

TRICOMAS FOLIARES, CALIDAD DEL ALIMENTO Y EFICIENCIAS DE ALIMENTACION Y CRECIMIENTO DE *LOPHOCERAMICA PYRRHA*¹

Zenón Cano-Santana Y Ken Oyama

Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.
Apartado Postal 70-275. México, D.F.

ABSTRACT

Feeding and growth of larvae of *Lophoceramica pyrrha* (Druce) (Lepidoptera: Noctuidae) fed on diets of two types of leaves of *Wigandia urens* (Ruiz & Pavón) HBK (Hydrophyllaceae) were evaluated. Eight standard parameters of the feeding biology and mean larval weight of the last two larval instars of *L. pyrrha* were compared. Relative biomass consumption was higher for larvae fed smooth leaves than those fed bristly leaves. However, the relative nitrogen accumulation rate for larvae fed smooth leaves was as high as for larvae fed bristly leaves. Although leaf trichomes have been claimed to be an effective defensive mechanism against herbivores, leaf trichomes of *W. urens* did not affect the feeding behavior and growth of *L. pyrrha* larvae.

INTRODUCCION

El papel de los mecanismos de defensa de las plantas contra insectos fitófagos se ha documentado ampliamente; los metabolitos secundarios han influido en la evolución de sistemas digestivos (Rosenthal y Janzen 1979), y las características físicas o mecánicas de las hojas, como los tricomas y la textura, repelen la acción de los insectos fitófagos (Levin 1973, Crawley 1983). Como una respuesta selectiva a esas barreras, la eficiencia de alimentación de los animales puede ser medida por el grado de especialización. Los herbívoros generalistas y especialistas están relacionados con diferentes grupos de plantas (Scriber y Feeny 1979) en un contexto sucesional (Feeny 1976, Rhoades y Cates 1976). La eficiencia de consumo y crecimiento de insectos especialistas y generalistas se ha comparado en diferentes especies de plantas (Waldbauer 1964, Scriber y Feeny 1979). Sin embargo, los estudios que comparan la eficiencia de alimentación en insectos que se alimentan sobre una planta que presenta variación intraespecífica en sus características físicas y químicas son muy escasos. Esto ocurre a pesar de que se sabe que cualquier especie de planta presenta variación en sus propiedades nutricionales y en la concentración de metabolitos secundarios tanto espacial como temporalmente, así como de individuo a individuo y de una parte de la planta a otra del mismo individuo, lo cual puede afectar la conducta alimenticia de los herbívoros (McKey 1979, Denno y McClure 1983).

Para entender los efectos de la variación de una planta sobre las eficiencias de alimentación de los insectos herbívoros, aquí se reporta una comparación de la eficiencia de alimentación de las larvas gregarias de *Lophoceramica pyrrha* (Druce) (Lepidoptera: Noctuidae) cuando son alimentadas con dos tipos de hojas de *Wigandia urens* (Ruiz & Pavón) HBK (Hydrophyllaceae). Las plantas de esta especie presenta dos tipos de tricomas, glandulares y urticantes, y es posible distinguir dos tipos de hojas: hispadas (con ambos tipos de tricomas) y lisas (con tricomas glandulares solamente). Las hojas hispadas (HH) presentan mayor contenido de agua, nitrógeno y fósforo que las hojas lisas (HL) [contenido de agua (% en peso fresco): HH = 72.2 ± 0.6 , HL = 61.9 ± 0.9 , $t = 5.34$, $g.l. = 15$,

¹Lepidoptera: Noctuidae

$P < 0.001$; nitrógeno (% en peso seco): HH = 3.25 ± 0.15 , HL = 2.63 ± 0.09 , $t = 9.95$, g.l. = 9, $P < 0.001$; fósforo (% en peso seco): HH = 0.22 ± 0.01 , HL = 0.15 ± 0.01 , $t = 4.85$, g.l. = 9, $P < 0.001$; prueba de t para muestras pareadas] (Cano-Santana 1987, Cano-Santana y Oyama 1992). Así, la pregunta principal que trata de contestar este trabajo es: ¿qué tipo de hojas consumen mejor las larvas de *L. pyrrha*: hojas hispadas con tricomas urticantes pero mayor calidad nutricional u hojas lisas sin tricomas urticantes pero relativamente más pobres nutricionalmente?

