución independiente. A pesar de que se dispone de un buen cuerpo de evidencias que

sustentan esta hipótesis, este investigador reconoce que se requieren de ensayos sobre la palatabilidad en estas especies para poder aseverar la existencia de la evolución de mimetismo Mülleriano.

El Interés que Suscita los Dioptinae.

La subfamilia Dioptinae se ubica en una posición filogenética que revela un alto grado de derivación dentro de la cosmopolita familia Notodontidae (Miller, 1991). Esta pertenece a la superfamilia Noctuoidea y consiste en nueve subfamilias de polillas, en su mayoría de hábitos nocturnos y de coloración predominantemente críptica. La subfamilia Dioptinae está conformada por unas 400 especies neotropicales, que se caracterizan por poseer hábitos opuestos a los descritos arriba para los otros Notodontidae, siendo predominantemente diurnos (Fullard *et al.*, 1999; obs. pers.) y con coloración aposemática. Esta subfamilia se subdivide en dos tribus: los Dioptini y los Josiini (Miller & Otero, 1994).

Como se mencionaba anteriormente, la existencia de varias especies que comparten un patrón de coloración similar será razón para sospechar la existencia de defensas químicas en lepidópteros diurnos. La idea se ve reforzada si esta convergencia aparece entre especies pertenecientes a diferentes familias taxonómicas y por tanto lejanamente emparentadas. Generalmente, cuando las especies que comparten la coloración similar son especies hermanas o que están muy cercanamente emparentadas, se dice que esta coloración surge por homología.

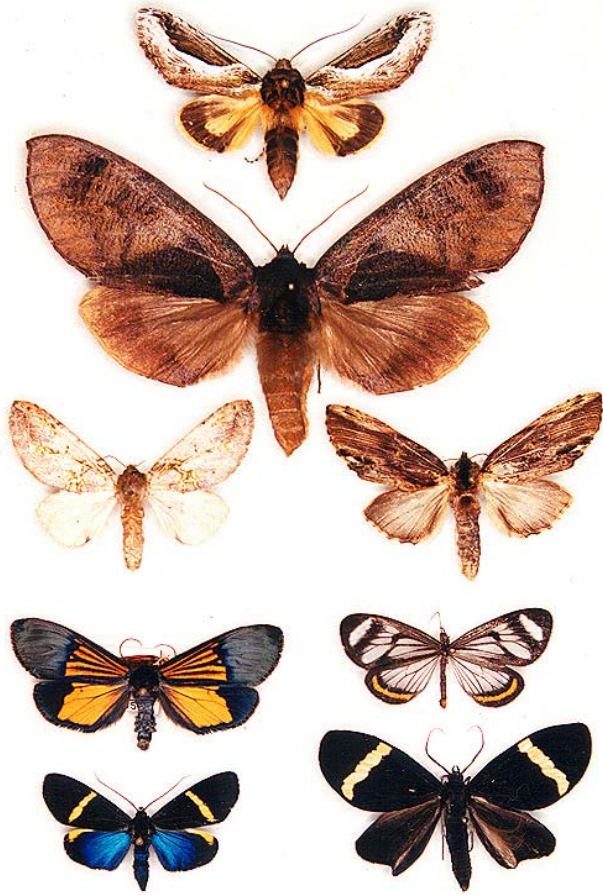
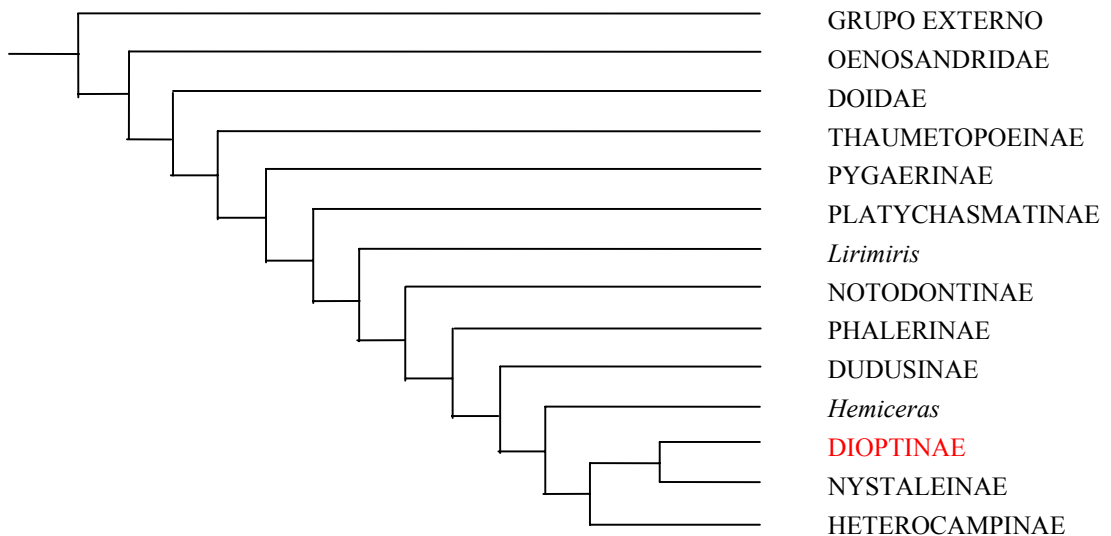


Figura 1. (A la izquierda). Muestra ejemplar de especies en varias subfamilias de Notodontidae (superfamilia Noctuoidea). Los 4 ejemplares mostrados en la parte superior llevan una coloración típicamente críptica y son de hábitos nocturnos, características que se repiten en todos los miembros de los Notodontidae. En cambio, los restantes cuatro, que representan a la subfamilia Dioptinae, son los únicos Notodontidae que tienen por costumbre volar durante las horas diurnas. La coloración vistosa y sus aspectos en general, hace presumir de la condición aposemática, y por ende, de la posesión de defensas químicas o impalatabilidad. Por las características señaladas, y por la posición cladística (abajo), en un avanzado estado de diferenciación, hacen de los Dioptinae una subfamilia de un interés particular en estudios biológicos, y que han sido motivo del presente ensayo. Cladograma tomado de Miller (1991).



En la subfamilia Dioptinae se conocen varias especies que comparten patrones de coloración con especies de la misma subfamilia que pertenecen a géneros diferentes e incluso con miembros de otras familias de Lepidoptera (Bates, 1862; DeVries, 1994; 1997; Miller, 1996; Beccaloni, 1997).

Asociación de los Dioptinae con las Plantas Hospederas.

Los registros de plantas hospederas para los Dioptinae se pueden considerar como escasos, especialmente el existente en la literatura (ver referencias en Miller, 1992; 1996; Miller & Otero, 1994). No obstante, un gran esfuerzo se ha llevado a cabo en los últimos años para recabar este tipo de información por parte de un modesto número de personas. Es posible argumentar con cierta propiedad que se tiene una buena idea de los patrones de uso de las plantas hospederas en los Dioptinae como para esbozar algunas conclusiones.

Uno de los primeros registros para los Dioptinae fue el de *Phryganidia californica*, el cual emplea árboles de roble (*Quercus*, Fagaceae) y se resaltaba el hecho de ser una especie defoliadora con explosiones demográficas y con cierto nivel de importancia forestal al oeste de Norteamérica (Harville, 1955; Tietz, 1972; Brown & Eads, 1965; Volney *et al.*, 1983; citados por Miller, 1987). De manera similar, Wolda y Foster (1978) reportan este comportamiento en *Zunacetha annulata* sobre *Hybanthus prunifolius* en Panamá. En ambos casos los hallazgos eran poco menos que evidentes, dado el enorme número de larvas que causaban estas “podas”. En cuanto a los Josiini, algunas Passifloráceas fueron reportadas por Spitz (1931), D’Almeida (1932), Bienzanko (1962a, b), Silva *et al.* (1968) (citados por Miller & Otero, 1994). El espectro de hospederas en esta familia aumentó para esta tribu por la información en Miller (1996) especialmente por la inclusión de las Turneraceae. Desde

entonces, un cúmulo de información ha permitido esbozar un patrón que emplean los Dioprinae.

El Gremio o *Guild* de Herbívoros en las Passifloraceae: Heliconiinae y Josiini.

Como se señaló en el apartado anterior, a un pequeño segmento de los Josiini se les conoce las plantas hospederas, siendo la mayor parte de ellas plantas de la familia Passifloraceae. En contraste, a los Heliconiinae (Nymphalidae) se les conoce desde mucho como herbívoros especialistas en Passifloráceas (muy pocas especies también usan Turneraceae). A casi todas las especies se les conoce sus ciclos de vida, y en virtud de su asociación con estas plantas, fueron bautizadas como las “mariposas de las pasionarias” (Benson *et al.*, 1976). Se conocen algunos de los químicos defensivos de estas plantas (Watson & Dallwitz, 1992) siendo el más estudiado el de los glicósidos cianogénicos, compuestos que por medio de hidrólisis enzimática producen ácido cianhídrico (HCN), capaz de interferir en la cadena transportadora de electrones en la respiración mitocondrial (Conn, 1979) de cualquier organismo conocido. También se han detectado flavonoides (Ulubelen *et al.*, 1981), taninos (Smiley & Wisdom, 1985) y alcaloides Harmanos (citados por Cavin & Bradley, 1988).

Además de revelar una afinidad farmacofílica, estos dos grupos de lepidópteros exhiben, por demás, cierto paralelismo en la historia evolutiva en la utilización de estas plantas. Miller (1992) comparó a los Josiini y a los Heliconiinae al apuntar que la subfamilia Argynniinae (Nymphalidae) es el grupo hermano de los Heliconiinae. Estas mariposas están asociadas a plantas de la familia Violaceae. De manera similar, un clado identificado por Miller (1992) en los Dioptrini posee al menos dos géneros, *Zunacetha* y *Scotura*, ambos con

hábitos nocturnos (obs. pers., Fullard *et al.*, 2000) y utilizan también a las Violaceae como plantas hospederas de sus larvas. La información hasta ahora recabada señala que este linaje es el grupo hermano de los Josiini (Miller, 1992). Como se observa, el uso de las Passifloraceae podría suponer el desarrollo de una batería enzimática destoxicante que se adquiere por una serie de pasos previos que viene precedido en términos evolutivos por una afinidad fitófaga hacia las Violaceae.

Palatabilidad y Defensas Químicas en los Heliconiinae

La palatabilidad en los Heliconiinae ha sido estudiada desde hace algunos años (Brown, 1981) y se ha demostrado que la mayoría de las especies son rechazadas por depredadores vertebrados. La coloración aposemática que poseen las especies que las integran, los anillos miméticos existentes y la importancia relativa de las aves como depredadores ya habían sido reseñadas por los naturalistas del siglo pasado (Bates, 1862). Los estudios exhaustivos de Brower y su equipo sobre el mimetismo en la Monarca (*Danaus plexippus*) conforman la base de posteriores estudios en palatabilidad utilizando como operador (depredador) a las aves. Varias especies en Heliconiinae fueron ofrecidas ante individuos de *Rhamphocelus carbo* por Brower *et al.* (1963) así como a *Galbula ruficauda* por Chai (1986), encontrándose que estas aves los rechazan, determinando así que los Heliconiinae son presas no palatables. La presencia de cianógenos en los Heliconiinae fue comprobada por Nahrstedt & Davis (1981, 1983), encontrando los glicósidos de tipo Linamarina y Lotaustralina en todos los géneros, incluyendo al género paleotropical *Cethosia*. Los alcaloides conocidos en las Passifloraceae fueron identificados como beta-Carbolinos (Cavin & Bradley, 1988), teniendo estas mariposas la capacidad de poder digerirlas para su provecho.

Cuerpo de Hipótesis

- El patrón de utilización de plantas hospederas, la presencia de coloración llamativa, y los hábitos diurnos en especies de la subfamilia Dioptinae, son características que permiten presumir que estas especies no son aceptadas como presas ante potenciales depredadores.
- Dado que existe una tendencia en algunos Dioptinae a utilizar plantas estrechamente vinculadas (orden Violales: principalmente Passifloraceae) con presencia reputable de aleloquímicos, esperamos que en éstos exista la capacidad de defenderse ante un depredador potencial.
- La capacidad de defensa en polillas Dioptinae impalatables es de naturaleza química.
- La existencia de especies impalatables en los Dioptinae podría explicar la repetición de patrones de coloración, tanto dentro de este grupo como fuera de ellos, como resultado de la evolución de anillos miméticos.

Objetivos

- Estudiar la palatabilidad de diferentes especies de Dioptinae y determinar la relación existente entre esta condición, la ubicación sistemática y el tipo de planta hospedera que usan.
- Caracterizar fracciones químicas derivadas de especies de Dioptinae impalatables ante un potencial depredador.
- Observar patrones de coloración que se repiten dentro y fuera de los Dioptinae y relacionarlas con la palatabilidad en estas polillas como explicación de la posible existencia de fenómenos miméticos.

METODOLOGÍA

Obtención de los Diptinae

Las polillas adultas (figura 2) atrapadas con redes entomológicas se trasladaron vivas en envases plásticos de ¼ de litro con tapa hasta el lugar donde se mantuvieron las arañas para hacer los bioensayos. En cada uno de éstos envases no se colocaron a más de 10 individuos, generalmente hasta cinco, y no demoraron más de cinco días en ser ensayados. Las larvas se colectaron manualmente y se trajeron hasta el laboratorio en bolsas plásticas o envases similares con los trozos de las plantas hospederas donde se encontraron. Estas se humedecían sumergiendo el tallo en envases de boca angosta sujetadas con papel a manera de tapón. Las larvas se criaron hasta adultos y se ensayaron o se analizaron para las pruebas químicas. La tabla 1 resume las localidades de colecta de los Diptinae usados en este estudio. Los individuos ensayados se guardaron como material testigo (*voucher*) y se conservan montados en alfileres entomológicos en la colección del Laboratorio de Ecología de Insectos de la Universidad de los Andes (CEULA, Mérida) y en la Colección de Invertebrados “Graham Fairchild” de la Facultad de Biología de la Universidad de Panamá (CIGF, Panamá), etiquetados con los datos de colecta y acompañados con un número que lo identifica en este estudio (apéndice II). Algunos individuos no se conservan, pues se permitió que la araña la consumiera totalmente. Algunos se conservan como presas enrolladas con tela de araña, montadas sobre cartulina. Material adicional de referencia no ensayado también se conserva. Individuos previamente depositados en el American Museum of Natural History (AMNH, New York) han servido para la identificación de gran parte de las muestras.

Bioensayos

Con la finalidad de detectar las propiedades no palatables en los Diptinae, se emplearon arañas *Nephila clavipes*, las cuales han sido utilizadas en otros bioensayos

similares (Vasconcellos-Neto & Lewinsohn, 1984; Brown, 1984; 1987; Masters, 1990, ver apéndice III). Su particularidad en rechazar presas con defensas químicas (Lubin, 1983) y la disponibilidad en el campo las hacen atractivas para los propósitos que en este trabajo se persiguen. Este método consiste en retener las arañas en cautiverio y ofrecer ejemplares de las diferentes especies de Dioptinae a ensayar, colocándolas en la tela una a la vez de tal forma que queden sujetas a la pegajosa tela. Sólo se ensayaron una vez cada individuo por araña y se emplearon diferentes arañas por ensayo al día. El número de réplicas mínimo y máximo para cada especie dependió de la cantidad de individuos de esa especie que se pudo encontrar. Los ensayos se realizaron en horas diurnas, con condiciones atmosféricas benignas, siguiendo un esquema de trabajo como el de la figura 3.

De acuerdo al comportamiento demostrado por la araña, el ensayo se califica como positivo o negativo, siendo un esquema binario de datos. En el primero de los casos, la araña acecha y sujeta al individuo, lo palpa por el cuerpo y las alas, y finalmente lo libera deliberadamente de la tela. En el caso de ser negativo el ensayo, la araña acecha y sujeta al individuo, mordiéndolo con los quelíceros, lo retira de la tela, enrollándolo y finalmente consume de él. Esta secuencia puede variar un poco, pero el destino final es la de consumir las partes digeribles del animal (ver apéndice III). En los casos de ensayos positivos, pero con resultado mortal del individuo, se anota tal observación (ocasionado generalmente por la mordedura de la araña debido a la vigorosidad del individuo en tratar de liberarse). Al final de cada ensayo positivo, se le da una presa que habitualmente acepta como una larva de *Tenebrio* o adultos de *Eurema* spp., *Anthanassa* sp., Pyralidae, Noctuidae, entre otros. En nuestro caso, éstos últimos fungieron de control y despejaron dudas en cuanto a la saciedad de la araña y no se atribuyó el rechazo por esta razón. El régimen alimentario de las arañas se controló

Figura 2. Ejemplares de polillas Dioptinae que fueron empleados en este trabajo. De arriba hacia abajo y de izquierda a derecha a continuación se nombran los epítetos específicos empleados en esta tesis, los cuales pueden no corresponder a la identidad de los ejemplares tipos: (primera mitad a la izquierda: tribu Josiini) *Josia flavissima*, *Thirmida discinota*, *Josia draconis*, *Mitradaemon pseudena*, *Josia radians*, *Josia turgida*, *Josia cruciata*, *Josia aurifusa*, *Josia gopala*; (mitad a la derecha: tribu Dioptini) *Monocreaga pheloides*, *Erbessa lindigii*, *Xenorma cytheris*, *Polypoetes circumfamata*, *Dioptis candelaria*, *Tithraustes noctiluces*, *Zunacetha annulata*, *Scotura nervosa*. Referencias (Hering, 1925; Miller & Otero, 1994).



