

Interacciones químicas entre *Hypsipyla grandella* y sus plantas hospedantes

Jorge E. Macías-Sámano*

RESUMEN. *Hypsipyla grandella*, el barrenador de los brotes de las Meliáceas, es probablemente el principal factor limitante en el establecimiento de plantaciones de caoba (*Swietenia* spp.) y cedro (*Cedrela* spp.) en América. Para del comercio internacional, estos árboles son las especies maderables tropicales más importantes de este continente. Recientemente, *S. macrophylla*, ha sido propuesta como una especie en peligro de extinción. Algunas publicaciones documentan aspectos biológicos y ecológicos de *H. grandella*, lo que incluye varios trabajos sobre el control químico y silvicultural de esta importante plaga. Sin embargo, se conoce poco sobre las interacción del insecto y sus hospedantes. En este trabajo se analizan estas interacciones, presentando la información disponible sobre la especificidad de hospedantes, así como los principales patrones de comportamiento del insecto. Se enfatiza la necesidad del estudio de estas interacciones, enfocando toda la familia Meliaceae y no solamente en las especies de valor comercial. Esas otras especies podrían proveer no sólo información importante acerca de las interacciones insecto-planta, sino que también podrían ser buenas alternativas como una fuente de maderas preciosas. Se discuten las evidencias que sugieren la existencia de feromonas involucradas en el apareamiento de *H. grandella* y en la atracción de las hembras a los compuestos volátiles de los hospedantes. El conocimiento de estos fenómenos dirigidos por sustancias químicas, fundamentaría el diseño de prácticas de manejo sólidas, que serían específicas para cierta especie, y de impacto ambiental prácticamente nulo. Se presentan varias tácticas de manejo, que involucran el uso de sustancias semioquímicas, y que han probado ser exitosas con otras especies de lepidópteros plagas.

Palabras clave: *Hypsipyla grandella*, Ecología química, *Swietenia* spp., *Cedrela* spp., Meliaceae, América tropical, Plagas forestales.

ABSTRACT. Chemical interactions between *Hypsipyla grandella* and its host plants. *H. grandella*, the mahogany shoot borer, is probably the main limiting factor in the establishment of mahogany (*Swietenia* spp.) and cedar (*Cedrela* spp.) plantations in America. For international commerce, these trees are the most important tropical timber species of this continent. Recently, it has been proposed that *Swietenia macrophylla* is a species in danger of extinction. Some publications document biological and ecological aspects of *H. grandella*, including several papers on the chemical and silvicultural control of this important pest. However, very little is known about the interactions between the insect and its hosts. In this work, these interactions are analysed, the available information about the specificity of host is presented as well as the main behavioural patterns of the insect. The need to study these interactions is emphasized, focusing on the entire Meliaceae family and not only on the species of commercial value. These other species may provide not only important information about the insect plant interactions, but they may also be good alternatives as a source of valuable timber. Evidence suggesting the existence of pheromones involved in the mating behaviour of *H. grandella* and in the attraction of females to the volatile compounds of hosts, is discussed. Knowledge of these behaviour patterns directed by chemical substances, could provide a basis for the design of robust management practices, that would be specific for each species and of practically no environmental impact. Several management practices are presented, which incorporate the use of semiochemicals and that have been successfully used with other Lepidopteran pest species.

Key words: *Hypsipyla grandella*, Chemical ecology, *Swietenia*, *Cedrela*, Meliaceae, American tropical, Forest pests.

* Grupo de Ecología Química. Colegio de la Frontera Sur, Tapachula, Chiapas, México. Correo electrónico: jmacias@tap-ecosur.edu.mx.

Introducción

En el trópico, las especies *Hypsipyla grandella* (Zell.) y *H. robusta* (Moore) (Lepidoptera: Pyralidae), denominadas comúnmente como barrenadores de los brotes de las Meliaceae, son un factor biótico muy limitante para el establecimiento de plantaciones de especies maderables importantes, como las caobas (*Swietenia* spp., *Khaya* spp.) y los cedros (*Cedrela* spp., *Toona* spp.) (Entwistle 1967, Newton, *et al.* 1993, Mayhew y Newton 1998). Las caobas son las maderas tropicales mejor conocidas y con mayor valor en el comercio internacional. En el ámbito mundial se conoce que existen, sin contar las plantaciones privadas, aproximadamente 200000 ha plantadas de esta especie (Mayhew y Newton 1998). El desarrollo de estas plantaciones no sólo permite abastecer la amplia demanda del producto, sino que además reducen la presión ejercida sobre los bosques naturales (Mayhew y Newton 1998).