MATERIALES Y METODOS

Sistema de Estudio. *Wigandia urens* es un arbusto común que coloniza las zonas perturbadas del Valle de México. Los tricomas glandulares de sus hojas son pequeños (0.7-1.0 mm) con un pedicelo de 4-5 células y una cabezuela multicelular que secreta una sustancia pegajosa. Los tricomas urticantes, por su parte, son más largos (3.0-6.0 mm), duros y puntiagudos, y secretan una sustancia tóxica e irritante. Esta planta contiene en sus hojas flavonoides (5,4'-dihidroxi-7-metoxiflavona y 5,4'-dihidroxi-6,7-dimetoxiflavona) y terpenoides (farnesol-quinona y wigandol) (Gómez et al. 1980). Las hojas hispadas son más abundantes en la temporada seca (de noviembre a mayo), en tanto que las hojas lisas lo son en la temporada de lluvias (de junio a octubre) (Cano-Santana 1987), sin embargo en cualquier estación un individuo de *W. urens* puede presentar tanto hojas lisas como hispadas simultáneamente (Cano-Santana 1987).

Lophoceramia pyrrha es un noctuido gregario que se alimenta casi exclusivamente de *W. urens* en el campo. Sus larvas se encontraron una sola vez sobre *Buddleia cordata* HBK (Loganiaceae) y en tres plantas de *Dahlia coccinea* Cav. (Compositae), en observaciones realizadas de 1985 a 1991 (Z. Cano-Santana, obs. pers.) en la Reserva del Pedregal de San Angel, ubicada al SW de la Ciudad de México. Las larvas se alimentan en ambos tipos de hojas en el campo, aunque éstas están presentes solamente de julio a diciembre (Cano-Santana 1987), cuando las hojas hispadas son más escasas. *L. pyrrha* presenta cinco estadios larvarios (Cano-Santana 1987).

Experimentos de Alimentación Larvaria. Las larvas de *L. pyrrha* fueron colectadas en la Reserva del Pedregal de San Angel en el campus de la Universidad Nacional Autónoma de México. Treinta larvas del primer estadio se transfirieron individualmente a cajas de plástico (10 cm de diámetro, 12 cm de altura) y fueron arregladas aleatoriamente en un invernadero. Las larvas fueron divididas en dos grupos de 15 individuos. Un grupo fué alimentado con hojas hispadas y el otro con hojas lisas. Hojas de edad intermedia recién colectadas fueron cambiadas cada dos días evitando la desecación de las hojas. Las hojas hispadas seleccionadas fueron aquellas que presentaron una densidad de tricomas mayor a 15 por cm^2 , las hojas lisas eran consideradas como tal cuando carecían totalmente de tricomas urticantes. A cada caja se le colocaba una pieza de algodón humedecido para mantener la humedad relativa en el interior. La temperatura media era de 20° C (día) y 15° C (noche), con un fotoperíodo de 13/11 (día/noche), y aproximadamente 70% de humedad relativa en el interior del invernadero.

Larvas, heces y restos foliares fueron pesados cada 48 h. El alimento no consumido y las heces se secaban en un horno a 45° C durante 48 h. El peso seco del alimento consumido por cada larva por día se calculó sustrayendo el peso seco de la hoja no consumida del peso seco estimado de la hoja al principio del intervalo de alimentación. Este peso inicial fué estimado de hojas control similares a las utilizadas como alimento de las larvas, pero sin herbívoros (Waldbauer 1968). El crecimiento de las larvas en términos de peso seco fué determinado de la ganancia medida en peso fresco y del contenido de agua larvario, el cual fué estimado para cada estadio en cada experimento secando larvas control adicionales. Debido a que las larvas pierden peso antes de una muda o de la pupación, se calculó el crecimiento larvario en el pico del peso alcanzado en cada estadio.