Tabla 1: Localidades de colecta para las especies de Dioptrinae utilizadas en este trabajo.

Especie	Localidad
<i>Dioptis candelaria</i> , <i>Tithraustes noctiluces</i>	Reserva La Fortuna, 1200 m, Chiriquí, Panamá
<i>Erbessa lindigii</i>	Gamboa, 80 m, Area del Canal, Panamá
<i>Monocreaga pheloides</i>	5 Km N de Chiguará, 1400 m, Mérida
<i>Josia gopala</i> , <i>Thirmida discinota</i>	Vía Mérida - la Culata, La Caña, 2400 m, Mérida
<i>Josia turgida</i>	Vía Santo Domingo - Barinitas, 1200 - 1500 m, San Isidro, Barinas.
<i>Josia radians</i>	varias localidades en la ciudad de Mérida (Las Tapias, Los pinos, San Juan Bautista, 1400-1600 m); Vía Estanques - Canaguá, 1000-1100 m, Mérida
<i>Mitradaemon pseudena</i> , <i>Josia draconis</i>	Isla Barro Colorado y Gamboa, 60-120 m, Panamá
<i>Zunacetha annulata</i> , <i>Scotura nervosa</i>	Isla Barro Colorado, 100 m, Area del Canal, Panamá
<i>Josia aurifusa</i>	Vía Mérida - Tovar, La Victoria, 600 m, Mérida
<i>Polypoetes cf. circumfamata</i> (probablemente más de una especie)	Ciudad de Mérida (La Hechicera, Los Pinos, San Juan Bautista) 1450-1850 m; La Victoria 600 m (vía Tovar); Vía La Mesa - Chorreras de Jají, 1600 m
<i>Xenorma cytheris</i>	Vía Estanques - Canaguá, 1000-1100 m, Mérida; Facultad de Ciencias Forestales, Mérida, 1700 m.
<i>Josia cruciata</i>	Camino del Oleoducto, P. N. Soberanía, 200m, Panamá

previamente un día de antelación a cada sesión, no obstante se alimentaron diariamente cuando fue posible, con insectos de varios tipos (principalmente con mariposas, Odonata e incluso Hymenoptera) y no se atribuyó una prueba negativa debido al ayuno. La prueba estadística empleada para determinar diferencias significativas en los resultados fue la del X^2 .

Obtención de las Arañas

Las arañas se obtuvieron en los sitios señalados en la tabla anterior, exceptuando La Fortuna, La Culata y San Isidro. Particularmente abundantes eran en varios sitios de la ciudad de Mérida, especialmente en los relictos del bosque montano bajo. Las arañas eran simpátridas con todas las especies de Dioprinae estudiadas, tanto en los sitios de recolecta, así como en otras localidades no incluidas en la tabla 1 donde se pudo constatar dicha situación. Las arañas aparentemente están ausentes en aquellos sitios de elevaciones superior a los 1200 metros (donde se encontró *Tithraustes noctiluces*, *Diopis candelaria*, *Thirmida discinota* y *Josia gopala*). La excepción a lo anterior ocurre en la ciudad de Mérida (1400-1700 m), donde *Nephila* se encuentra en completa simpatría con *Josia radians*.

Análisis Químico Cualitativo

El esquema de la figura 4 resume esta parte de la metodología. La bifurcación a partir de la primera interrogante se describen en las siguientes secciones. Para estos ensayos, se emplearon adultos de *Josia radians* criados en *Passiflora capsularis*, la hospedera natural en los sitios donde fueron colectados.

I. Despistaje de la Actividad Defensiva de la Secreción Protorácica.

La emisión glandular protorácica (Dethier, 1939) de *J. radians* se recogió en tubos capilares a partir de varios individuos. Se aplicó directamente sobre individuos palatables de

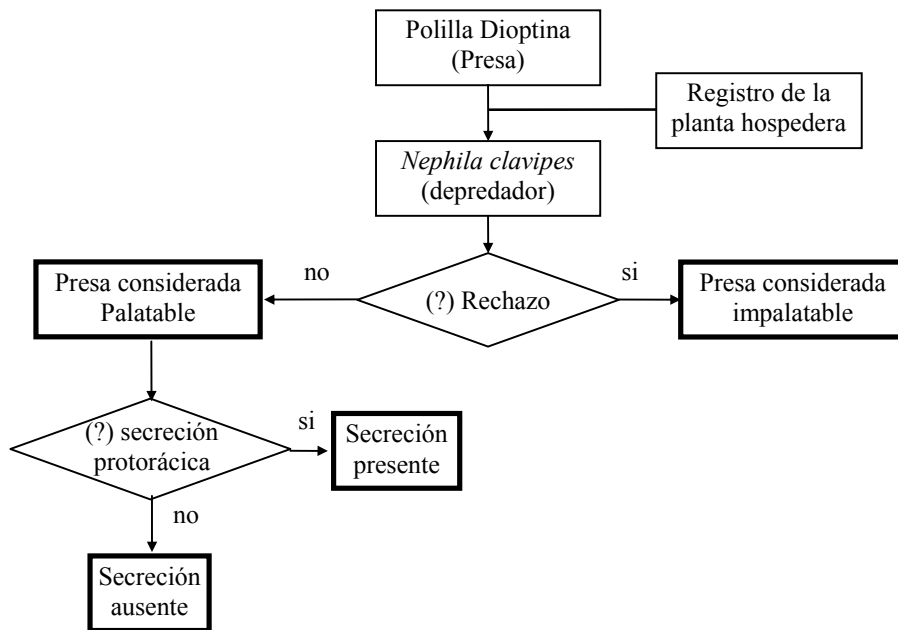


Figura 3: Esquema de trabajo para demostrar o descartar la impalatabilidad de las especies de Dioprinae estudiadas. Este se ejecutó para cada individuo de cada especie una sola vez.

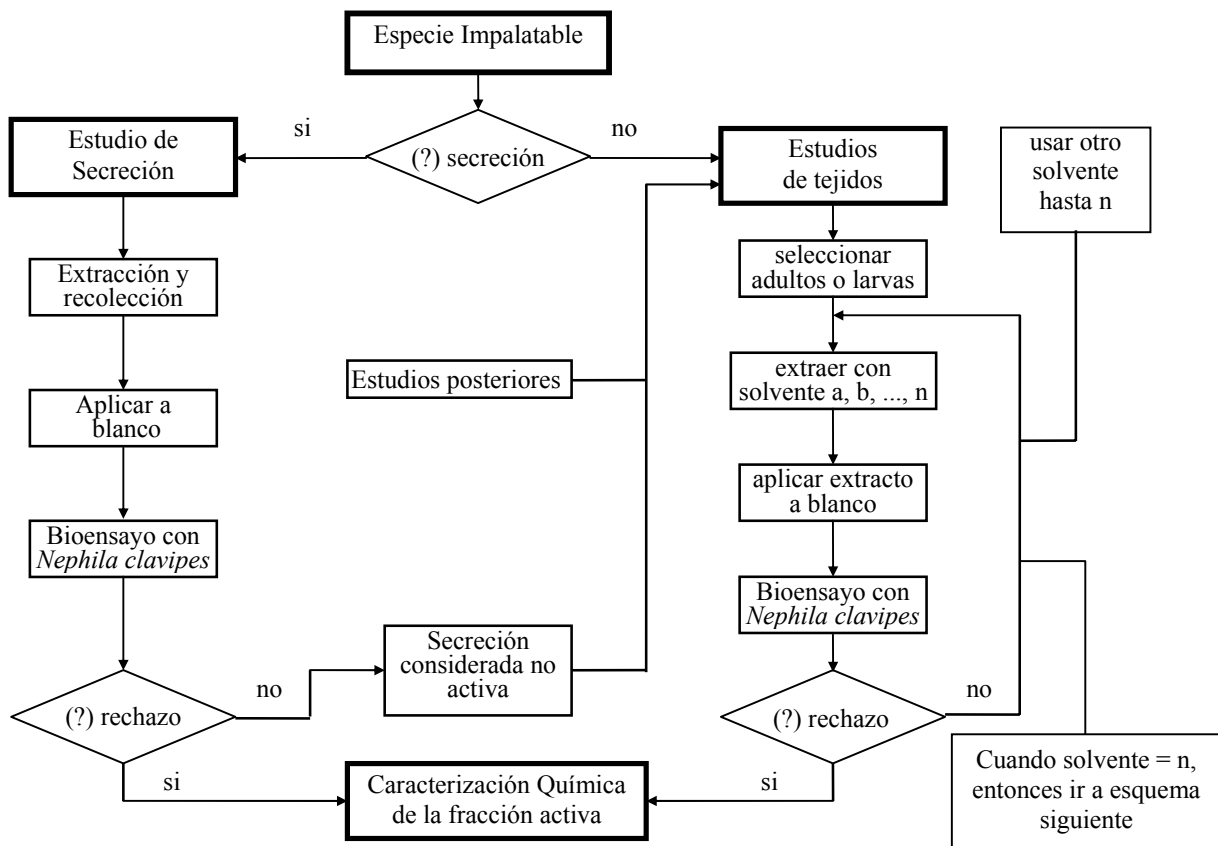


Figura 4: Esquema de trabajo para identificar la fracción o fracciones que denotan actividad de rechazo en la araña *Nephila clavipes*.

insectos (*Anthanassa drusilla*, *Eurema* sp. y larvas de *Tenebrio molitor*) y se ensayaron como se señala en el esquema de la figura 4 y como se mencionó previamente, usando los mismos métodos de control.

II. Caracterización de la Actividad de Origen Químico en Tejidos de Dioptinae.

El material empleado para estos estudios consistió en individuos en estados de larvas o adultos de *Josia radians*, uno de los Josiini que resultó impalatable (ver resultados) y que además es frecuente encontrarlo en varios sitios en la ciudad de Mérida. Las larvas se colectaban en el campo y se criaban hasta hasta adultos empleando hojas de *Passiflora capsularis* como alimento. Los adultos que emergían se sacrificaban congelándolos y se conservaban así para uso posterior. Larvas y adultos también se mantuvieron vivos durante la ejecución de pruebas como se señala en la figura 4.

Los lavados corporales de la cutícula de larvas y de adultos se hicieron por separado, empleando hexano, metanol y diclorometano; así como homogeneizados de larvas y adultos empleando los mismos solventes. En estos últimos, el material (10 individuos) se trituró, se sometió a extracción con el solvente respectivo bajo ultrasonido y se filtró con papel Whatman N°1. El extracto así obtenido se dejó evaporar y se rediluyó en 6 μ L del solvente seleccionado. Estos extractos se embadurnaban sobre larvas de *Tenebrio molitor*, dosificando 2 μ L directamente con una micropipeta y se dejaba que el solvente se evaporara. Esto se hizo en tres larvas, empleando como control larvas aplicadas con solventes puros. Las larvas se ensayaron con las arañas y se anotaron los resultados como aceptadas y rechazadas.

La ausencia de resultados positivos conduciría a ejecutar pruebas de ausencia o presencia de dos sistemas defensivos comunes en insectos: cianogénesis y alcaloides. Para detectar la presencia de precursores cianogénicos, se siguió el método de difusión de HCN por arrastre en picrato usado por Alonso & Oliveros (2000). Se colocaron adultos separados por sexo o larvas de *Josia radians* en fiolas de 500 mL a las cuales se les hacía pasar un flujo de aire húmedo. Los individuos se hacían estresar por calentamiento a unos 35 °C, con la finalidad de inducir a desprender HCN. Por el flujo de aire y la presión creada, las muestras gaseosas se hacían pasar por manguerillas inmersas a la solución de picrato contenida en tubos de ensayos. Los cambios de tonalidad se detectaban midiendo la densidad óptica en un espectrómetro UV-Vis a 500 nm.

Para detectar alcaloides, muestras liofilizadas de individuos *Josia radians* silvestres y criados en el laboratorio fueron macerados en seco, desgrasados con hexano y filtrados con Whatman N°1. El residuo sólido se lavó con metanol/agua 5:1 y se filtró nuevamente. Al filtrado resultante se le extrajo el MeOH, reduciéndose el volumen a aproximadamente 1/5. Se añadió agua hasta restaurar el volumen original, para luego agregar acetato de etilo y cloroformo (1:4), agitándose en un embudo de separación, descartando la fase acuosa. La fase orgánica fue agitada nuevamente, en esta oportunidad con HCl 0,5%, lo que permite la formación de sales cuaternarias del (los) alcaloide(s) hidrosoluble(s). La fase acuosa que contenía estas sales, se alcalinizó hasta pH 8~9 con NaOH 5%. Finalmente se obtuvo un extracto denominado "alcaloidal" agregando AcOEt/CHCl₃ (1:4). Las emulsiones resultantes en cada fase, se eliminaron por centrifugación. Se prepararon dos extractos. En el primero de éstos (49 individuos, correspondiente a 0,823g ±0,001g), el extracto fue empleado en una prueba colorimétrica con el reactivo de Dragendorff (Marcano & Hasegawa, 1991)

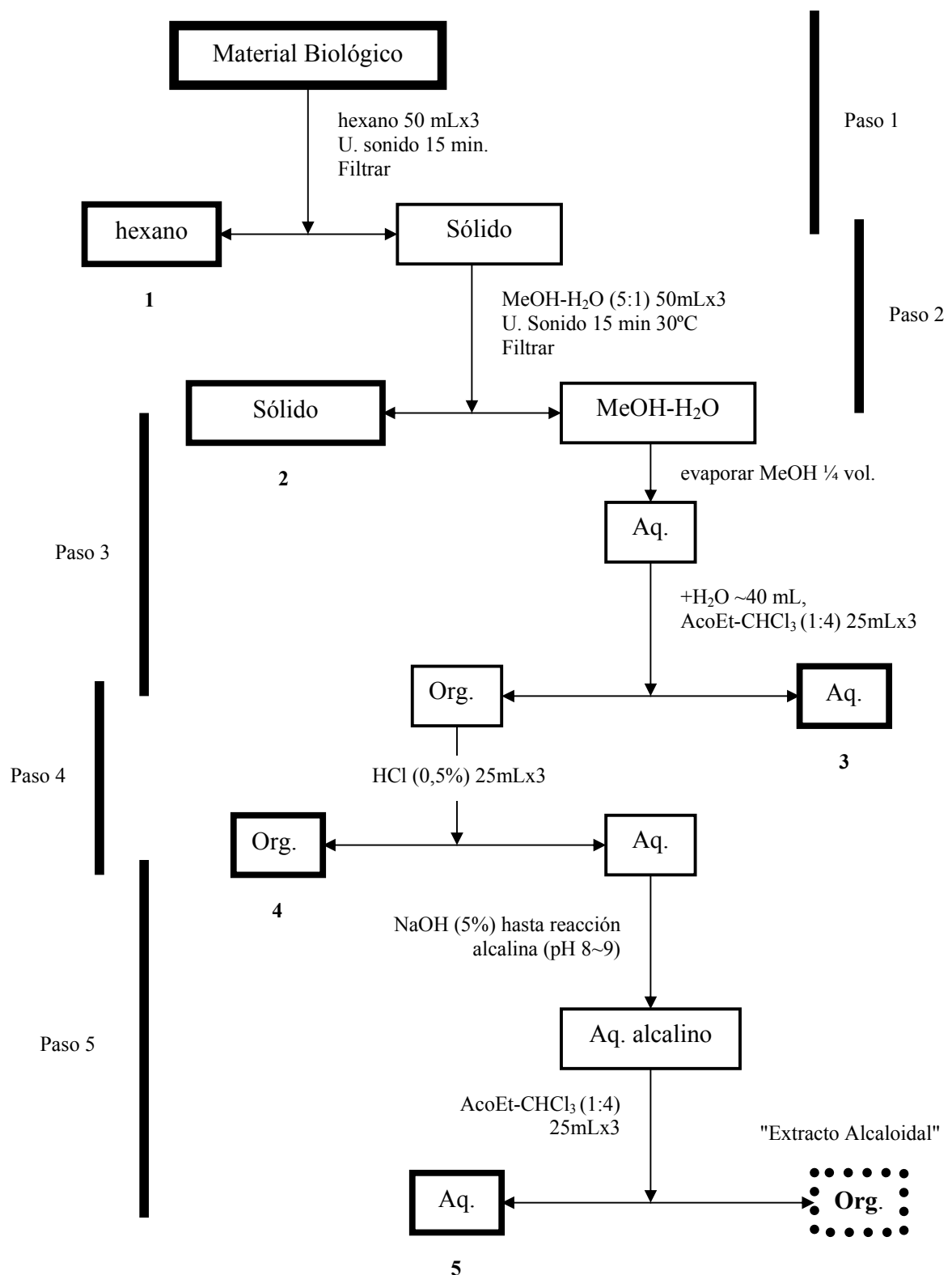


Figura 5: Esquema de trabajo realizado en 5 pasos para la obtención de un extracto "alcaloidal" a partir de muestra liofilizada de *Josia radians*. Los números del 1 al 5 indican la rotulación empleada para el material que se guarda congelada en el laboratorio. Una muestra alcaloidal fue empleada en corrida TLC y otra para bioensayos con *Nephila*. Véase el texto para mayor información.

sobre placas TLC (cromatografía en capa fina) corrida en una mezcla de cloroformo, metanol e hidróxido de amonio 25% (85:14:1). En la segunda ocasión (32 individuos, 0,640g \pm 0,001g de peso seco) el extracto fue utilizado para embadurnar individualmente mariposas *Eurema* (con la micropipeta; el solvente [cloroformo] se evapora rápidamente) y ejecutar bioensayos con *Nephila*. La dosis empleada fue de aproximadamente entre 1 y 2 eq/insecto (15 μ L en blanco/250-500 μ L de solvente).