Desde hace varias décadas y en varias partes del mundo, incluyendo Latinoamérica, las plantaciones de Meliaceae se han abandonado o bien se han interrumpido en su totalidad, debido al ataque de las dos especies de *Hypsipyla* mencionadas. En México, como en el resto del trópico americano, *H. grandella* ha sido informada como una plaga crónica que limita el establecimiento exitoso de plantaciones de cedro, (*Cedrela odorata* L.) y caoba, (*Swietenia macrophylla* King), en los estados de Campeche, Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco, Veracruz y Yucatán (Cibrián *et al.* 1995).

Quizá por la importancia económica de esta plaga, la información generada se ha centrado en métodos de control, ya sean estos químicos, biológicos o silviculturales (Mayhew y Newton 1998), aunque han habido varios trabajos sobre su biología (Ramírez-Sánchez 1964, Grijpma y Gara 1970a, Roovers 1971, Holsten y Gara 1975, Holsten 1977, Whitmore 1976) y ecología básica (Grijpma y Gara 1970a, 1970b, Gara *et al.* 1973, Whitmore 1976, Fazoranti *et al.* 1982) que se han desarrollado. Hasta ahora el único método práctico y eficaz de control sigue siendo el uso de insecticidas sintéticos. El uso de insecticidas biológicos, basado en hongos entomopatógenos está en proceso de evaluación y parece prometedor (Dr. David Cibrián, com. pers.). Sin embargo, ambos métodos requieren ser aplicados constantemente y que los productos estén en contacto directo con el insecto.

Recientemente, se han realizado estudios de análisis de procedencia para *S. macrophylla* (Newton *et al.* 1993 y 1996), así como pruebas genéticas de suscepti-

bilidad de la misma especie y *C. odorata* al ataque de *H. grandella* (Newton *et al.* 1998, 1999). Estos estudios concluyen de manera general que: 1) existe una mayor incidencia del insecto en sitios con deficiencia de agua durante el establecimiento de la plantación; 2) existen variaciones genéticas significativas, en cuanto a alturas de crecimiento, dentro y entre diferentes poblaciones de caobas, y 3) en términos de su susceptibilidad a *H. grandella*, existen variaciones genéticas significativas dentro de *S. macrophylla* y *C. odorata*.

Con excepción de dichos estudios, prácticamente no existen trabajos que contemplen la interacción del insecto con sus hospedantes. Un enfoque de esta naturaleza permitirá una visión más integral del sistema insecto-planta y por ende, del desarrollo de medidas ecológicamente más sólidas para su manejo.

La ecología química es un área del conocimiento que estudia las interacciones ecológicas entre organismos, mediadas por compuestos químicos. Este enfoque permite un mejor entendimiento de cómo los barrenadores del género *Hypsipyla* detectan y aceptan sus plantas hospedantes. De igual manera, permite dilucidar los mecanismos de comunicación química existente entre los insectos mismos, ya sea a través de sus feromonas (intraespecíficamente) como entre los insectos y sus hospedantes (interespecíficamente) mediante compuestos kairomonales. Ambos mecanismos podrían ser explotados para el manejo del insecto y la manipulación de sus hospedantes, como ya ha sido ampliamente comprobado con otras especies de insectos que son plagas (Grant 1991, Borden 1993).

Ecología química del sistema *H. grandella* – Meliaceae Incidencia del insecto según las especies de Meliaceae.

La gran mayoría de los trabajos que describen la incidencia de *H. grandella* lo hacen principalmente sobre *S. macrophylla* y *C. odorata* como sus hospedantes. Esto quizá se deba a que la mayoría de los informes proviene de plantaciones comerciales y son esas dos las especies más utilizadas. Sin embargo, hay otros hospedantes nativos en América, que no son utilizados comercialmente.