Nitrógeno. El nitrógeno total de hojas y heces fué medido por duplicado en un Autoanalizador Tecnihicon II (TIS 1977a, b) por la técnica de Kjeldahl (McKenzie y Wallace 1954).

Índices Nutricionales. De nuestros datos calculamos los siguientes parámetros de crecimiento larvario y eficiencia de alimentación (Waldbauer 1968, Slansky y Feeny 1977) de los últimos dos estadios, todos basados sobre pesos secos:

TRCr: Tasa Relativa de Crecimiento = mg de incremento de biomasa por g de masa larvaria media por día.

TRCo: Tasa Relativa de Consumo = mg de alimento ingerido por g de peso larvario medio por día.

DA: Digestibilidad Aproximada o Eficiencia de Asimilación = (mg de alimento ingerido - mg de heces)(100)/mg de alimento ingerido.

ECl: Eficiencia de Conversión de Alimento Ingerido = (mg de biomasa obtenida)(100)/mg de alimento ingerido.

ECD: Eficiencia de Conversión de Alimento Digerido o Eficiencia Neta de Crecimiento = (mg de biomasa obtenida) (100)/(mg de alimento ingerido - mg de heces).

TRCN: Tasa Relativa de Consumo de Nitrógeno = mg de nitrógeno ingerido por g de masa larvaria media por día.

TRAN: Tasa Relativa de Acumulación de Nitrógeno = mg de nitrógeno obtenidos por g de masa larvaria media por día.

La cantidad de nitrógeno obtenido por cada larva experimental fué determinado sustrayendo el nitrógeno total en las heces del nitrógeno ingerido por la larva. La masa larvaria media (BPROM) de cada estadio se calculó por el método del promedio ponderado (Waldbauer 1964) y fué utilizado para calcular las tasas relativas mencionadas.

La eficiencia para convertir nitrógeno asimilado a nitrógeno corporal de la larva fué considerada de 100%. Sin embargo, una fracción desconocida de nitrógeno asimilado es excretado en la forma de ácido úrico, alantoina, ácido alantoico, y otros compuestos (ver referencias en Scriber y Feeny, 1977).

Análisis Estadístico. Los datos porcentuales fueron transformados como $\arcsen \sqrt{x\%}$ para su tratamiento estadístico (Zar 1984). Para cada parámetro se realizó un Análisis de Varianza (ANOVA) de dos vías para probar el efecto de la dieta (tipo de hoja) y del estadio. Cuando la interacción dieta X estadio fué significativa se aplicó una prueba de Tukey ($P < 0.05$), para conocer las diferencias entre celdas (Zar 1984). El efecto de la alimentación con diferente tipo de hojas sobre el contenido de nitrógeno en las heces, el peso de las larvas durante el desarrollo y la duración de cada estadio fué comparada con una prueba de t ($P < 0.05$). Todas las medias se presentan junto con sus errores estándar.

RESULTADOS Y DISCUSION

El desarrollo de las larvas en ambos tratamientos se completó entre los 95 y 142 días. El crecimiento en peso de las larvas de *L. pyrrha* no difirió entre tratamientos [peso fresco (g) a los 92 días de desarrollo: hojas lisas = 328.4 ± 34.5 , hojas hispidas = 329.1 ± 32.7]. Las larvas mostraron variación en el número de estadios que presentan en su desarrollo, el cual fué de 3 a 7 en larvas alimentadas con ambas dietas. No existió diferencia significativa entre dietas en la duración de cada estadio de desarrollo. La comparación de los parámetros de alimentación y crecimiento larvarios se realizó sobre el penúltimo y último estadios, independientemente del número de ellos que experimentó cada larva.