Identificación de Anillos Miméticos

Buena parte de las especies en los Dioprinae se han publicado en cuatro láminas a color por Hering (1925) y las mismas sirvieron para reconocer los patrones de coloración que se repiten dentro de esta subfamilia. Se eligieron especies representativas de los principales patrones existentes, y de acuerdo a éstos grupos, se hizo comparaciones de ilustraciones en algunos libros populares (Lewis, 1973; Vélez & Salazar, 1994; Piñas & Manzano, 1997) así como en otras fuentes (Brown, 1988; DeVries, 1994 1997; Beccaloni, 1997), para elaborar los principales sistemas mimo-modelo que podrían estar funcionando en los Dioprinae.

La intención es de ofrecer una aproximación de los posibles sistemas miméticos donde participen estas polillas. Estas interpretaciones están sujetas al juicio del investigador y necesariamente deben ser comprobadas por operadores naturales. Lógicamente es conveniente señalar que es necesario comprobar la simpatria de estos animales en la naturaleza y es obviamente un campo abierto para estudios posteriores.

RESULTADOS

La Impalatabilidad y su Distribución Sistemática

Un total de 175 individuos de Dioprinae fueron ensayados ante las arañas *Nephila clavipes* con la finalidad de determinar la palatabilidad (o aceptabilidad) de las diferentes especies ante un potencial depredador. Todos estos individuos se pueden ubicar en diecisiete especies, de las cuales ocho son Josiini y las restantes nueve son Dioptrini. Estas diecisiete representan sin duda una pequeña fracción del universo conocido para esta subfamilia, sin embargo todas ellas se pueden subordinar a un total de once géneros que, aunque sigue siendo bajo en comparación al número de géneros conocidos (apéndice V), es representativo, si se consideran los géneros con mayor número de especies en la subfamilia. Como se observa en la figura 6, donde se ha simplificado un cladograma para los Dioptrinae, se logró estudiar la mayor parte de los géneros involucrados.

El uso de herramientas taxonómicas para el ordenamiento de la clasificación sistemática de los organismos permite hacer inferencias sobre la evolución de los grupos naturales, mediante la interpretación de los pasos o serie de transformaciones de los caracteres, siguiendo la secuencia ramificadora que ha resultado de este tipo de análisis. Para los Notodontidae, existe un estudio cladístico que analiza la posición de las subfamilias (Miller, 1991); para la tribu Josiini (Miller, 1996) este se analiza al nivel de géneros. No obstante, no existe un análisis que se ubique al nivel de los géneros de Dioptrinae que incluya la tribu Dioptrini. Afortunadamente, contamos con un trabajo en preparación de J. Miller con estas últimas cualidades (no publicado y comunicado personalmente) al que le hemos hecho algunas simplificaciones para hacer las interpretaciones que nos conciernen, agregando nuestros resultados de palatabilidad, obteniéndose la figura 6.

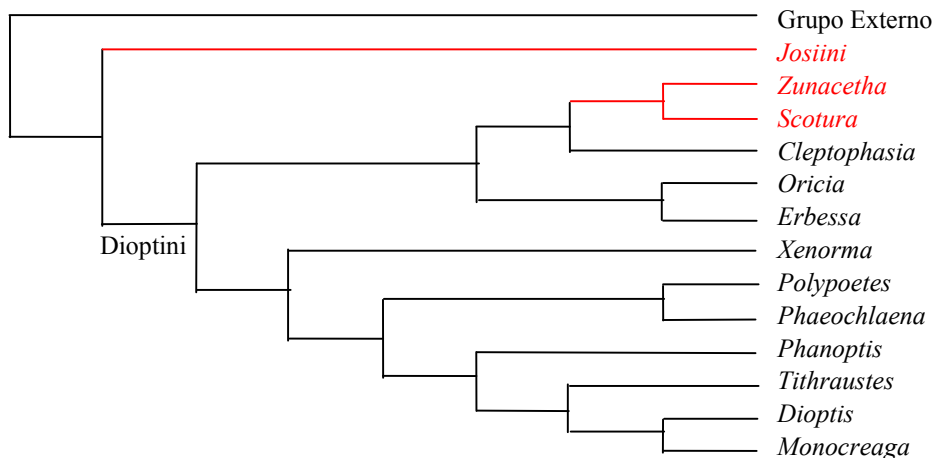


Figura 6: Ubicación cladística de la impalatabilidad en los Dioptinae, señalado en rojo. Cladograma modificado de Miller (1997 comunicación personal y reproducido con autorización del autor).

El delineado rojo de la figura 6 se obtiene al superponer los datos experimentales de palatabilidad de la tabla 2 con el cladograma en preparación y resumido de J. S. Miller. De esta manera, se obtuvo que la impalatabilidad se evalúa como un carácter polifilético, al observarse que la impalatabilidad no se deriva a partir de un ancestro común.

Tabla 2: Número de individuos de Dioptinae rechazados y aceptados por las arañas *Nephila clavipes*. En azul se destacan dos especies cuyas muestras fueron aceptadas en igual proporción a las que fueron rechazadas ($p > 0,001$). El resto, tienden a aproximarse a una de las dos clases.

Especie	Tribu	Aceptados			Rechazados			Total
		♂	♀	T	♂	♀	T	
<i>Dioptis candelaria</i>	Dioptini	0	1	1	0	0	0	1
<i>Erbessa lindigii</i>	Dioptini	4	4	8	0	0	0	8
<i>Josia aurifusa</i>	Josiini	2	0	2	0	3	3	5
<i>Josia cruciata</i>	Josiini	0	1	1	0	0	0	1
<i>Josia draconis</i>	Josiini	0	2	2	5	9	14	16
<i>Josia flavissima</i>	Josiini	0	0	0	0	1	1	1
<i>Josia gopala</i>	Josiini	0	0	0	3	1	4	4
<i>Josia radians</i>	Josiini	1	0	1	11	11	22	23
<i>Josia turgida</i>	Josiini	8	0	8	1	10	11	19
<i>Mitradaemon pseudena</i>	Josiini	2	0	2	7	6	13	15
<i>Monocreaga pheloides</i>	Dioptini	0	1	1	0	0	0	1
<i>Polypoetes spp.</i>	Dioptini	9	1	10	0	0	0	10
<i>Scotura nervosa</i>	Dioptini	2	9	11	6	8	14	25
<i>Thirmida discinota</i>	Josiini	0	0	0	3	1	4	4
<i>Thithraustes noctiluces</i>	Dioptini	14	4	18	2	1	3	21
<i>Xenorma cytheris</i>	Dioptini	11	1	12	0	0	0	12
<i>Zunacetha annulata</i>	Dioptini	0	1	1	4	4	8	9
Total				78			97	175

En la tabla 2 se presentan los resultados de la palatabilidad de estas 17 especies estudiadas. Si prestamos atención a estos números observando las dos categorías tribales (Josiini y Dioptini), notamos que todas las especies de Josiini fueron rechazadas por las arañas, a excepción de *Josia cruciata*, que en si no representa una muestra adecuada. En el caso de los Dioptini, sólo encontramos rechazo en dos géneros, *Zunacetha* y *Scotura*, siendo los restantes géneros palatables ante este depredador, salvo por pocas excepciones que se consideran eventuales. Conviene tener en cuenta los resultados de *Scotura nervosa* y *Josia turgida*, que en ambos casos fueron tan palatables como lo fueron impalatables, ya que los valores se aproximan a una distribución 1:1 ($p > 0,001$). Estas especies serán objeto de mayores consideraciones en la discusión.

Los mismos datos de la tabla 2, al reordenarse agrupando las especies bajo sus respectivas categorías tribales obtenemos:

Tabla 2a: Resumen de la aceptación y rechazo de los Dioptinae según la tabla 2, considerando únicamente las categorías tribales.

Tribu	% Aceptados	% Rechazados	n
Dioptini	71	29	87
Josiini	18	82	88

Ensayos de Palatabilidad en Larvas

También se hicieron ensayos en larvas del último instar, empleando para ello el mismo método descrito para los adultos. Así, se encontró que de quince larvas del cuarto instar de *Josia radians*, catorce fueron rechazadas por las arañas y sólo una fue aceptada. Esta última

larva, sin embargo, fue descartada por la araña luego de unos minutos de estar comiendo de ella. Otra fue abandonada en la tela luego de haber hecho contacto con sus quelíceros y pedipalpos, la cual finalmente se libró por forcejeo. Las catorce larvas reasumieron su ciclo y todas llegaron a la etapa adulta.

Asociación con las Plantas Hospederas

Durante la ejecución de este trabajo, se adicionaron tres nuevas familias botánicas a las hospederas conocidas de los Dioptinae. Se trata de especies arbóreas identificadas como *Lindackeria laurina* (Flacourtiaceae), la cual hospeda a *Mitradaemon pseudena*; *Cecropia* sp. (Cecropiaceae), para *Xenorma cytheris* y *Celtis iguanaea* (Ulmaceae), la cual sirve de hospedera para una especie por identificar en el género *Polypoetes*. De esta manera, la información que se maneja a partir de entonces incluye hasta 14 familias botánicas como hospederas para un total de poco más de 40 especies de Dioptinae (aproximadamente 10% del universo en esta subfamilia). Confiamos que la misma puede considerarse satisfactoria para establecer inferencias sobre algún patrón de utilización, pues las conocemos para casi todas las especies aquí estudiadas. Sólo desconocemos las plantas para *Dioptis candelaria* y *Monocreaga pheloides*, las cuales resultaron palatables, aunque con un tamaño de muestra mínimo (1 individuo c/u) dado que son especies muy escasas y tienden a morir rápidamente cuando se confinan en los envases. La tabla 3 sintetiza la información relacionada con este tópico.

Las hospederas para la tribu Josiini se ubican en el orden Violales, siendo la familia Passifloraceae la que hospeda a mayor número de especies (>15). Otras Violales con menor importancia de hospedaje para Josiini las encontramos en las Turneraceae (2) y las

Flacourtiaceae (1). Las Violales también resultan ser hospederas para dos géneros emparentados de Dioptriini, en la familia Violaceae, representados por especies en *Hybanthus* y *Rinorea*.

Tabla 3: Estado actual del conocimiento de las plantas hospederas de diferentes especies de Dioptriinae. T: tribu de Dioptriinae (J: Josiini, D: Dioptriini); F: Fuentes (*)

Especie de Dioptriinae	T	Especie de planta	Familia	Orden	F
<i>Josia radians</i> , <i>J. aurifusa</i> , <i>J. turgida</i> , <i>J. ena</i> , <i>J. gopala</i> , <i>J. flavissima</i> , <i>J. fornax</i> , <i>J. annulata</i> , <i>J. cruciata</i> , <i>J. frigida</i>	J	<i>Passiflora (Plectostemma) spp.</i>	Passifloraceae	Violales	2, 4, 5, 7, 8, 11
<i>Josia megaera</i> , <i>J. draconis</i>	J	<i>Turnera odorata</i> , <i>T. panamensis</i>	Turneraceae	Violales	4, 9
<i>Getta baetifica</i> , <i>Polyptychia fasciculosa</i>	J	<i>Pass.(Astrophea) macrophylla</i> , <i>P. arborea</i> , <i>P. candida</i>	Passifloraceae	Violales	4
<i>Mitradaemon pseudena</i>	J	<i>Lindackeria laurina</i>	Flacourtiaceae	Violales	7
<i>Cyanotrichia necyria</i> , <i>J. fluonia</i>	J	<i>Passiflora (Granadilla) mollissima</i>	Passifloraceae	Violales	3
<i>Thirmida discinota</i>	J	<i>Passiflora (Plectostemma) bauhinifolia</i> , <i>P. alnifolia</i>	Passifloraceae	Violales	5
<i>Phaeochlaena gyon</i>	D	<i>Aristolochia sp.</i>	Aristolochiaceae	Aristolochiales	2, 3
<i>Brachyglene sp.</i>	D	<i>Bauhinia sp.</i>	Caesalpinaceae	Fabales	8
<i>Erbessa pyraloides</i>	D	<i>Acacia sp.</i> , <i>Osmanthus sp.</i>	Mimosaceae Oleaceae	Fabales	2, 3
<i>Erbessa glaucaspis</i>	D	“género desconocido”	“Leguminosae”	Fabales	3
<i>Erbessa lindigii</i> , <i>E. glaucaspis</i>	D	<i>Miconia impetolaris</i> , <i>M. spp.</i>	Melastomataceae	Myrtales	8, 9
<i>Phryganidia californica</i>	D	<i>Quercus spp.</i>	Fagaceae	Fagales	1
<i>Tithraustes demades</i>	D	<i>Quercus sp.</i>	Fagaceae	Fagales	3
<i>Tithraustes noctiluces</i> , <i>T. haemon</i> , <i>T. seminigrata</i> .	D	<i>Chamaedorea</i> , <i>Calyptrogyne</i>	Arecaceae	Arecales	9
<i>Zunacetha annulata</i>	D	<i>Hybanthus prunifolius</i> , <i>H. sp.</i>	Violaceae	Violales	6, 8
<i>Scotura nervosa</i>	D	<i>H. prunifolius</i> , <i>Rinorea sylvatica</i>	Violaceae	Violales	8
<i>Scotura ovisigna</i>	D	<i>Rinorea sp.</i>	Violaceae	Violales	3
<i>Xenorma cytheris</i>	D	<i>Cecropia sp.</i>	Cecropiaceae	Urticales	7, 8
<i>Polypoetes cf. circumfumata</i>	D	<i>Paullinia sp.</i>	Sapindaceae	Sapindales	8
<i>Polypoetes sp.</i>	D	<i>Celtis iguanaea</i>	Ulmaceae	Urticales	7

(*): (1) Miller 1987; (2) Miller 1991; (3) Miller 1992; (4) Miller 1996; (5) Miller & Otero 1994; (6) Wolda & Foster 1978; (7) Orellana obs. pers.; (8) Otero com. pers.; (9) Aiello (Lotes 1977-1998, ver apéndice IV) com. pers.; ejemplares en (11) CEULA.

Las otras familias botánicas que son señaladas como hospederas para estos lepidópteros, incluyen a las Arecaceae, Sapindaceae, Melastomataceae, Aristolochiaceae, Caesalpinaceae, Mimosaceae, Oleaceae, Fagaceae, Cecropiaceae y Ulmaceae. Este conjunto de familias no son ubicables en un mismo Orden. Nótese que la mayoría son especies de

Dicotiledóneas no obstante la existencia de una familia (Arecaceae) perteneciente a las Monocotiledóneas. Se debe aclarar que los registros en las familias Caesalpinaceae, Mimosaceae, Aristolochiaceae y Oleaceae (atribuidas a pocas especies en *Erbessa*, *Brachyglene* y *Phaeochlaena*) necesitan confirmarse.

Agrupando bajo criterios botánicos, es decir según el Orden de la planta hospedera utilizadas en Violales y no-violales, las tablas 2 y 2a se pueden reescribir como aparece en la tabla 2b. Hay que tener en cuenta nuevamente que, de las especies estudiadas, desconocemos las hospederas para dos de ellas, que representan a 2 individuos del total global. Este análisis se contrasta con el método usado previamente, que sigue un agrupamiento de los Dioprinae de tipo taxonómico.

Tabla 2b: Porcentaje de individuos de Dioprinae rechazados y aceptados por las arañas de acuerdo al tipo de planta hospedera conocida.

Hospedera	% Aceptados	% Rechazados	n
no-Violales	94	6	51
Violales	23	77	122

Defensas Químicas

Todas las especies de Dioprinae que fueron manipuladas, lograban secretar del protórax sendas gotas de un líquido que, generalmente era de color amarillento. No se pudo observar esta secreción en *Dioptis candelaria* ni en *Monocreaga pheloides*, ya que se contaron con muy pocos ejemplares y se temía malograrlas al inducirles que secretaran, ya que se requerían vivas para los bioensayos. Las secreciones glandulares del protórax de *Josia radians* que fueron aplicados directamente a cinco larvas de *Tenebrio*, dos adultos de *Anthanassa drusilla* y tres de *Eurema elathea* (total: n=10) no demostraron actividad de rechazo en las

arañas. Según este resultado, y como se estipula en el esquema 4, estas secreciones se apartaron para estudios posteriores, por lo que se procedió con la búsqueda de la actividad química en extractos con solventes de los cuerpos tanto en las larvas (4° instar) como en adultos de *Josia radians*. La siguiente tabla (N° 4) enumera los resultados de palatabilidad para larvas de tenebrios que fueron embadurnados con extractos obtenidos por lavados con varios solventes de distinta polaridad en tejidos de *Josia radians*.

Tabla 4: Palatabilidad de larvas de *Tenebrio* (n=3/solvente) dosificadas con extractos provenientes de larvas o adultos de *Josia radians*.








Solvente	Sujeto	Resultado
Metanol	larvas	aceptados
Hexano	larvas	aceptados
Diclorometano	larvas	aceptados
Metanol	adultos	aceptados
Hexano	adultos	aceptados






Al no obtener resultados satisfactorios por los recursos metodológicos señalados arriba, se procedió directamente a detectar la identificación de las siguientes clases compuestos en extractos del cuerpo de los insectos. Se obtuvieron los siguientes resultados:

Alcaloides: Aparece en la placa TLC una mancha parda oscura luego de asperjarse con el reactivo de Dragendorff. Esta mancha indica que la prueba dió positivo, y es evidencia que sugiere la existencia de alcaloides.

Derivados Cianogénicos: Esta prueba colorimétrica dió negativo tanto en larvas sometidas a ayuno de dos días (dos pruebas con 10 larvas) como en adultos introducidos en las recámaras (1 prueba, 10 individuos). Las larvas no sometidas a ayuno dieron resultados positivos (una sola prueba con 10 larvas). Esto podría resultar de la liberación de HCN presente en las excretas con residuos vegetales parcialmente digeridos.

Tabla 5: Especies en Dioprinae que están asociadas con otros lepidópteros de diversas familias. Cada línea sugiere un conjunto de participantes en anillos miméticos, según una propuesta preliminar.

DIOPTINAE		ARCTIIDAE	RIODINIDAE	NYMPHALIDAE	OTROS	EJEMPLO DE LA COLORACIÓN
Dioptrini	Josiini					
---	<i>Thirmida discinota</i>	<i>Thermidarcia thermidioides</i>	---	---	---	
<i>Erbessa basivitta</i> , <i>Brachyglene thirmida</i>	<i>Scea auriflamma</i> , <i>S. semifulva</i> , <i>Thirmida superba</i>	---	---	<i>Actinote ozomene</i> , A. alcione (Acraeinae) <i>Castilia neria</i> (Melitaeinae)	<i>Eudule sp.</i> (Geometridae)	
<i>Erbessa mimetica</i>	<i>Josia radians</i> , <i>J. ligata</i> , <i>J. gigantea</i> , <i>J. annulata</i> , <i>J. cruciata</i> ; <i>J. insincera</i> ...	<i>Josiomorpha penetrata</i> , <i>J. triangulifera</i> , <i>Tipulodes rubriceps</i> , <i>Crocomela sp.</i>	<i>Mesenothis bryaxis</i> , <i>M. melanochlora</i> , <i>Chamaelimnas joviana</i>	---	<i>Chrysophila sp.</i> , <i>Acronolepia josialis</i> (Pyrallidae)	
<i>Dioptris eglá</i> , <i>Dioptris phaedina</i>	---	<i>Hyalurga padua</i>	<i>Ithomeis corena</i> , <i>Ithomiola cascella</i> <i>Stalchtis nr. phaedusa</i>	<i>Napeogenes sylphis</i> , <i>Pseudoscada aureola</i> (Ithomiinae)	<i>Dismorphia teucharila</i> (Pieridae)	
<i>Phanothis vitrina</i> , <i>P. cyanomelas</i> , <i>Monocreaga pheloides</i> , <i>Dioptris charila</i>	---	Varias por identificar <i>Isostola nr. nigrivenata</i>	<i>Brachyglene esthema</i> , <i>Esthemopsis jesse</i> , <i>Pheles heliconides</i>	Varios Ithomiinae de aspecto vítreo	<i>Gonora hyelosioides</i> (Geometridae)	
<i>Erbessa capena</i>	---	<i>Notophyson heliconides</i> , <i>Dysschema jansonis</i>		<i>Methona confusa</i> (Ithomiinae)	<i>Gazera linus</i> (Castniidae)	
<i>Phaeochlaena hazara</i> , <i>Erbessa citrina</i>	---	<i>Chetone spp.</i> , <i>Dysschema sp.</i>	<i>Themone trivittata</i> , <i>Stalachtis sp.</i>	<i>Heliconius numata</i> (Heliconiinae), <i>Mechanitis menapis</i> (Ithomiinae), <i>Consul fabius</i> (Charaxinae)...	<i>Dismorphia amphiona</i> , <i>Perhybris pyrrha</i> , <i>Papilio zagreus</i> , <i>Zegara zagreoides</i> ...	

Erbessa assimilis	<i>Josia fornax</i> , <i>Josia flavissima</i>		<i>Chamaelimnas villagomes</i>			
<i>Erbessa salviini</i>	<i>Josia gopala</i> , <i>Josia gephyra</i>		<i>Colaciticus johnstoni</i> , <i>Chamaelimnas villagomes</i>		<i>Xanthyrus flaveolata</i> (Geometridae)	
<i>Erbessa lindigii</i>	<i>Getta baetifica</i> , <i>Josia ilaire</i> , <i>J. repetita</i>	2 spp. No identificadas	<i>Ancyluris inca</i> , <i>Xenandra caeruleata</i>	<i>Callicore brome</i> , <i>C. peralta</i> (Euryteinae), <i>Agrias amydon</i> (Charaxinae)	<i>Porphyrogenes omphale</i> (Hesperiidae)	
<i>Brachyglene schausi</i> , <i>Erbessa depravata</i> , <i>Scotura transversa</i>	<i>Polyptychia fasciculosa</i> , <i>Sagaris rejecta</i> , <i>Mitradaemon pseudena</i> , <i>Josia ena</i>	<i>Desmotricha ursula</i> , <i>Josides caeruleus</i>	<i>Barbicornis melanops</i> , <i>Melanis agyrtus</i>	---		
<i>Oricia homalochroa</i>	---		<i>Mesene margaretha</i>	---	<i>Homalochroa aestivalis</i> (Pyalidae), <i>Malthaca drucei</i> (Zygaenidae)	

Finalmente, el extracto denominado "alcaloidal", al ser aplicado sobre las mariposas *Eurema* (palatables) demostró los siguientes resultados: 5 aceptadas, 1 rechazada.

Asociaciones Miméticas en los Dioprinae

Se encontraron algunos ejemplos de especies aposemáticas o llamativas dentro de esta subfamilia con patrones similares, especialmente entre los géneros *Erbessa*, *Josia*, *Dioptis* y *Getta*. Otros géneros también entran en repeticiones de sus patrones de coloración, tanto entre ellas como dentro de ellas, pero no fueron considerados debido a que tales presentan una

coloración más bien críptica y no se consideran aposemáticas (eg. *Polypoetes*, *Phryganidia* y *Tithraustes*). Esta similitud intragenérica se atribuye a los parentescos entre especies y no como casos de convergencia.

Entre los ropalóceros (superfamilia Papilionoidea), en las familias Nymphalidae y Riodinidae también se observó convergencias aparentes (como sugiere DeVries, 1994; 1997). Quizás el ejemplo más elocuente es el de los riodínidos del género *Mesenopsis*, los cuales a su vez podrían conformar anillos miméticos con algunos Arctiidae y Geometridae, y en especial con Dióptinos del género *Josia*. También, varios Dióptinae en *Erbessa*, *Scea* y *Getta* se parecen a *Xenandra caeruleata*, *Ancyluris inca*, *Callicore lyca*, *Agrias amydon* y hembras de *Setabis lagus*, entre muchas otras especies que tienen manchas amarillas y azules (fig. 2). Véase la tabla 5 que resume estos y otros ejemplos de mimetismo en Dióptinae.

En las asociaciones miméticas que se encontraron, la mayoría de los casos involucran especies de las familias Riodinidae y Arctiidae. Los Nymphalidae y Geometridae también están presentes en muchos casos, pero no en tanto como en las dos familias ya mencionadas. El género de Dióptinae que más está involucrado en estos anillos es el de *Erbessa*, estando en ocho de las once asociaciones descritas. Si resumimos las posibles asociaciones miméticas que pueden existir en los Lepidoptera en mimetismo Müllleriano y en mimetismo Batesiano, encontramos que éstas están presentes en los Dióptinae. Estas condiciones se pueden suponer partiendo de los datos de palatabilidad, plantas hospederas y de los patrones de coloración que exhiben (Tabla 6).

Tabla 6: Plantas hospederas de Dióptinae, palatabilidad y posible atribución mimética propuesta en este trabajo.

Orden	Familia	Gén. Dioptinae	Palatabilidad	Tipo de Mimetismo
Violales	Passifloraceae	<i>Josia, Thirmida</i>	Impalatables	Mülleriano
	Turneraceae	<i>Josia</i>	Impalatable	-----
	Violaceae	<i>Scotura, Zunacetha</i>	Impalatables	-----
	Flacourtiaceae	<i>Mitradaemon</i>	Impalatable	Mülleriano
Urticales	Cecropiaceae	<i>Xenorma</i>	Palatable	Batesiano
	Ulmaceae	<i>Polypoetes</i>	¿Palatable?	-----
Sapindales	Sapindaceae	<i>Polypoetes</i>	Palatable	-----
Myrtales	Melastomataceae	<i>Erbessa</i>	Palatable	Batesiano
Fagales	Fagaceae	<i>Phryganidia</i>	¿Palatable?	-----
Arecales	Arecaceae	<i>Tithraustes</i>	Palatable	-----
?	?	<i>Dioptis</i>	¿Palatable?	¿Batesiano?*

* Asumimos que las especies en el género *Dioptis* son palatables debido a que es improbable que las larvas empleen plantas en el Orden Violales. Consideramos por lo tanto el fenómeno Batesiano siempre y cuando nuestra hipótesis sobre el patrón de uso de hospederas sea cierta.

DISCUSIÓN

Impalatabilidad de los Dioptinae y las Plantas Hospederas

La mayoría de las especies ensayadas demostraron valores cercanos a una totalidad de rechazables o totalmente aceptables. Esto es cierto salvo para dos especies que se discutirán más adelante. Poco podemos decir acerca de las especies con tamaño de muestra inferior a cinco. Nos inclinamos a pensar que la palatabilidad está ligada al tipo de planta que una polilla habría empleado como hospedera en estado larvario, pues luego de haber explorado la restricción de esta condición como atributo de la tribu Josiini, descartamos esta propuesta por no ser satisfactoria, dado la presencia de géneros en la tribu Dioptini que también eran impalatables. Es preciso tener en cuenta que la definición de la tribu Josiini ha sido sustentada satisfactoriamente y se ha definido como una unidad monofilética (Miller & Otero, 1994).

Al no haber encontrado una relación de la impalatabilidad restringida a la tribu Josiini, se pudo derivar de los resultados que esta condición estaría más bien ligada al tipo de plantas hospederas. En este sentido se pudo esbozar un patrón de utilización de estas plantas por los Dioptinae. La historia de los hallazgos señalaba que la ampliación de las familias hospederas en la tribu Josiini desde los primeros registros en las Passifloraceae hacia otras dos familias adicionales, corroboró la idea de que esta tribu empleaba plantas asignables al orden de las Violales. No obstante, como se desprende de la tabla elaborada, la enorme mayoría en esta tribu emplea a varios subgéneros en Passifloraceae, por lo que se puede especular que los registros fuera de esta familia o son casos de adaptación a *posteriori* o son ejemplos de preadaptación hacia las pasionarias. Los análisis cladísticos (Miller, 1996 y en prep.) revelan que *Josia megaera*, herbívoro de Turneraceae, es uno de los Josiini menos derivados. Otro especialista en Turneraceae, *Josia draconis*, se ubica en un nivel más derivado. Esto sugiere que ésta última derivó este hábito a partir de caracteres pre-existentes y que el grupo se

estableció con mayor éxito en las Passifloraceae. Uno de éstos mismos estudios también revela que *Mitradaemon*, especializado en Flacourtiaceae, derivó su hábito a partir de herbívoros de Passifloraceae. Estas especializaciones inevitablemente llevó a la comparación con otra de las grandes radiaciones de Lepidoptera que explotan oligofágicamente estas plantas, los Heliconiinae (Nymphalidae). Es contrastante lo que se ha estudiado en estas mariposas y tan poco en los Josiini, que se optó por proponer paralelismos en estos dos grupos, siempre atribuyendo a las polillas las cualidades de las mariposas. Uno de estos es el caso de la existencia de mimetismo e impalatabilidad, ya que así lo hacían los Heliconiinae. Estas comparaciones fue uno de los factores que motivó el presente estudio.

Por otro lado, la gama de plantas hospederas ofrecida por la tribu Dioptini no dibujó el mismo interés que en los Josiini ya que se notaba la ausencia de un patrón unificador. En cierto modo los géneros *Zunacetha* y *Scotura* se incorporaban al modelo esbozado por los Josiini, ya que estas dos emplean plantas en Violaceae, las cuales pertenecen al mismo orden que utilizan aquellos. Sin embargo, ante la propuesta filogenética de que estos dos géneros guardan una relación distante de los Josiini, quedan abiertas nuevas interrogantes tales como: ¿Qué condiciona a estas líneas a emplear la Violales... convergencia o residuos de comportamiento genéticamente controlados, o son señales químicas?

La tribu Dioptini sigue presentando inquietudes en cuanto un patrón de uso de plantas hospederas. Los hallazgos en Sapindaceae, Ulmaceae, Melastomataceae y Cecropiaceae (registros en Aristolochiaceae, Mimosaceae y Oleaceae no se han podido confirmar) dibujan un extraño patrón ya que no se encuentra algún vínculo obvio. Los hallazgos de varias especies de *Tithraustes* sobre pequeñas palmeras de sotobosque como *Chamaedorea* y

Calyptrogyne fue sorpresivo y da un traspie a la elaboración de algún patrón de uso generalizable. Todas estas plantas no guardan ningún parentesco directo y más aún, pertenecen a las dos clases conocidas de Angiospermas, Monocotiledóneas y Dicotiledóneas. A pesar de la ausencia de parentescos entre las hospederas, no obstante, tampoco podría suponer que la explotación de estos recursos se deba a eventos azarosos, pues por el contrario, todos estos registros también son compartidos por especies de Lepidoptera en varias familias de Heteróceros y Ropalóceros (Ehrlich & Raven, 1964). A pesar del amplio espectro de hospederas registradas para esta tribu, está claro que a nivel más detallado, los géneros o grupo de especies son sin dudas oligofágicas. Sería incorrecto señalar a los Dioptini como un grupo polifágico.

Por lo expuesto, parece que no basta con hacer aproximaciones cladísticas para interpretar estos fenómenos. Si bien las mismas sirven para definir unidades monofiléticas, y por lo tanto derivar asociaciones holísticas, en ciertas circunstancias quedan interrogantes abiertas cuando se intenta reconstruir sucesos evolutivos.

La Impalatabilidad Como Carácter Polifilético

La condición no monofilética que se encontró en la impalatabilidad de los Dioptinae en este estudio, surge por la presencia de esta condición en especies de los géneros hermanos *Zunacetha* y *Scotura*, que están ubicadas a cierta distancia, con una serie de pasos o secuencias ramificadoras, alejadas de la tribu Josiini. De este modo, decimos que los clados *Zunacetha+Scotura* y Josiini son polifiléticos, ya que no comparten un ancestro común que sea diferente al que comparten todos los de la subfamilia Dioptinae. Suponemos que la

aparición de tal carácter surge tras una serie de transformaciones derivativas (apomórficas) complejas; por tal motivo proponemos dos explicaciones para su topología cladística.

1. Podríamos suponer que la secuencia cladística dada por Miller halla colocado al clado *Zunacetha*+*Scotura* en un lugar equivocado y que en realidad es el grupo hermano de los *Josiini*. De esta forma se colocarían ambos grupos próximos unos a otros de tal forma que se obtenga un cladograma que señale un ancestro común a éstos, convirtiendo el carácter en monofilético. Esta situación debería estudiarse por cuanto este clado revela al menos un carácter ecológico de condición plesiomórfica (p. ej. la nocturnidad).
2. Podríamos suponer que existe una maquinaria enzimática (o los genes que la codifican) responsable de obtener un material con propiedades defensivas; y que la misma está presente en todos los *Dioptinae* y su uso es potencial. Esta maquinaria enzimática sólo se encuentra expresada en aquellas especies que pueden explotar los recursos primarios adecuados. El término “activada”, se refiere al carácter supresivo de algunos genes, que permite que el fenotipo se exprese sólo cuando encuentra la combinación adecuada de alelos (Suzuki *et al.*, 1992). No obstante, la impalatabilidad se puede producir cuando estas enzimas ya expresadas encuentran el sustrato adecuado, que se ha obtenido de las plantas hospederas que las contengan.