Las comparaciones de los índices de alimentación y crecimiento mostraron que (Tabla 1): (a) la TRCo fué significativamente mayor con una dieta de hojas lisas, tanto para el penúltimo como para el último estadio ($F = 17.88$, g.l. = 4,30, $P < 0.001$). (b) La TRCN fué mayor con una dieta de hojas hispidas en el penúltimo estadio ($q = 4.59$, g.l. = 4,30, $P < 0.05$) pero no para el último estadio ($q = 1.30$, g.l. = 4,30, $P > 0.05$). (c) No se presentaron diferencias significativas entre dietas en BPROM, ECl, ECD, AD, TRCr, EUN y TRAN. (d) No hay diferencias significativas entre estadios en la ECl, lo cual se presenta en algunos insectos (Scriber y Slansky 1981). (e) TRCo, TRCr, TRAN, TRCN, DA, y EUN fueron significativamente mayores en el penúltimo estadio que en el último. Esta tendencia en los valores de TRCr, TRCo y DA se ha encontrado, en general, para la mayoría de insectos (Waldbauer 1968, Scriber y Feeny 1979, Scriber y Slansky 1981). (f) La ECD fué significativamente mayor en el último estadio que en el penúltimo, lo cual representa el patrón observado en los insectos (Scriber y Slansky 1981). (g) Hay un efecto significativo de la interacción dieta X estadio en la TRCN ($F = 54.73$, g.l. = 1,30, $P < 0.01$), pero no para ninguno de los demás parámetros de consumo y crecimiento.

La concentración de nitrógeno (% en peso seco) en las heces de larvas alimentadas con hojas hispidas fué significativamente mayor que en las heces de larvas alimentadas con hojas lisas (hojas hispidas = 3.76 ± 0.09 , hojas lisas = 2.50 ± 0.09 ; prueba de t para muestras independientes, $t = 9.54$, g.l. = 18, $P < 0.001$).

TABLA 1. Índices Nutricionales y Masa Larvaria Media para el Penúltimo y Ultimo Estadios de Larvas de *L. pyrrha* alimentadas con Hojas Híspidas y Lisas de *W. urens*.

Índice nutricional ^b	Valores de los índices bajo los dos tratamientos ^a			
	Penúltimo estadio		Último estadio	
	Híspidas (n=7)	Lisas (n=10)	Híspidas (n=7)	Lisas (n=10)
BPROM (mg)	27.76±2.92 ^b	27.63±1.93 ^b	51.64±2.28 ^a	51.82±2.37 ^a
TRCr (mg/g/dfa)	43.80±5.38 ^a	41.93±4.30 ^a	26.21±3.30 ^b	32.22±1.64 ^b
TRCo (mg/g/día)	727.9±20.3 ^b	803.0±26.7 ^a	421.3±20.0 ^d	555.2±19.9 ^c
DA (%)	71.4±2.7 ^a	69.5±3.7 ^a	60.1±3.9 ^b	51.2±3.9 ^a
ECI (%)	5.98±0.63 ^a	5.28±0.57 ^a	6.58±1.17 ^a	5.88±0.39 ^a
ECD (%)	8.52±1.05 ^b	8.27±1.34 ^b	10.71±1.49 ^a	11.62±0.75 ^a
TRCN(mg/g/día)	24.70±1.22 ^a	20.68±0.73 ^b	12.90±0.91 ^c	14.03±0.48 ^c
TRAN (mg/g/día)	16.40±1.47 ^a	14.62±0.78 ^a	6.35±0.49 ^b	7.27±0.32 ^b
EUN (%)	65.64±3.67 ^a	71.17±3.72 ^a	50.26±4.68 ^b	52.04±2.38 ^b

^aLos datos son medias ± error estándar. n = tamaño de muestra. Los valores seguidos por diferente letra difieren significativamente ($P < 0.05$).

^bBPROM = masa larvaria media; TRCr = tasa relativa de crecimiento; TRCo = tasa relativa de consumo; DA = digestibilidad aproximada; ECI = eficiencia de conversión de alimento ingerido; ECD = eficiencia de conversión de alimento digerido; TRCN = tasa relativa de consumo de nitrógeno; TRAN = tasa relativa de acumulación de nitrógeno; EUN = eficiencia de utilización de nitrógeno.

El papel defensivo de los tricomas contra herbívoros se ha documentado para plantas silvestres (Gilbert 1971, Levin 1973, Johnson 1975) y cultivadas (Broersma et al. 1972, Levin 1973). Algunos insectos han desarrollado diferentes adaptaciones para evitar esas barreras (Rathcke y Poole 1975, Hulley 1988). En este trabajo encontramos que las larvas de *L. pyrrha* tienen la capacidad fisiológica para comer hojas con tricomas urticantes de *W. urens*, aunque con una baja eficiencia de alimentación. El papel defensivo de los tricomas como una barrera física no fué sustentado por este estudio. La pubescencia no siempre representa un mecanismo defensivo de las plantas. Esto está bien ilustrado en estudios de plantas de importancia agrícola (Starks y Merkle 1977, Benedict et al. 1983), aunque no en plantas silvestres.

Las diferencias en el crecimiento de las larvas alimentadas con hojas híspidas y lisas se encontraron en la TRCo y en la TRCN. Esto pudo ser debido a que las hojas híspidas de *W. urens* tienen mayor contenido de nitrógeno, fósforo y agua que las hojas lisas (Cano-Santana 1987, Cano-Santana y Oyama 1992). Es posible pensar que las larvas tratadas con hojas lisas comen más biomasa para compensar la pobreza en contenido de nutrimentos, sobre todo nitrógeno, tal como se ha registrado para *Pieris rapae* (L.) (Lepidoptera: Pieridae) (Slansky y Feeny 1977), que presenta tasas de acumulación de nitrógeno similares cuando se alimentan de hojas con diferente contenido de nitrógeno. El crecimiento de larvas de lepidópteros puede estar limitado por la disponibilidad de nitrógeno y agua en su alimento (Waldbauer 1964, Southwood 1973, Slansky y Feeny 1977), y se ha sugerido que el nitrógeno debe ser concentrado más que otros nutrimentos mayores (Southwood 1973).

En la Tabla 2 se comparan nuestros resultados de crecimiento larvario con otros reportados en la literatura (Scriber y Feeny 1979, Scriber y Slansky 1981, Slansky y Scriber 1982). Según estos datos, DA y EUN están dentro del rango registrado, aunque por encima del límite inferior. Sin embargo, TRAN, ECI, ECD y TRCr están cerca de los valores más bajos reportados. Las tasas de crecimiento relativo y las tasas relativas de acumulación de nitrógeno son ligeramente más bajas que los extremos inferiores registrados. Esos bajos valores en las eficiencias de consumo, en las tasas de crecimiento y en la tasa de acumulación de nitrógeno, sugieren que *W. urens* es un hospedero con hojas de baja calidad que provoca un crecimiento lento en las larvas de *L. pyrrha*. Los valores bajos en la ECI se han relacionado con bajas concentraciones de agua (Feeny 1975), sin embargo, no se encontraron diferencias en este parámetro entre tratamientos a pesar de que las hojas hispídas presentan mayor contenido de agua que las hojas lisas. Los valores de la ECI, que representan una medida de la eficiencia en los procesos digestivos y metabólicos (incluyendo la posibilidad de desintoxicación) (Futuyma y Wasserman 1981), son muy bajos, lo cual sugiere la existencia de muy bajas eficiencias en los procesos metabólicos de *L. pyrrha* al alimentarse de hojas de *W. urens*.

TABLA 2. Comparación de los Índices Nutricionales de *L. pyrrha* al alimentarse de *W. urens*, con los registrados en la Literatura para Lepidópteros.

Índice nutricional ^a	Rango de datos		Referencia ^b
	<i>L. pyrrha</i>	Registrado	
TRCr (mg/g/dfa)	26-42	30-1500	1,2
TRCo (mg/g/día)	421-803	270-10700	1
DA (%)	51-71	12-97	1
ECI (%)	5-7	1-78	1
ECD (%)	8-12	2-93	1
TRAN (mg/g/dfa)	6.4-16.4	7.2-81.7	3
EUN (%)	50.3-71.2	28.2-93.5	3

^aIgual que en Tabla 1.