Esta última idea se puede desarrollar si se diagrama a un *Dioptinae* impalatable (digamos *Josia radians*) como si se tratase de una caja negra, en la cual se desconoce lo que acontece en el interior. Bajo este concepto se puede debatir con cierto fundamento especulativo. El modelo supone que al colocar estos sustratos ante la presencia de las enzimas del sistema, se produce el producto defensivo por una de las salidas de la caja negra (obviando

por supuesto la presencia de los organelos celulares y estructuras extracelulares que deberían intervenir). Sin embargo, la condición oligofágica tanto de las especies impalatables como las palatables permite suponer que el asunto no es sencillo, y que la explotación de plantas en el orden Violales requiere de adaptaciones que no lograron conseguir los otros Dioprinae. Si todos los Dioprinae tienen la potencialidad de expresar el fenotipo defensivo, como se ha sugerido, sería muy interesante saber por qué unas especies logran adaptarse a las plantas adecuadas y otras no. Observamos que esto lo lograron independientemente los Josiini y el clado *Zunacetha+Scotura*.

Una tercera explicación da cuenta de que los precursores de todos los géneros de Dioprinae representados en el cladograma fueron impalatables y que dicha propiedad se perdió en los géneros palatables. De ser así, obviamente la impalatabilidad es una defensa prescindible por la aparición de otros mecanismos que la sustituyan por ser más eficaces. Los pasos a seguir por esta explicación implicaría que la impalatabilidad se mantiene en los Josiini, perdiéndose en el linaje que da origen a los Dioptrini. En el momento de la aparición del clado *Zunacetha+Scotura*, éste carácter se retomaría. De ser así, los cambios de hospedadoras desde Violales hacia los otros órdenes debería considerarse como una apomorfía al igual que el retorno hacia ellas por *Zunacetha* y *Scotura*. Esta situación parece ser la menos parsimoniosa que el hecho de que la impalatabilidad y la adaptación a las plantas en las Violales evolucionara dos veces a partir de precursores no *Violalófagos* (explicación anterior).

Defensas Químicas

Una de las primeras características que se puede elucidar a partir de las observaciones hechas, en atención a las defensas químicas, es que éstas actúan por contacto directo con los

quimiorreceptores de las arañas. La actuación de químicos volátiles no se puede descartar plenamente ya que es posible que estén involucrados volátiles de corto alcance. Pese a que las *Nephila* siempre hacían contacto con sus pedipalpos antes de rechazar una presa, es allí donde ocurre la sensación que produce la discriminación por parte de la araña. Teniendo en cuenta este hecho, no obstante, Pasteels *et al.* (1983: 271) sugieren que los volátiles no específicos son más efectivos contra artrópodos y posiblemente contra mamíferos, pero menos en aves.

Es importante señalar que la capacidad defensiva demostrada por las larvas de *Josia radians* hacen pensar que las defensas de los adultos se obtienen en la etapa larvaria. Esta propiedad hace pensar que estas defensas en esta etapa van dirigidas a depredadores de activa búsqueda como es el caso de artrópodos tales como arañas y hormigas (Bowers, 1993). Una vez adquirida las defensas, serían retenidas por los adultos formando parte constitutiva, probablemente en partes expuestas como la cutícula. Todas las *Josia radians* ex-larva ofrecidas a las arañas fueron rechazadas, y éstas nunca fueron alimentadas en el período comprendido entre la ecdisis y el momento de los bioensayos. Esto refuerza la idea anterior de que estas polillas emergen ya protegidas debido posiblemente al material de *Passiflora* consumido durante la etapa larvaria. Esto difiere un tanto de los sistemas defensivos conocidos en Ithomiinae y Heliconiinae, ya que éstos no obtienen protección de las plantas que les sirvieron en su etapa larvaria. Este era el modelo aceptado para entonces para estas mariposas. No obstante, luego de estudiarse en detalle, se pudo conocer que cuando emergen los adultos de estas mariposas en realidad están desprotegidas y por ello deben conseguir fuentes de donde puedan derivar sus defensas, tarea que deben efectuar durante los primeros momentos de su vida adulta. Los Ithomiinae obtienen alcaloides pirrolizidínicos, que los ingieren de material vegetal descompuesto que son ricos en estas sustancias, o a través del néctar de las

inflorescencias de ciertas plantas (Brown, 1984, 1987). Por el otro lado, los Heliconiinae obtienen derivados cianogénicos a partir de fuentes ricas en Nitrógeno al manipular polen de ciertas plantas (Nahrstedt & Davis, 1981, 1983). Las larvas hospederas de estos dos grupos de mariposas, es decir, tanto las Solanaceae en uno como las Passifloraceae en los otros; no les confieren protección a los imago, pero al parecer sí ocurre al menos en *Josia radians* y las demás especies que aquí fueron ensayadas como ex-larvas (ver apéndice II) y no parece haber razón para pensar que esta no es la regla en todos los Josiini. La batería defensiva de *Josia radians* ante la gama de depredadores, debe incluir las secreciones protorácicas, a pesar de no haber demostrado actividad alguna ante *Nephila*. Estas secreciones probablemente estén dirigidas a los vertebrados como ocurre en Arctiidae (Esiner & Meinwald, 1995; Sbordoni & Forestiero, 1984) y no ante los invertebrados que parecen ser inocuos a este tipo de secreciones.

Un aspecto que resulta interesante en las defensas químicas estudiadas en *Josia radians* es que esta especie resultó ser no productora de cianógenos. Este es una de las defensas químicas que ocurren en lepidoptera (en Zygaenidae y Nymphalidae; Pasteels *et al.*, 1983) y la planta hospedera para esta especie, *P. capsularis*, es muy rica en derivados cianogénicos. Esta observación se desprende de la evidencia obtenida ante la exposición hojas trituradas de esta planta en una cámara cerrada con papel de picrato (A. Oliveros com. pers.). No obstante, los resultados de cianógenos positivos obtenidos como consecuencia del tratamiento dado de no someter las larvas a ayuno, demuestran que este sistema defensivo está presente y opera gracias al material vegetal por digerir presente en el tracto digestivo. Esto se puede interpretar como un secuestro temporal de los derivados cianogénicos a través de la anatomía del tubo digestivo de la larva, y en consecuencia debe tener presente enzimas detoxificantes para así

tolerarlos. Resultaría interesante conocer si la permanencia transitoria de estos compuesto le pueden conferir capacidad defensiva a las larvas.

Hasta ahora, y de acuerdo a la literatura al alcance, las mariposas defendidas por medio de alcaloides involucran a los Danainae, Ithomiinae y Arctiidae. Éstos emplean los alcaloides pirrolizidínicos no sólo como material defensivo, sino que también juegan un papel importante en la interacción sexual. Otras mariposas -alcaloidófilas-, los Heliconiinae pueden digerir alcaloides beta-carbolinos derivados de las Passifloraceae (Cavin & Bradley, 1988), pero no se sabe si los mismos son empleados para sus defensas. Los presuntos alcaloides encontrados en la fase final de extracción da señal de que éstos son empleados en contra de las arañas, a pesar de que se obtuvo una baja eficiencia para transformar una mariposa palatable como *Eurema* en rechazable. Atribuimos esta baja efectividad al hecho de que se requeriría conocer un dosaje adecuado para lograr llegar al umbral de estimulación en las arañas. El único ejemplar que fue rechazado por la araña, fue el último en ser aplicado la muestra, y este resultado podría estar vinculado al hecho de la concentración que sufrió la muestra al evaporarse el cloroformo tras sucesivas aplicaciones. Lamentablemente estos ensayos no se podían repetir con facilidad, ya que la obtención del material para estos requería de tiempo y a menudo no era abundante la cosecha.

Mimetismo en Dioprinae

Es conveniente señalar que el estudio del fenómeno de mimetismo no es una labor fácil por cuanto la mayor parte de las interpretaciones de las señales emitidas (visuales en nuestro caso) son hechas por el investigador sin probar el efecto que éstos produce en los operadores. Ha existido un debate caliente en torno a muchas de las consideraciones teóricas (ver Joron &

Mallet, 1998 y referencias allí citadas) y han surgido muchas controversias en torno al modo de operar de muchos mecanismos (p. ej. Srygley, 1994). En esta discusión se tiene presente tales inconveniente, y es por ello que se desea aclarar que aquí tan sólo se pretende abrir el debate para que los Dioprinae sean tomados como elementos importantes de las comunidades de Lepidópteros en los ecosistemas Neotropicales.

Siendo la tabla 5 un ejercicio sustentado por fuentes literarias que no abarcan por completo las ilustraciones de todas las posibles especies con potencial de ser integrante mimético, estamos seguros de que esta tabla está muy lejos en dar la última palabra sobre esta materia. De lo que se puede extraer de esta tabla, sentimos confianza en poder esbozar algunas proposiciones. Sin dudas los Arctiidae y Riodinidae son los copartícipes más importantes en los anillos miméticos donde están involucrados los Dioprinae. Probablemente el limitado tamaño que tienen los Dioprinae, no permite que éstos se involucren con mariposas de mayor envergadura como las de las familias Nymphalidae (especialmente en Heliconiinae e Ithomiinae) y Papilionidae (Troidini). Esto solamente ocurre en los anillos miméticos que están representados en la mayoría de las comunidades del Neotrópico como es el patrón atigrado (Brown, 1988), que se caracteriza por tener las alas de fondo negro y bandas naranjas con manchas amarillas en el área subapical de las alas anteriores. En virtud a las restricciones de las dimensiones, parece razonable asumir que la alianza en el trío conformado por Dioprinae-Arctiidae-Riodinidae surge por efecto de la dificultad en poder converger hacia la apariencia de aquellas mariposas. Estos tres grupos comparten mas o menos el mismo tipo de vuelo, que se reconoce por una serie de aleteos rápidos y cortos y describiendo una trayectoria lineal y no errática (obs. pers.) lo que le imprime mayor consideración a lo expuesto.

En cuanto a los anillos propuestos, vale mencionar varios aspectos notables. En el caso de aquel en el que se involucra el género *Dioptis*, observamos que los Ithomiinae conforman parte importante de esta asociación. Es notorio el hecho de que las especies involucradas son habitantes de la cuenca del alto Amazonas. Esta particularidad de restricción geográfica de patrones miméticos podría ir en concordancia con modelos propuestos para mariposas aposemáticas (Brown, 1979). En Panamá era evidente el patrón donde se involucra *Erbessa lindigii* (negro, azul y banda naranja), pero es probable que el mismo se extienda por Costa Rica hasta la costa Pacífica de Ecuador. El anillo particular de los Dioptinae, representado por las líneas longitudinales naranja como los de *Josia radians* se encuentra esparcido por gran parte de Centroamérica y América del Sur y es probable que tal extensión geográfica sea análoga al patrón atigrado, a consecuencia del factor tamaño descrito arriba (i. e. incapacidad de participar con estos y por lo tanto generar un anillo propio).

No hemos incluido a *Xenorma grandimacula* en ninguno de los anillos que hemos propuesto en la tabla 5, tal como propone DeVries (1997), quien sugiere que se asemeja a los riodínidos *Monethe rudolphus* y *Chamaelimnas villagomes*. A *Ch. villagomes* lo hemos incluido en otro anillo en el cual *X. grandimacula* (similar a *X. cytheris*) no encajaría adecuadamente (aunque se deja abierta la posibilidad). No obstante, parece lógico incluirlo como representante Batesiano con tales Riodinidae (por extensión de nuestros resultados). Sin embargo nuestras observaciones en el campo sobre los hábitos de vuelo ponen en duda esta particularidad. Generalmente se observan volando a gran altura y desde nuestra óptica se les ve como un pequeño insecto de coloración oscura. Habría que observarlo desde arriba, es decir, desde donde se encontrarían sus depredadores voladores y que cazan al vuelo. Las

pequeñas dimensiones, no obstante, les podría restar importancia como presas que valgan la pena el esfuerzo en perseguir y atacar.

Los calificativos Batesianos y Müllertianos dados a las categorías miméticas de los Dioptinae estudiados debe entenderse como condicionados por ciertos factores denso-dependientes que deben elucidarse. Además, ya que nuestros resultados de palatabilidad han sido interpretados de acuerdo al comportamiento de arañas, es necesario aclarar que las inferencias a partir de un operador que discrimine por color es determinante. El hecho de que un arácnido rechace una presa es significativo y permite especular lo que podría hacer un depredador mucho más exigente.

A modo de cerrar este capítulo, nos llama poderosamente la atención la participación de polillas del género *Erbessa* en casi todos los anillos miméticos esbozados aquí. Al parecer, las especies incluidas en este taxon ha incurrido en eventos que implican una fuerte selección. La integridad de estas polillas deja entrever una enorme plasticidad para ajustar su fenotipo al modelo mimético que esté mejor protegido (o que esté a su alcance) en los ecosistemas de las diferentes especies en este género. Esta situación podría ser análoga a la ocurrida en dos mariposas *Heliconius*, a saber, *H. melpomene* y *H. erato*, cuyas razas han dado como resultado una increíble convergencia de los patrones de coloración en cada región o unidad geográfica donde existen, por formación paralela de razas miméticas (Brower, 1996).

Casos excepcionales: *Scotura nervosa* y *Josia turgida*

La condición encontrada en estas dos especies son casos muy interesantes de palatabilidad, que ante las evidencias, son consideradas como excepcionales y merecen ser

discutidas separadamente. Estas dos especies, además, incidieron un tanto sobre los valores de palatabilidad en los conjuntos de datos asociados por los criterios taxonómico y botánico. En *Josia turgida*, la impalatabilidad ocurrida sólo en las hembras (10 ♀♀ frente a 9 ♂♂; de los cuales sólo 1 fue rechazado), se puede explicar si en estas polillas ocurre transferencia de los químicos responsables hasta los huevos por las hembras y no por los machos vía espermatóforo (como ocurre en *Utetheisa* y en Ithomiinae; Eisner & Meinwald, 1995; Brown, 1987). Tal vez la respuesta más sensata provenga de la particularidad etológica de las hembras; en que el acto de oviposición implica necesariamente un contacto con el sustrato vegetal, por lo que se convierte en un riesgo ante depredadores como las arañas que cazan por visión. Una prueba de que este riesgo ha sido evadido por otros lepidópteros es el hábito de algunos Satyrinae (Nymphalidae) de arrojar sus huevos al vuelo cerca de la planta hospedera (Sbordoni & Forestiero, 1984). Sin embargo estas situaciones no explican la razón por la cual los machos sean palatables. La ausencia de defensas en los machos, deja abierta una posible asociación mimética Batesiana intraespecífica, siendo las hembras los modelos en esta curiosa interacción. No obstante, por supuesto, debemos recordar que apenas estamos dilucidando la química ecológica de los Dioprinae y a ello debemos agregar que la participación de otros mecanismos defensivos, no necesariamente de naturaleza química, sino etológicos, por mencionar alguno, también juegan un papel importante y en este estudio no se han abordado en el amplio espectro que deben ocurrir. Esta situación probablemente se puede repetir en otras especies de Josiini, y de hecho la especie hermana *J. aurifusa*, se debate su estatus taxonómico como subespecie de *J. turgida* (Miller & Otero, 1994).

***Scotura nervosa*:** Los valores de la tabla 2 admiten asumir que no hay diferencia de la palatabilidad en relación al sexo ($p > 0,001$), pues al contrario, tanto los machos aceptados y

rechazados como las hembras aceptadas y rechazadas, se encuentran cerca de una distribución equitativa ($p > 0,05$). Esto quiere decir que son otras las causas de que existan individuos de cualquier sexo con la mismas probabilidades de ser rechazados o aceptados. A este particular, nos atrevemos a proponer lo siguiente. Si como se discutió, la palatabilidad está coordinada por el factor endógeno genético, no sería extraño entonces suponer que existan poblaciones polimórficas, es decir, que exista variación en cuanto a la capacidad defensiva. La ventaja adaptativa de tal situación no está clara, pero también podría ser el reflejo de un proceso evolutivo no perfeccionado o el resultado de otras adaptaciones. La situación de *Scotura nervosa* se puede comparar a la de ciertas poblaciones de la monarca *Danaus plexippus*, la cual su palatabilidad recorre un amplio espectro, desde aceptables a rechazables, de acuerdo con el tipo de planta hospedera en la cual se desarrolló el individuo (Brower, 1969). Unas plantas (varios géneros en Asclepiadaceae) contienen mayor cantidad de glicósidos cardíacos (cardenólidos) y por lo tanto unas podrán ser aprovechadas más que otras. Una especie emparentada con *Scotura nervosa* es *Zunacetha annulata*. Esta incurre en explosiones demográficas de grandes magnitudes (Wolda & Foster, 1979), y pronto acaban defoliando sus hospederas (*Hybanthus* y *Rinorea*). Al parecer, una estrategia de sobrevivencia sería la de convertirse en herbívoros generalistas cuando pasan a la última fase de su desarrollo larval (P. Coley, com. pers.), momento en el cual consumen mayor cantidad de material vegetal. Es así como se obtiene una población heterogénea, y los resultados de palatabilidad observados probablemente reflejen esta estrategia de adaptación. Los individuos de *S. nervosa* en este estudio fueron colectados en uno de estos períodos de explosión como el reportado por Wolda y Foster (op. cit.), siendo aquellos más numerosos que *Zunacetha* (comparado por observaciones de individuos atraídos a las luces de las instalaciones en Panamá). Estas y otras son razones (e.g. ubicación cladogenética en posición de grupo hermano) para pensar que la

biología de *S. nervosa* es similar a la de *Z. annulata*. Si la planta hospedera le confiere los aleloquímicos que conducen al rechazo en las arañas, entonces una población que se convierte en polífaga por las presiones ecológicas contendrá individuos palatables e impalatables según la especie de planta hospedera empleada en una fase lo bastante temprana para secuestrar la defensa química de la planta en cantidad suficiente para ser efectiva ante los operadores. Larvas de *Zunacetha* fueron encontradas por P. Coley y su equipo en Panamá sobre *Socratea*, *Scheelea* (Arecaceae), *Acalypha*, *Croton* (y otras Euphorbiaceae), *Platypodium*, *Machaerium* (Papilionaceae), Malpighiaceae no id. y *Celtis iguanaea* (Ulmaceae) (P. Coley y T. Brncic com. pers.) y probablemente puede emplear muchas otras. Un futuro ensayo para demostrar esta hipótesis tendría que lógicamente controlar el tipo de plantas hospederas de las larvas.