^b1= Slansky y Scriber (1982), 2= Scriber y Slansky (1981), 3= Scriber y Feeny (1979).

Estos resultados deben interpretarse en el entendido de que son el producto de un experimento realizado con larvas criadas aisladamente, ya que la conducta de alimentación de *L. pyrrha* en el campo es gregaria. En el caso de *L. pyrrha*, es probable que haya un efecto negativo de la cría en aislamiento. El desarrollo larvario de *L. pyrrha* criada de manera aislada se cumplió en 95-142 días, mientras que en otros ensayos realizados con grupos de 25 larvas muestran un desarrollo de 48-99 días alimentándose de hojas de *W. urens* (hojas hispídas = 72.1 ± 2.3 días, hojas lisas = 88.8 ± 3.4 días; Cano-Santana 1987, Cano-Santana y Oyama, datos no publicados). Probablemente esta condición de aislamiento pudo haber estado involucrada en las variaciones observadas en el número de estadios de desarrollo en las larvas. De cualquier manera, las larvas de *L. pyrrha* criadas de manera agregada presenta altos índices de mortalidad y bajas tasas de crecimiento al alimentarse de hojas de *W. urens*, comparados con los que presenta al alimentarse de las hojas de *Buddleia cordata*, su hospedero "alternativo" (Cano-Santana 1987, Cano-Santana y Oyama, datos no publicados). Lo anterior reafirma que las bajas eficiencias ecológicas observadas en *L. pyrrha* en este experimento se deben, en gran parte, a la baja calidad nutricional de las hojas de *W. urens* para este noctuido.

En conclusión, los tricomas urticantes de las hojas de *W. urens* no afectan negativamente la biología alimenticia de las larvas de *L. pyrrha*. Por el contrario, la mayor calidad nutricional de las hojas que presentan tricomas urticantes, le permiten a las larvas de esta especie alcanzar los mismos niveles de acumulación de nitrógeno consumiendo menor cantidad de follaje, que si se alimentara de hojas lisas.

AGRADECIMIENTO

Agradecemos a Juanita Martínez, Norma Cano, R. Esteban, S. Careaga y R. Vergara su ayuda en el trabajo de laboratorio. A A. Mendoza por las facilidades prestadas para utilizar las instalaciones. Al Dr. C. Beutelspacher por la identificación del insecto y a C. Cordero por la revisión del manuscrito. Finalmente, a Cuauthémoc Chávez y al Dr. F. García-Oliva por su ayuda en la impresión del trabajo final. Este trabajo está dedicado a la memoria del Sr. Mariano Cano Salazar (1928-1977), y fué escrito cuando ZCS gozaba de una beca doctoral otorgada por el CONACyT.