Otro aspecto interesante en esta especie, al igual que *Zunacetha*, es que rompe con la regla de los Dioprinae, ya que son obligadamente nocturnos. Si bien algunas especies han sido monitoreadas con actividad nocturna (Fullard *et al.*, 2000), muchas son las que se pueden observar volando durante el día. A pesar de haber estado presente durante un ‘brote’, ni *Scotura nervosa* ni *Zunacetha annulata* fueron vistas volando de día, pero de noche estaban virtualmente en cualquier ventana cuyo interior tuviera alguna luz encendida; en números desde un individuo a un par de decenas. La nocturnidad de estas dos especies le resta a la coloración cualquier funcionalidad de aposematismo, la cual tampoco es válida durante el momento de reposo, ya que sus alas anteriores grises y blancas con diseños irregulares no son llamativas o conspicuas. Estas especies vendrían a conformar un caso de impalatabilidad asociado a especies no aposemáticas y se ha sugerido que la capacidad de usar toxinas es probablemente un prerequisite para la evolución de aposematismo (Rothschild, 1971; citado en Pasteels *et al.*, 1983).

APÉNDICES

I

Jerarquización taxonómica

Para tener un mejor entendimiento de las exposiciones, hemos creído conveniente ubicar algunos de los taxa que se mencionan en este trabajo en el esquema que sigue:

ORDEN LEPIDOPTERA

SUPERFAMILIA NOCTUOIDEA

Familia ARCTIIDAE

Utetheisa, Josiomorpha, Thirmidarctia

Familia NOCTUIDAE

Familia NOTODONTIDAE

Subfamilia Dioptinae

tribu Dioptini

Erbessa, Dioptis, Xenorma, Polypoetes, Phryganidia,

Scotura, Zunacetha

tribu Josiini

Josia, Mitradaemon, Scea, Thirmida

SUPERFAMILIA PYRALOIDEA

Familia PYRALIDAE

SUPERFAMILIA PAPILIONOIDEA (mariposas verdaderas)

Familia NYMPHALIDAE

Subfamilia Melitaeinae

Anthanassa drusilla

Subfamilia Heliconiinae

tribu Heliconiini

tribu Argynniini

Familia PAPILIONIDAE

Tribu Papilionini

Pterourus zagreus

Tribu Troidini

Familia PIERIDAE

Eurema spp.

Familia RIODINIDAE *Ancyluris, Mesenopsis*

II

Datos Individuales de Dioprinae ensayados con las arañas *Nephila clavipes*. El número corresponde al número de referencia en la colección donde se ha depositado. Ver la tabla 1 para mayores referencias sobre las localidades de colecta. La tabla 3 resume la información sobre las plantas hospederas. **Acep**: ejemplar aceptado, **Rech**: ejemplar rechazado

Nº	Especie	Sexo	Acep	Rech	Sitio	dd	mm	aa	Condición	Hospedera
1	<i>Xenorma cytheris</i>	♀	x		Estanques	25	Mar	1997	silvestre	
2	<i>Polypoetes circumfumata</i>	♂	x		La Mesa	19	Sep	1997	silvestre	
3	<i>Polypoetes circumfumata</i>	♂	x		La Mesa	21	Sep	1997	silvestre	
4	<i>Josia radians</i>	♀		x	Mérida	23	Sep	1997	ex-larva	<i>P. capsularis</i>
5	<i>Josia turgida</i>	♂	x		San Isidro	27	Sep	1997	ex-larva	<i>P. rubra</i>
6	<i>Thirmida discinota</i>	♂		x	La Caña	27	Sep	1997	silvestre	
7	<i>Josia gopala</i>	♂		x	La Caña	27	Sep	1997	silvestre	
8	<i>Josia gopala</i>	♂		x	La Caña	29	Sep	1997	silvestre	
9	<i>Josia turgida</i>	♀		x	San Isidro	1	Oct	1997	ex-larva	<i>P. rubra</i>
10	<i>Josia turgida</i>	♂	x		San Isidro	1	Oct	1997	ex-larva	<i>P. rubra</i>
11	<i>Josia turgida</i>	♀		x	San Isidro	2	Oct	1997	ex-larva	<i>P. rubra</i>
12	<i>Josia turgida</i>	♂	x		San Isidro	2	Oct	1997	ex-larva	<i>P. rubra</i>
13	<i>Josia turgida</i>	♀		x	San Isidro	2	Oct	1997	ex-larva	<i>P. rubra</i>
14	<i>Josia gopala</i>	♀		x	La Caña	2	Oct	1997	ex-larva	<i>P. cuneata</i>
15	<i>Josia gopala</i>	♂		x	La Caña	3	Oct	1997	ex-larva	<i>P. cuneata</i>
16	<i>Josia flavissima</i>	♀		x	San Isidro	4	Oct	1997	silvestre	
17	<i>Thirmida discinota</i>	♀		x	La Caña	4	Oct	1997	silvestre	
18	<i>Josia radians</i>	♀		x	Mérida	5	Oct	1997	ex-larva	<i>P. capsularis</i>
19	<i>Polypoetes circumfumata</i>	♂	x		La Mesa	6	Oct	1997	silvestre	
20	<i>Josia radians</i>	♂		x	Estanques	9	Oct	1997	silvestre	
21	<i>Josia radians</i>	♀		x	Estanques	9	Oct	1997	silvestre	
22	<i>Josia turgida</i>	♀		x	San Isidro	21	Oct	1997	ex-larva	<i>P. rubra</i>
23	<i>Josia turgida</i>	♀		x	San Isidro	22	Oct	1997	ex-larva	<i>P. rubra</i>
24	<i>Josia turgida</i>	♂	x		San Isidro	22	Oct	1997	ex-larva	<i>P. rubra</i>
25	<i>Josia turgida</i>	♀		x	San Isidro	22	Oct	1997	ex-larva	<i>P. rubra</i>
26	<i>Josia turgida</i>	♂	x		San Isidro	23	Oct	1997	ex-larva	<i>P. rubra</i>
27	<i>Josia turgida</i>	♀		x	San Isidro		Nov	1997	ex-larva	<i>P. rubra</i>
28	<i>Josia turgida</i>	♂		x	San Isidro		Nov	1997	ex-larva	<i>P. rubra</i>
29	<i>Josia turgida</i>	♀		x	San Isidro	23	Nov	1997	ex-larva	<i>P. rubra</i>
30	<i>Josia turgida</i>	♂	x		San Isidro	23	Nov	1997	ex-larva	<i>P. rubra</i>
31	<i>Josia turgida</i>	♀		x	San Isidro	23	Nov	1997	ex-larva	<i>P. rubra</i>
32	<i>Josia turgida</i>	♂	x		San Isidro	23	Nov	1997	ex-larva	<i>P. rubra</i>
33	<i>Josia turgida</i>	♀		x	San Isidro	23	Nov	1997	ex-larva	<i>P. rubra</i>
34	<i>Josia turgida</i>	♂	x		San Isidro	25	Nov	1997	ex-larva	<i>P. rubra</i>
35	<i>Thirmida discinota</i>	♂		x	La Caña	8	Dic	1997	ex-larva	<i>P. bahuinif.</i>
36	<i>Thirmida discinota</i>	♂		x	La Caña	8	Dic	1997	ex-larva	<i>P. bahuinif.</i>
37	<i>Scotura nervosa</i>	♂		x	BCI	18	May	1998	silvestre	
38	<i>Zunacetha annulata</i>	♀		x	BCI	20	May	1998	silvestre	
39	<i>Scotura nervosa</i>	♀		x	BCI	20	May	1998	silvestre	
40	<i>Scotura nervosa</i>	♂		x	BCI	20	May	1998	silvestre	

41	<i>Zunacetha annulata</i>	♀		x	BCI	21	May	1998	silvestre
42	<i>Zunacetha annulata</i>	♂		x	BCI	21	May	1998	silvestre
43	<i>Zunacetha annulata</i>	♂		x	BCI	21	May	1998	silvestre
44	<i>Scotura nervosa</i>	♀		x	BCI	21	May	1998	silvestre
45	<i>Zunacetha annulata</i>	♀		x	BCI	21	May	1998	silvestre
46	<i>Scotura nervosa</i>	♂		x	BCI	21	May	1998	silvestre
47	<i>Zunacetha annulata</i>	♀		x	BCI	21	May	1998	silvestre
48	<i>Zunacetha annulata</i>	♂		x	BCI	22	May	1998	silvestre
49	<i>Mitradaemon pseudena</i>	♀		x	BCI	23	May	1998	silvestre
50	<i>Zunacetha annulata</i>	♂		x	BCI	23	May	1998	silvestre
51	<i>Scotura nervosa</i>	♂		x	BCI	28	May	1998	silvestre
52	<i>Scotura nervosa</i>	♂		x	BCI	28	May	1998	silvestre
53	<i>Scotura nervosa</i>	♀		x	BCI	28	May	1998	silvestre
54	<i>Scotura nervosa</i>	♀		x	BCI	29	May	1998	silvestre
55	<i>Mitradaemon pseudena</i>	♀		x	BCI	31	May	1998	silvestre
56	<i>Dioptis candelaria</i>	♀	x		Fortuna	9	Jun	1998	silvestre
57	<i>Tithraustes noctiluces</i>	♂	x		Fortuna	9	Jun	1998	silvestre
58	<i>Tithraustes noctiluces</i>	♀	x		Fortuna	9	Jun	1998	silvestre
59	<i>Tithraustes noctiluces</i>	♂	x		Fortuna	9	Jun	1998	silvestre
60	<i>Tithraustes noctiluces</i>	♂	x		Fortuna	9	Jun	1998	silvestre
61	<i>Tithraustes noctiluces</i>	♀		x	Fortuna	9	Jun	1998	silvestre
62	<i>Tithraustes noctiluces</i>	♂		x	Fortuna	9	Jun	1998	silvestre
63	<i>Tithraustes noctiluces</i>	♀	x		Fortuna	9	Jun	1998	silvestre
64	<i>Tithraustes noctiluces</i>	♂	x		Fortuna	9	Jun	1998	silvestre
65	<i>Tithraustes noctiluces</i>	♂	x		Fortuna	9	Jun	1998	silvestre
66	<i>Tithraustes noctiluces</i>	♂	x		Fortuna	9	Jun	1998	silvestre
67	<i>Tithraustes noctiluces</i>	♀	x		Fortuna	9	Jun	1998	silvestre
68	<i>Tithraustes noctiluces</i>	♂	x		Fortuna	9	Jun	1998	silvestre
69	<i>Tithraustes noctiluces</i>	♂	x		Fortuna	9	Jun	1998	silvestre
70	<i>Tithraustes noctiluces</i>	♂	x		Fortuna	9	Jun	1998	silvestre
71	<i>Tithraustes noctiluces</i>	♂	x		Fortuna	9	Jun	1998	silvestre
72	<i>Tithraustes noctiluces</i>	♂	x		Fortuna	9	Jun	1998	silvestre
73	<i>Tithraustes noctiluces</i>	♂		x	Fortuna	9	Jun	1998	silvestre
74	<i>Scotura nervosa</i>	♀		x	BCI	13	Jun	1998	silvestre
75	<i>Scotura nervosa</i>	♀		x	BCI	13	Jun	1998	silvestre
76	<i>Mitradaemon pseudena</i>	♂		x	BCI	17	Jun	1998	silvestre
77	<i>Josia draconis</i>	♂		x	BCI	17	Jun	1998	silvestre
78	<i>Josia draconis</i>	♀		x	BCI	20	Jun	1998	silvestre
79	<i>Josia draconis</i>	♀		x	BCI	20	Jun	1998	silvestre
80	<i>Josia draconis</i>	♀		x	BCI	20	Jun	1998	silvestre
81	<i>Josia draconis</i>	♀		x	BCI	20	Jun	1998	silvestre
82	<i>Scotura nervosa</i>	♂		x	BCI	20	Jun	1998	silvestre
83	<i>Mitradaemon pseudena</i>	♀		x	BCI	24	Jun	1998	silvestre
84	<i>Josia draconis</i>	♀		x	BCI	28	Jun	1998	ex-larva
85	<i>Mitradaemon pseudena</i>	♀		x	BCI	1	Jul	1998	silvestre
86	<i>Mitradaemon pseudena</i>	♂		x	BCI	1	Jul	1998	silvestre
87	<i>Mitradaemon pseudena</i>	♂		x	BCI	1	Jul	1998	silvestre
88	<i>Mitradaemon pseudena</i>	♀		x	BCI	1	Jul	1998	silvestre
89	<i>Mitradaemon pseudena</i>	♂		x	BCI	1	Jul	1998	silvestre
90	<i>Mitradaemon pseudena</i>	♀		x	BCI	1	Jul	1998	silvestre
91	<i>Mitradaemon pseudena</i>	♂		x	BCI	1	Jul	1998	silvestre
92	<i>Mitradaemon pseudena</i>	♂	x		BCI	1	Jul	1998	silvestre
93	<i>Mitradaemon pseudena</i>	♂	x		BCI	1	Jul	1998	silvestre
94	<i>Scotura nervosa</i>	♀	x		BCI	2	Jul	1998	silvestre
95	<i>Scotura nervosa</i>	♀	x		BCI	2	Jul	1998	silvestre
96	<i>Scotura nervosa</i>	♀	x		BCI	2	Jul	1998	silvestre