LITERATURA CITADA

- Benedict, J.H., T.F. Leigh, and A.H. Hyer. 1983. *Lygus hesperus* (Heteroptera: Miridae) oviposition behavior, growth, and survival in relation to cotton trichome density. *Environ. Entomol.* 12: 331-335.
- Broersma, D.B., R.L. Bernard, and W.H. Luckman. 1972. Some effects of soybean pubescence on populations of the potato leafhopper. *J. Econ. Entomol.* 65: 78-82.
- Cano-Santana, Z. 1987. Ecología de la relación entre *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) y sus herbívoros en el Pedregal de San Angel, D.F. (México). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Univ. Nal. Aut. de México, México. 157 pp.
- Cano-Santana, Z., and K. Oyama. 1992. Variations in leaf trichomes and nutrients of *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) and its implications for herbivory. *Oecologia* (in press).
- Crawley, M.L. 1983. Herbivory. The Dynamics of Animal-Plant Interactions. *Studies in Ecology* No. 10. Blackwell Scientific Pub., London. 437 pp.
- Denno, R.F., and M.S. McClure [eds.]. 1983. *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems*. Academic Press, New York. 717 pp.
- Feeny, P. 1975. Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores, p. 3-19. *In* L.E. Gilbert and P.H. Raven (eds.) *Coevolution of Animals and Plants*. University of Texas Press, Austin.
- Feeny, P. 1976. Plant Apparency and chemical defense. *Recent Adv. Phytochem.* 10: 1-40.
- Futuyma, D., and S.S. Wasserman. 1981. Food plant specialization and feeding efficiency in the tent caterpillars *Malacosoma disstria* and *M. americanum*. *Entomol. Exp. Appl.* 30: 106-110.
- Gilbert, L. 1971. Butterfly-plant coevolution: Has *Passiflora adenopoda* won the selectional race with Heliconiinae butterflies? *Science* 172: 585-586.
- Gómez, F., L. Quijano, J.S. Calderón, and T. Ríos. 1980. Terpenoids isolated from *Wigandia kunthii*. *Phytochem.* 19: 2202-2203.
- Hulley, P.E. 1988. Caterpillars attacks plant mechanical defence by mowing trichomes before feeding. *Ecol. Entomol.* 13: 239-241.
- Johnson, H.B. 1975. Plant pubescence: an ecological perspective. *Bot. Rev.* 41: 233-258.
- Levin, D.A. 1973. The role of trichomes in plant defense. *Q. Rev. Biol.* 48: 3-15.
- McKenzie, H.A., and H.S. Wallace. 1954. The Kjeldahl determination of nitrogen: a critical study of digestive conditions - temperature, catalyst and oxidizing agent. *Aust. J. Chem.* 7: 55-70.
- McKey, D. 1979. Distribution of secondary compounds within plants, p. 55-133. *In* G.A. Rosenthal y D. Janzen [eds.] *Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, New York.
- Rathcke, B.J., and R.W. Poole. 1975. Coevolutionary race continues: butterfly larval adaptation to plant trichomes. *Science* 187: 175-176.
- Rhoades, D.F., and R.G. Cates. 1976. A general theory of plant antiherbivore chemical interaction between plants and insects. *Recent Adv. Phytochem.* 10: 168-213.

- Rosenthal, G.A., and D.H. Janzen [eds.]. 1979. *Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, New York. 718 pp.
- Scriber, J.M., and P. Feeny. 1979. Growth of herbivorous caterpillars in relation to feeding specialization and the growth form of their food plants. *Ecol.* 60: 829-850.
- Scriber, J.M., and F. Slansky Jr. 1981. The nutritional ecology of immature insects. *Ann. Rev. Entomol.* 26: 183-211.
- Slansky, F. Jr., and P. Feeny. 1977. Stabilization of the rate of nitrogen accumulation by larvae of the cabbage butterfly *Euphydryas editha* of wild and cultivated food plants. *Ecological Monographs* 47: 209-228.
- Slansky, F. Jr., and J.M. Scriber. 1982. Selected bibliography and summary of quantitative food utilization by immature insects. *Entomol. Soc. Am. Bull.* 28: 43-45.
- Southwood, T.R.E. 1973. The insect/plant relationship - an evolutionary perspective, p. 3-30. *In* H.F. van Emden [ed.] *Insect/Plant Relationships*. Blackwell Sci. Pub., Oxford.
- Starks, K.J., and O.G. Merkle. 1977. Low level resistance in wheat to greenbug. *J. Econ. Entomol.* 70: 305-306.
- TIS (Technicon Industrial Systems). 1977a. Industrial Method No. 334-74 W/B. Individual simultaneous determination of nitrogen and/or phosphorous in BD acid digest.
- TIS (Technicon Industrial Systems). 1977b. Industrial Method No. 369/75 A/B. Digestion and sample preparation for the analysis of total Kjeldahl nitrogen and/or total phosphorous in food and agricultural products using Technicon BD-20 block digester.
- Waldbauer, G.P. 1964. The consumption, digestion and utilization of solanaceous and non-solanaceous plants by larvae of the tobacco hornworm, *Protoparce sexta* (Kohan.) (Lepidoptera: Sphingidae). *Entomol. Exp. Appl.* 7: 253-259.
- Waldbauer, G.P. 1968. The consumption and utilization of food by insects. *Adv. Insect Physiol.* 5: 229-304.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J. 718 pp.