T. panam.

97	<i>Scotura nervosa</i>	♀		x	BCI	2	Jul	1998	silvestre	
98	<i>Scotura nervosa</i>	♀	x		BCI	2	Jul	1998	silvestre	
99	<i>Scotura nervosa</i>	♀	x		BCI	2	Jul	1998	silvestre	
100	<i>Scotura nervosa</i>	♀	x		BCI	2	Jul	1998	silvestre	
101	<i>Mitradaemon pseudena</i>	♂		x	BCI	8	Jul	1998	silvestre	
102	<i>Mitradaemon pseudena</i>	♂		x	BCI	9	Jul	1998	silvestre	
103	<i>Erbessa lindigii</i>	♀	x		Gamboa	11	Jul	1998	silvestre	
104	<i>Zunacetha annulata</i>	♀	x		BCI	11	Jul	1998	silvestre	
105	<i>Scotura nervosa</i>	♂	x		BCI	16	Jul	1998	silvestre	
106	<i>Scotura nervosa</i>	♀		x	BCI	16	Jul	1998	silvestre	
107	<i>Scotura nervosa</i>	♀	x		BCI	16	Jul	1998	silvestre	
108	<i>Scotura nervosa</i>	♀	x		BCI	16	Jul	1998	silvestre	
109	<i>Scotura nervosa</i>	♀	x		BCI	16	Jul	1998	silvestre	
110	<i>Scotura nervosa</i>	♀	x		BCI	16	Jul	1998	silvestre	
111	<i>Erbessa lindigii</i>	♀	x		Gamboa	3	Ago	1998	ex-larva	<i>M. impet.</i>
112	<i>Josia draconis</i>	♀		x	Gamboa	3	Ago	1998	ex-larva	<i>T. panam.</i>
113	<i>Josia draconis</i>	♂		x	Gamboa	3	Ago	1998	ex-larva	<i>T. panam.</i>
114	<i>Tithraustes noctiluces</i>	♂	x		Fortuna	7	Ago	1998	silvestre	
115	<i>Tithraustes noctiluces</i>	♂	x		Fortuna	7	Ago	1998	silvestre	
116	<i>Tithraustes noctiluces</i>	♂	x		Fortuna	7	Ago	1998	silvestre	
117	<i>Tithraustes noctiluces</i>	♀	x		Fortuna	7	Ago	1998	silvestre	
118	<i>Erbessa lindigii</i>	♂	x		Gamboa	7	Ago	1998	ex-larva	<i>M. impet.</i>
119	<i>Erbessa lindigii</i>	♀	x		Gamboa	7	Ago	1998	ex-larva	<i>M. impet.</i>
120	<i>Erbessa lindigii</i>	♀	x		Gamboa	9	Ago	1998	ex-larva	<i>M. impet.</i>
121	<i>Josia annulata</i>	♀	x		Oleoducto	10	Ago	1998	silvestre	
122	<i>Josia draconis</i>	♀	x		Gamboa	12	Ago	1998	ex-larva	<i>T. panam.</i>
123	<i>Josia draconis</i>	♀	x		Gamboa	12	Ago	1998	ex-larva	<i>T. panam.</i>
124	<i>Josia draconis</i>	♀		x	Gamboa	12	Ago	1998	ex-larva	<i>T. panam.</i>
125	<i>Josia draconis</i>	♀		x	Gamboa	12	Ago	1998	ex-larva	<i>T. panam.</i>
126	<i>Josia draconis</i>	♂		x	Gamboa	12	Ago	1998	ex-larva	<i>T. panam.</i>
127	<i>Josia draconis</i>	♂		x	Gamboa	12	Ago	1998	ex-larva	<i>T. panam.</i>
128	<i>Erbessa lindigii</i>	♂	x		Gamboa	13	Ago	1998	ex-larva	<i>M. impet.</i>
129	<i>Josia draconis</i>	♂		x	Gamboa	16	Ago	1998	ex-larva	<i>T. panam.</i>
130	<i>Josia draconis</i>	♀		x	Gamboa	16	Ago	1998	ex-larva	<i>T. panam.</i>
131	<i>Erbessa lindigii</i>	♂	x		Gamboa	16	Ago	1998	ex-larva	<i>M. impet.</i>
132	<i>Erbessa lindigii</i>	♂	x		Gamboa	14	Ago	1998	ex-larva	<i>M. impet.</i>
133	<i>Monocreaga pheloides</i>	♀	x		Chiguará	8	Sep	1998	silvestre	
134	<i>Xenorma cytheris</i>	♂	x		Estanques	8	Sep	1998	silvestre	
135	<i>Xenorma cytheris</i>	♂	x		Estanques	8	Sep	1998	silvestre	
136	<i>Xenorma cytheris</i>	♂	x		Estanques	9	Sep	1998	silvestre	
137	<i>Xenorma cytheris</i>	♂	x		Estanques	9	Sep	1998	silvestre	
138	<i>Xenorma cytheris</i>	♂	x		Estanques	11	Sep	1998	silvestre	
139	<i>Polypoetes sp.</i>	♂	x		Mérida	24	Sep	1998	silvestre	
140	<i>Polypoetes sp.</i>	♂	x		Mérida	24	Sep	1998	silvestre	
141	<i>Polypoetes sp.</i>	♂	x		Mérida	24	Sep	1998	silvestre	
142	<i>Polypoetes sp.</i>	♀	x		Mérida	24	Sep	1998	silvestre	
143	<i>Polypoetes sp.</i>	♀	x		Estanques	29	Sep	1998	silvestre	
144	<i>Josia radians</i>	♂		x	Mérida	13	Oct	1998	ex-larva	<i>P. capsularis</i>
145	<i>Josia radians</i>	♀		x	Mérida	13	Oct	1998	ex-larva	<i>P. capsularis</i>
146	<i>Josia radians</i>	♂		x	Mérida	13	Oct	1998	ex-larva	<i>P. capsularis</i>
147	<i>Josia radians</i>	♂		x	Mérida	16	Oct	1998	ex-larva	<i>P. capsularis</i>
148	<i>Josia radians</i>	♂		x	Mérida	16	Oct	1998	ex-larva	<i>P. capsularis</i>
149	<i>Polypoetes sp.</i>	♂	x		Hechicera	20	Oct	1998	silvestre	
150	<i>Josia radians</i>	♀		x	Mérida	26	Oct	1998	ex-larva	<i>P. capsularis</i>
151	<i>Josia radians</i>	♀		x	Mérida	26	Oct	1998	ex-larva	<i>P. capsularis</i>
152	<i>Josia radians</i>	♂	x		Mérida	26	Oct	1998	ex-larva	<i>P. capsularis</i>

153	<i>Josia radians</i>	♂	x	Mérida	26	Oct	1998	ex-larva	<i>P. capsularis</i>
154	<i>Josia radians</i>	♂	x	Estanques	16	Nov	1998	ex-larva	<i>P. capsularis</i>
155	<i>Josia radians</i>	♂	x	Estanques	16	Nov	1998	ex-larva	<i>P. capsularis</i>
156	<i>Josia radians</i>	♀	x	Estanques	16	Nov	1998	ex-larva	<i>P. capsularis</i>
157	<i>Josia radians</i>	♀	x	Estanques	16	Nov	1998	ex-larva	<i>P. capsularis</i>
158	<i>Josia radians</i>	♀	x	Estanques	16	Nov	1998	ex-larva	<i>P. capsularis</i>
159	<i>Josia radians</i>	♂	x	Estanques	18	Nov	1998	ex-larva	<i>P. capsularis</i>
160	<i>Josia radians</i>	♂	x	Estanques	18	Nov	1998	ex-larva	<i>P. capsularis</i>
161	<i>Josia radians</i>	♂	x	Estanques	18	Nov	1998	ex-larva	<i>P. capsularis</i>
162	<i>Josia radians</i>	♂	x	Estanques	18	Nov	1998	ex-larva	<i>P. capsularis</i>
163	<i>Josia radians</i>	♀	x	Estanques	18	Nov	1998	ex-larva	<i>P. capsularis</i>
164	<i>Josia radians</i>	♀	x	Estanques	18	Nov	1998	ex-larva	<i>P. capsularis</i>
165	<i>Josia aurifusa</i>	♀	x	La Victoria		Feb	1999	silvestre	
166	<i>Josia aurifusa</i>	♀	x	La Victoria		Feb	1999	silvestre	
167	<i>Josia aurifusa</i>	♀	x	La Victoria		Mar	1999	ex-larva	<i>P. capsularis</i>
168	<i>Josia aurifusa</i>	♂	x	La Victoria		Mar	1999	ex-larva	<i>P. capsularis</i>
169	<i>Josia aurifusa</i>	♂	x	La Victoria		Mar	1999	silvestre	
170	<i>Polypoetes sp.</i>	♂	x	La Victoria		Mar	1999	ex-larva	<i>C. iguan.</i>
171	<i>Xenorma cytheris</i>	♂	x	Estanques	20	Sep	1999	silvestre	
172	<i>Xenorma cytheris</i>	♂	x	Milla, Mérida	2	Nov	1999	silvestre	
173	<i>Xenorma cytheris</i>	♂	x	Milla, Mérida	2	Nov	1999	silvestre	
174	<i>Xenorma cytheris</i>	♂	x	Milla, Mérida	2	Nov	1999	silvestre	
175	<i>Xenorma cytheris</i>	♂	x	Milla, Mérida	2	Nov	1999	silvestre	
176	<i>Xenorma cytheris</i>	♂	x	Milla, Mérida	2	Nov	1999	silvestre	

El número 170 no fue computado en los resultados.

III

La Araña Tejedora, *Nephila clavipes* L. (Araneidae) Como Depredadora.



Probablemente los más importantes depredadores de artrópodos en la mayoría de los ambientes sean los arácnidos (Robinson & Robinson, 1970), y en el caso particular de los insectos voladores, éstos sean las arañas tejedoras. Las arañas gigantes del género *Nephila* son abundantes en las tierras calientes de los trópicos. En el continente Americano, la araña *N. clavipes* se encuentra desde el sur de Texas hasta el norte de Argentina. Las hembras, con un tamaño corporal de poco más de 50 mm, pueden construir telas verticales que oscilan desde unos 50 cm hasta un metro o más de diámetro, en terrenos umbrófilos, casi siempre a nivel de sotobosque. Suelen ocupar los caminos cercanos a los claros dejados por la caída de un árbol, las quebradas; sitios que suelen ser por donde pasan la mayoría de los insectos voladores, muchas veces obligados por el espacio limitado por interferencia de la vegetación misma. El tamaño de las presas pueden variar desde pequeños dípteros hasta un voluminoso escarabajo (Coleoptera) o una chicharra (Homoptera). Las partes no digeribles de sus presas se pueden observar en el suelo o en las redes, y se ha encontrado una buena representatividad de mariposas (Vasconcellos-Neto & Lewinsohn, 1984).



En trabajos previos con *Nephila clavipes*, se ha demostrado que las mariposas Ithomiinae (Nymphalidae; Brown, 1987) y polillas del género *Utetheisa* (Arctiidae; Eisner & Meinwald, 1995) son rechazadas consistentemente por estas arañas. En ambos casos, los adultos emplean alcaloides pirrolizidínicos en sus defensas, pero también

forman parte en la elaboración de feromonas. Las fuentes de éstos alcaloides son variadas. En el primero de los casos, los machos adultos de Ithomiinae los extraen de flores en Rubiaceae y Asteraceae, así como en fluidos de tejidos en descomposición de *Heliotropium* (Boraginaceae); y los movilizan hacia las hembras a través del espermatóforo. Los huevos de estas hembras también demuestran la presencia de estos alcaloides, pero no así las larvas y pupas (Masters, 1990). De una manera similar son movilizados estos alcaloides en *Utetheisa*, salvo que las larvas los extraen de semillas de *Crotalaria* (Fabaceae) y los retienen hasta ser adultos y se pasan a los huevos de éstos.

Las arañas siempre van al acecho de cualquier presa que caiga a su tela, aún cuando en ese instante estén alimentándose de otra presa (obs. pers.), siempre y cuando puedan sentirla por las vibraciones emanadas. Finalmente, y algo que es muy importante tomar en cuenta para este estudio, es que el comportamiento de rechazo o de aceptación no se ve afectado por las experiencias previas con otras presas. También hay que resaltar que estas arañas no discriminan por patrones de coloración (Vasconcellos-Neto & Lewinsohn, 1984) ya que detectan su presa por las vibraciones producidas en la tela (obs. pers.).

En las ilustraciones, observamos arriba a una hembra en el momento en que retira de su tela a una presa indeseable. Se puede distinguir fácilmente este comportamiento porque la araña nunca la muerde (a menos que la presa esté forcejeando, de allí la importancia de la tanatosis), además la mecánica es bastante obvia cuando remueve al insecto. En la ilustración inferior, una presa que es aceptada será consumida, luego de ciertos pasos que incluyen la mordida y a veces la envoltura con seda. Esta distinción de la mecánica de aceptación y rechazo es de importancia para los ensayos que se ejecutaron en este trabajo.

IV

Datos de los Notodontidae: Dioptinae, criados por Annette Aiello. Estos datos, gentilmente cedidos, sirvieron para elaborar la tabla 3. Los insectos y plantas que dieron este trabajo se encuentran depositados en el Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, en Ancón, República de Panamá. Todos los lotes produjeron adultos, excepto donde se indica.

Nº Lote	Nombre	Planta	Familia	Producto
1996-004	<i>Erbessa lindigii</i>	<i>Miconia impetiolearis</i>	Melastomataceae	
1993-083	<i>Josia cruciata</i>	<i>Passiflora menispermifolia</i>	Passifloraceae	
1993-084	<i>Josia cruciata</i>	<i>Passiflora menispermifolia</i>	Passifloraceae	
1994-042	<i>Josia cruciata</i>	<i>Passiflora menispermifolia</i>	Passifloraceae	
1994-037	<i>Josia draconis</i>	<i>Turnera panam.</i>	Passifloraceae	
1994-039	<i>Josia draconis</i>	<i>Turnera panam.</i>	Passifloraceae	
1993-080	<i>Josia draconis</i>	Indistinguible		la larva se murió
1992-031	<i>Josia ena</i>	<i>Passiflora vitifolia</i>	Passifloraceae	
1992-035	<i>Josia ena</i>	<i>Passiflora vitifolia</i>	Passifloraceae	Hymenoptera
1993-048	<i>Josia frigida</i>	<i>Passiflora</i>	Passifloraceae	
1994-041	<i>Josia frigida</i>	<i>Passiflora</i>	Passifloraceae	la larva se murió
1994-040	<i>Scotura leucophleps</i>	<i>Rinorea</i>	Violaceae	
1994-044	<i>Tithraustes</i>	<i>Calyptrogyne</i>	Arecaceae	la larva se murió
1994-047	<i>Tithraustes</i>	<i>Calyptrogyne</i>	Arecaceae	Hymenoptera
1993-051	<i>Tithraustes</i>	<i>Chamaedorea</i>	Arecaceae	la larva se murió
1994-045	<i>Tithraustes noctiluces</i>	<i>Calyptrogyne</i>	Arecaceae	
1994-046	<i>Tithraustes noctiluces</i>	<i>Calyptrogyne</i>	Arecaceae	
1994-048	<i>Tithraustes noctiluces</i>	<i>Calyptrogyne</i>	Arecaceae	
1993-052	<i>Tithraustes noctiluces</i>	<i>Chamaedorea</i>	Arecaceae	Hymenoptera y adulto
1994-018	<i>Tithraustes noctiluces</i>	<i>Chamaedorea</i>	Arecaceae	
1994-013	<i>Tithraustes noctiluces</i>	<i>Chamaedorea tepejilote</i>	Arecaceae	
1993-045	<i>Tithraustes seminigrata</i>	<i>Calyptrogyne</i>	Arecaceae	
1993-046	<i>Tithraustes seminigrata</i>	<i>Calyptrogyne</i>	Arecaceae	
1993-047	<i>Tithraustes seminigrata</i>	<i>Calyptrogyne</i>	Arecaceae	
1977-025	<i>Zunacetha annulata</i>	<i>Hybanthus prunifolius</i>	Violaceae	Hymenoptera y adulto
1979-026	<i>Zunacetha annulata</i>	<i>Hybanthus prunifolius</i>	Violaceae	
1997-011	<i>Zunacetha annulata</i>	<i>Hybanthus prunifolius</i>	Violaceae	

V

Géneros y especies tipo de los Dioprinae

I- Tribu Dioptrini

Authyala obliquaria Warren

Cacolyces plagifera Walker

Ceraeotricha cuneifera Dognin

Cleptophasia scissa Warren

Dioptris cyma Hübner

Dolophrosyne mirax Prout

Erbessa sobria Walker

Euchontha frigida Walker

Euforbesia unimacula Warren

Euscoturiopsis elongata Hering

Isostyla ithomeina Butler

Monocreaga pheloides Felder

Oricia truncata Walker

Paradioptris otanes Druce

Pareuchontha grandimacula Dognin

Phaeochlaena gyon Fab.

Phanoptis cyanomelas Felder

Phryganidia californica Packard

Polypoetes deldon Druce

Pseudoricia sibyllae Druce

Scotura flavicapilla Hübner

Scoturiopsis basilinea Hering

Stenoplastis satyroides Felder

Tithraustes haemon Druce

Tolimicola consanguinea Dognin

Xenomigia veninotata Warren

Xenorma cytheris Druce

Xenormicola prouti Hering

Zunacetha annulata Guérin

II- Tribu Josiini

Anticoreura salmoni Druce

Cyanotricha necyria Felder

Getta clite Walker

Josia ligula Hübner

Leptactea minuta Druce

Mitradaemon velutinum Butler

Phavarea rejecta Hübner

Polyptychia fasciculosa Felder

Scea auriflamma Hübner

Scedros dilatata Walker

Thirmida dimidiata Walker

VI

Aspectos Biológicos de Algunos Diptinae.

Se quiere aprovechar la oportunidad de plasmar algunos datos de la biología de un pequeño número de especies de Diptinae. La mayoría de estos son datos inéditos, aunque algunos fueron abordados de manera súbita en otras referencias (Miller 1991, 1996). Descripciones más detalladas de otras especies se encuentran en Miller (1996) & Miller & Otero (1994). Toda esta información fue compilada durante la ejecución de esta tesis.

Erbessa lindigii

En Panamá esta polilla se encontró en Gamboa, aunque rara vez se veían los adultos volando. Era mucho más frecuente encontrar las larvas al inspeccionar por debajo las hojas de su planta hospedera. En Venezuela, larvas de esta especie se encontraron en las hojas de una especie por identificar en el género *Miconia* (Melastomataceae) cerca de Santa Cruz de Mora, en el sector conocido como La Victoria (ver tabla 1). Las plantas hospederas confirmadas para dos especies (tabla 3 y apéndice V) se caracterizan por poseer el envés blanquecino, aunque carecemos de un espectro de hospederas más amplio para el género. Generalmente se encontraban individuos solitarios, no obstante en ocasiones habían varios individuos en diferentes instares. Esto permite suponer que las hembras colocan un solo huevo por hoja. Tanto en Panamá como en Venezuela, el



hábitat señalado se caracteriza por ser bosque húmedo tropical con una leve estación seca, altas temperaturas y copiosa pluviosidad. Los ejemplares adultos venezolanos se diferencian de los panameños por poseer la banda naranja de las alas anteriores más delgadas, además por tener la región azul de las alas posteriores más extensa y brillante. Es probable que se requiera emplear categorías subespecíficas diferentes para estas poblaciones.

La larva posee un par de extensiones, que corresponden al par de pro-patas del segmento anal. Estos son rígidos y se proyectan en cada uno una extensión carnosa que se dirigen hacia adelante cuando las larvas son molestadas. Es probable que éstos sean órganos con funciones defensivas y además produzcan sustancias nocivas dirigidas en contra de himenópetros parasitoides y/o depredadores. Semejante órgano es conocido en otros Notodontidae y ha sido ilustrado en Miller (1991). La pupa tiene varias características que las aproximan a las crisálidas de las mariposas, en especial a las de la familia Nymphalidae. Al igual que estos, las pupas se adhieren al sustrato por un cremáster y conserva la verticalidad, pero no se fija debajo de superficies horizontales. Tanto las pupas de *E. lindigii* como las de *E. glaucaspis* son semejantes en forma y coloración. Resalta las proyecciones en la región de la cabeza en forma de diapasón. Las larvas de *E. glaucaspis* es de color verde con figuras romboidales pardas en el dorso a diferencia de la de *E. lindigi*, la cual es blanquecina con bandas negras transversales.

Mitradaemon pseudena

Este Josiini de cuerpo robusto era uno de los más comunes que se podían encontrar en el área del canal panameño. Algunas hembras de esta especie se colectaron y se indujeron a que colocasen sus huevos mientras se confinaban en bolsas plásticas a temperatura ambiental (no lo hacían bajo el aire acondicionado). Generalmente se lograba un número aproximado de 30 huevos. Durante los primeros días que se realizó esta operación, no se contaba aun con dato alguno sobre la planta hospedera, por lo que a las larvas recién nacidas se les ofrecieron hojas de *Passiflora* sp., *Hybanthus prunifolius*, *Turnera panamensis* e incluso *Casearia guianensis* (todas pertenecientes a familias del orden Violales). Ninguna de ésta plantas resultó adecuada para las larvas, ya que en ningún caso llegaron a comer de ellas. La identidad de la hospedera no se llegó a conocer sino cuando se logró observar una hembra en actitud de oviposición en Gamboa, la cual colocaba sus huevos tanto en hojas como en los pecíolos de *Lindackeria laurina* (Flacourtiaceae). Una inspección detallada del árbol dio como resultado el hallazgo de una larva en el último instar, así como de otros tres en el primero. Desde entonces, las larvas eran relativamente fáciles de encontrar sobre hojas nuevas de esta especie de árbol, no obstante, la cría en cautiverio era complicada pues las larvas tendían a morir, ya que al parecer requieren de hojas frescas con frecuencia. Muchas larvas murieron y sólo se pudo lograr un adulto (conservado en colección CEULA). Huevos, larvas, pupas y madres se conservan en alcohol o material fijado en alfiler en CEULA. En Isla Barro Colorado, se logró colectar varias larvas que diferían en el patrón señalado en la figura, pero no sabemos si se trata de una segunda especie, ya que nunca se logró obtener una adulto de estas larvas.



Josia draconis

Este era otro de los Dioprinae más comunes que se encontraban en Panamá. Se cuenta con una descripción morfológica detallada en Miller (1996), no obstante queremos resaltar algunos aspectos etológicos. A diferencia del comportamiento descrito en Miller & Otero (1994) acerca del modo en que se posan los Josiini, nunca las vimos caminando debajo de las hojas para resguardarse, pues al contrario, permanecían expuestas por encima. Esto también es válido para *M. pseudena*. En Panamá, la única especie que llegó a mostrar el

comportamiento ya reportado fue *J. cruciata*, y este se semeja en coloración más a los Josiini que sirvieron para describir el comportamiento de resguardo. Creemos que esto se deba a alguna selección determinada por el patrón de coloración que ostentan en las alas anteriores (véase la ilustración de *E. lindigii*).

Durante los meses en que se trabajó (Mayo a Agosto de 1998), la abundancia llegó a ser tal, que no era raro encontrar los arbustos, *Turnera panamensis*, severamente defoliados por cuantiosos individuos. Las larvas frecuentemente eran atacadas por Dípteros parasitoides que emergían en la fase de pupa. Sin embargo, tal vez el hecho que llegó a ser más relevante por lo curioso, era la presencia de ciertos Hemípteros de la familia Pentatomidae, presuntamente aposemáticos (como se ilustra a la derecha). Estos insectos eran abundantes sobre las plantas hospederas y a menudo se podían observar a adultos y ninfas depredando sobre las larvas, succionando en posición suspendida. Esto también se registró sobre las larvas de *M. pseudena* y su planta hospedera. Nace de manera súbita la inquietud y como consecuencia, nos plantemos la hipotética presunción de que estos hemípteros logran extraer los componentes defensivos que aquí hemos estado estudiando y usarlos para su beneficio. Obviamente ésto es una invitación para estudios posteriores que implicaría una interesante relación tritrófica.



Xenorma cytheris

Esta pequeña polilla suele ser abundante durante gran parte del año, aunque su número disminuye en determinados momentos hasta tal punto que no se observa un solo ejemplar. Las hemos observado en ambientes montanos desde bosque primario a severamente intervenido. Durante las últimas horas de sol, los machos se hacen muy activos, llegándose a ver a cientos de ellos volando a más de cinco metros y sobrevolando las copas de los árboles. En ningún momento como el descrito se ha podido observar un hembra por lo que se intuye que éstas están posadas y fuera de la vista del observador.

Los huevos son esféricos y de color verdoso y puestos en pequeños números debajo de las hojas de una especie de *Cecropia* identificada como *C. peltata* (según el herbario de la Facultad de Ciencias Forestales). Las larvas comen desde el envés y son difíciles de ver. La pupa es blanquecina con estrías parda oscuras. Se abulta ventralmente en la región central y se fija al sustrato por el cremáster en posición vertical con la región dorsal orientada hacia el sustrato. No construye capullo. En general, los inmaduros son semejantes a los de *Polypoetes circumfumata*.

CONCLUSIONES

- La palatabilidad en los Dioptinae está determinada al tipo de planta hospedera que utilizan las larvas para completar su desarrollo. Aquellas especies que utilizan plantas en el orden Violales obtendrán adultos con una buena oportunidad en ser rechazados por depredadores como *Nephila clavipes*, mientras que las plantas fuera de este orden no le brindarán mayor protección a las especies que se adaptaron a este régimen alimentario. Estaría pendiente vincular las plantas hospederas como fuente primaria en el secuestro de las defensas y la identificación de los compuestos químicos responsables.
- El uso de violales en los Dioptinae está restringido a la tribu Josiini y al clado conformado por los géneros *Zunacetha* y *Scotura*. Estos dos grupos al no compartir un ancestro común que no sea diferente al de todos los Dioptinae, y por la condición de poder ser impalatables debido al uso de estas plantas, sustentan el hecho de que esta propiedad evolucionó al menos dos veces en los Dioptinae.
- Los numerosos ejemplos de patrones de coloración que se repiten en los Dioptinae dentro de esta subfamilia, así como fuera de ella, permiten que se puede atribuir cierta importancia a las especies aposemáticas de Dioptinae en la participación en anillos miméticos en ecosistemas Neotropicales. En esta participación se involucran anillos bien representativos (ej. patrón atigrado) así como otros que son menos extendidos. Igualmente, al parecer los Dioptinae también han evolucionado sus propios anillos compartido por algunas pocas especies (líneas longitudinales naranja como en *Josia radians*), compartido únicamente con pocas especies en varias familias de mariposas y otras polillas diurnas. Es probable que las

limitaciones morfológicas permiten la participación con especies de similar estructura, como Arctiidae, Riodinidae y posiblemente también Geometridae.

- Hay importantes indicios de que el componente que le confiere la impalatabilidad en *Josia radians* es de naturaleza química, habiéndose encontrado evidencias de la presencia en sus tejidos de compuestos de tipo alcaloidal. Estos mismos también deben actuar en las restantes especies impalatables de la tribu Dioptini y especialmente en los de la tribu Josiini. Queda pendiente esclarecer de manera definitiva si éstos compuestos tienen actividad positiva frente a *Nephila clavipes*. Ya el hecho de haber encontrado evidencias de la presencia de alcaloides en éstos lepidópteros se puede considerar un logro importante, pues es suficiente evidencia de que en ellas existen defensas químicas. Como trabajo ulterior corresponde estudiar la estructura de estos presuntos alcaloides.
- A pesar de que las defensas basadas en derivados cianogénicos es uno de los sistemas más frecuentes tanto en plantas como en artrópodos, estos parecen no estar presentes en los Dioptinae impalatables.

LITERATURA CITADA

- Alonso-A, M. E. & A. Oliveros.** 2000. A method for the practical quantitation of cyanogenesis in plant material. *Phytochemical Anal.* (en prensa).
- Bates, H. W.** 1862. Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley, Lepidoptera: Heliconidae. *Transactions of the Linnean Society*, 23: 495-566.
- Benson, W., K. S. Brown Jr., & L. E. Gilbert.** 1976. Coevolution of plants and herbivores: Passion flower butterflies. *Evolution*, 29: 659-680.
- Beccaloni, G. W.** 1997. Ecology, natural history and behaviour of ithomiine butterflies and their mimics in Ecuador (Lepidoptera: Nymphalidae: Ithomiinae). *Tropical Lepidoptera*, 8: 103-124.
- Bowers, M. D.** 1993. Aposematic caterpillars: Life-styles of the warningly colored and unpalatable. Pp. 331-371. In N. E. Stamp & T. M. Casey (Eds.). *Caterpillars. Ecological & Evolutionary Constraints on Foraging*. Routledge. Chapman & Hall.
- Brower, A. V. Z.** 1995. Locomotor mimicry in butterflies? A critical review of the evidence. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)*, 347: 413-425.
- _____ 1996. Parallel race formation and the evolution of mimicry in *Heliconius* butterflies: a phylogenetic hypothesis from mitochondrial DNA sequences. *Evolution*, 50: 195-221.
- Brower, L. P.** 1969. Ecological chemistry. *Scientific American*, 220: 22-29.
- _____ 1984. Chemical defence in butterflies. Pp. 109-134. In R. I. Vane-Wright & P. R. Ackery (Eds.). *The Biology of Butterflies*. London. Academic Press.
- Brower, L. P.; J. V. Z. Brower & C. T. Collins.** 1963. Experimental studies of mimicry. 7. Relative palatability and Müllerian mimicry among Neotropical butterflies of the subfamily Heliconiinae. *Zoologica*, 48: 65-85.
- Brown Jr., K. S.** 1979. *Ecologia geográfica e evolução nas florestas neotropicais*. São Paulo, Universidade Estadual de Campinas.
- _____ 1981. The biology of *Heliconius* and related genera. *Annual Review of Entomology*, 26: 427-456.
- _____ 1984. Adult obtained pyrrolizidine alkaloids defend ithomiine butterflies against a spider predator. *Nature*, 309: 707-709.
- _____ 1987. Chemistry at the Solanaceae/Ithomiinae interface. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74: 359-397.
- _____ 1988. Mimicry, aposematism and crypsis in Neotropical Lepidoptera: The importance of dual signals. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 113: 83-119.
- Cavin, J. C. & T. J. Bradley.** 1988. Adaption to ingestion of β -carboline alkaloids by Heliconiini butterflies. *Journal of Insect Physiology*, 34: 1071-1075.
- Chai, P.** 1986. Field observations and feeding experiments on the responses of rufous-tailed jacamars (*Galbula ruficauda*) to free-flying butterflies in a tropical rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society*, 29: 161-189.

- Conn, E. C.** 1979. Cyanide and cyanogenic glycosides. Pp. 387-412. In G. A. Rosenthal & D. H. Janzen (Eds.). *Herbivores. Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*. Orlando, Academic Press.
- Dethier, V. G.** 1939. Prothoracic glands of adult Lepidoptera. *Journal of the New York Entomological Society*, 47: 131-144.
- DeVries, P. J.** 1994. Patterns of butterfly diversity and promising topics in natural history and ecology. Pp. 187-194. In L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide & G. S. Harsthorn (Eds.). *La Selva, Ecology and Natural History of a Neotropical Rainforest*. Chicago. The University of Chicago Press.
- _____ 1997. *The butterflies of Costa Rica and Their Natural History. II. Riodinidae*. Princeton. Princeton University Press.
- Ehrlich, P. R. & P. H. Raven.** 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18: 586-608.
- Eisner, T. & J. Meinwald.** 1995. The chemistry of sexual selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences. U.S.A.*, 95: 50-55.
- Fullard, J.; L. D. Otero; A. M. Orellana & A. Surlykke.** 2000. Flight activity and diel monitoring in Lepidoptera. *Annals of the Entomological Society of America*, en prensa.
- Hering,** 1925. Family Diopitidae. In A. Seitz (Ed.). *The Macrolepidoptera of the World*. Stuttgart, A Kernen.
- Joron, M. & J. L. B. Mallet.** 1998. Diversity in mimicry: paradox or paradigm? *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 461-466.
- Lewis, H. L.** 1973. *Butterflies of the World*. Chicago, Follet.
- Lubin, Y. D.** 1983. *Nephila clavipes*. Pp.745-747. In D. H. Janzen (Ed.) *Costa Rican Natural History*. Chicago. The University of Chicago Press.
- Marcano, D. & M. Hasegawa.** 1991. *Fitoquímica Orgánica*. Caracas, Universidad Central de Venezuela.
- Masters, A. R.** 1990. Pyrrolizidine alkaloids in artificial nectar protect adult ithomiine butterflies from a spider predator. *Biotropica*, 22: 298-304.
- Miller, J. S.** 1987. A revision of the genus *Phryganidia* Packard, with description of a new species (Lepidoptera: Diopitidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 89: 303-321.
- _____ 1991. Cladistics and classification of the Notodontidae (Lepidoptera: Noctuoidea) based on larval and adult morphology. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 204.
- _____ 1992. Host-plant associations among prominent moths. *BioScience*, 42: 50-57.
- _____ Phylogeny of the Neotropical moth tribe Josiini (Notodontidae: Diopitinae): a hidden case of Müllerian mimicry. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 118: 1-45.
- Miller, J. S. & L. D. Otero.** 1994. Immature stages of Venezuelan Diopitinae (Notodontidae) in *Josia* and *Thirmida*. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 48: 338-372.

- Nahrstedt, A. & R. H. Davis.** 1981. The occurrence of the cyanoglucosides, linamarin and lotaustralin, in *Acraea* and *Heliconius* butterflies. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 68B: 575-577.
- _____ 1983. Occurrence, variation and biosynthesis of the cyanogenic glucosides linamarin and lotaustralin in species of the *Heliconiini* (Insecta: Lepidoptera). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 75B: 65-73.
- Pasteels, J.; J. Grégoire & M. Rowell-R.** 1983. The chemical ecology of defense in arthropods. *Annual Review of Entomology*, 28: 263-289.
- Pasteur, G.** 1982. A classificatory review of mimicry systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 169-199.
- Piñas, F. & I. Manzano.** 1997. *Mariposas del Ecuador*. Quito, Pontificia Universidad del Ecuador
- Robinson, M. & B. Robinson.** 1970. Prey caught by a sample population of the spider *Argiope argentata* (Araneae: Araneidae) in Panama: a year's census data. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 49: 345-357.
- Srygley, R.** 1994. Locomotor mimicry in butterflies? The associations of positions of centres of mass among groups of mimetic, unprofitable prey. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)*, 343: 145-155.
- Sbordoni, V. & S. Forestiero.** 1984. *Butterflies of the World*. New York, Times Book.
- Suzuki, D.; A. J. F. Griffiths, J. H. Miller; & R. C. Lewontin.** 1992. *Introducción al Análisis Genético*. Cuarta edición. Madrid, Interamericana-McGraw Hill.
- Vane-Wright, R. I.** 1976. A unified classification of mimetic resemblances. *Biological Journal of the Linnean Society*, 8: 25-56.
- _____ 1980. On the definition of mimicry. *Biological Journal of the Linnean Society*, 13: 1-6.
- van Someren, V. G. L & T. H. E. Jackson.** 1959. Some comments on protective resemblance amongst African Lepidoptera (Rhopalocera). *Journal of the Lepidopterists' Society*, 13: 121-150.
- Vaconcellos-Neto, J. & T. M. Lewinsohn.** 1984. Discrimination and release of unpalatable butterflies by *Nephila clavipes*, a neotropical orb-weaving-spider. *Ecological Entomology*, 9: 337-344.
- Vélez, J. H. & J. A. Salazar.** 1991. *Mariposas de Colombia*. Bogotá, Villegas Editores.
- Watson, L. & M. J. Dallwitz.** 1992. The families of flowering plants: Descriptions, illustrations identifications, and information retrieval. Version: 25 th November 1996. URL: <http://www.keil.ukans.edu/delta/>.
- Wolda, H. & R. Foster.** 1978. *Zunacetha annulata* (Lepidoptera: Diopitidae), an outbreak insect in a neotropical forest. *Geo-Eco-Trop*, 2: 443-454.