En general, existe una gran especificidad de los insectos del género *Hypsipyla* por las especies de la familia Meliaceae (Entwistle 1967) y por ello es importante un análisis de todos los hospedantes potenciales del barrenador en el trópico americano.

La familia Meliaceae tiene una distribución prácticamente pantropical. Entre sus miembros se encuentran especies maderables importantes en el comercio

internacional, todos ellos dentro de la subfamilia Swietenioideae, tribu Cedreleae (Pennigton y Styles 1975). Los más importantes comercialmente son: *S. macrophylla* y *C. odorata* en el trópico americano y *Toona ciliata* M. J. Roem, y *Khaya ivorensis* A. Chev., en el trópico asiático-australiano y africano, respectivamente.

Además de informes de *H. grandella* sobre *S. macrophylla* y *C. odorata*, también existen otros del insecto en frutos de *S. mahogani* Jacquin (Entwistle 1967) y brotes de *S. humilis* Zucc (Grijpma y Gara 1970a). Los frutos de *Carapa guianensis* Aubl. son afectados por *H. ferrealis* (Hampson) (Becker 1973).

Como hospedantes potenciales (por ser Meliaceae), pero no reportados, están el paraíso, (*Melia azedarach* L.) importada de Asia, el mapahuite (*Trichilia* spp.) y el trompillo (*Guarea* spp.) que se encuentran distribuidas en América (Pennigton y Styles 1975). Con excepción del primero, que es plantado como árbol ornamental, los otros dos no tienen un uso frecuente.

En el trópico americano se han establecido plantaciones de *T. ciliata* y de nim (*Azadirachta indica* A. Jussieu) ambas de origen asiático, pero se desconoce la presencia de *H. grandella* en dichas especies. Por experiencias en Costa Rica y Brasil se sabe que *T. ciliata* no es atacada por *H. grandella* (Grijpma 1970b, Aghostino *et al.* 1994). Sin embargo, ambas especies son atacadas por la especie congénere *H. robusta*, en sus áreas de origen (Entwistle 1967).

Composición química de las Meliaceae. En cuanto a los compuestos químicos presentes en los tejidos de las Meliaceae y que pudieran tener una actividad kairomonal o fagodisuasiva potencial para *H. grandella*, existe una considerable cantidad de literatura de varias Meliaceae, y especialmente de *C. odorata* (Chan *et al.* 1966, 1972). Sin embargo, estos estudios únicamente incluyen análisis químicos de extractos de madera y semillas de estas especies, sin ninguna relación o discusión sobre una posible actividad biológica sobre *H. grandella*.

De manera general, las Meliaceae se caracterizan por contener triterpenos del tipo de los limonoides (Taylor 1981). Para algunos de estos compuestos se han demostrado propiedades insecticidas, fagodisuasivas, fitotóxicas o fungicidas (Champagne *et al.* 1992, Govindachari *et al.* 1999, Céspedes *et al.* 1999), como son los aceites extraídos del árbol de nim (BOSTID 1992), y *Aglaia* spp. (Koul *et al.* 1997), ambas de origen asiático, de *M. azedarach*, *Trichilia havanensis*

Jacq. y *Cedrela ciliolata* S. Watson, de origen neotropical (Lavie *et al.* 1971, López-Olguín *et al.* 1997), *S. mahogany* L. Jacq. y *Khaya senegalensis* (Desr.) A. Juss. de origen hindú (Govindachari *et al.* 1999).

Aunque *H. grandella* ataca a *C. odorata* y *S. macrophylla*, existen diferencias en su susceptibilidad (Newton *et al.* 1998). Estas diferencias pueden reflejar una variación en la producción de sustancias químicas atrayentes o disuasivos para hembras en oviposición (Honda 1995), o bien diferencias en la arquitectura (morfología y crecimiento) de las ramas (Grijpma 1976). Lo mismo se puede pensar en cuanto a sustancias volátiles que permitieran la detección de un determinado individuo y no sólo para la oviposición, en lo cual otros sensores (p. ej. en el ovipositor) podrían estar involucrados.

Como se indicó previamente, *H. grandella* es la principal plaga en el trópico americano de *C. odorata* y *S. macrophylla*, y *H. robusta* en África, Asia y Australia es una importante plaga de *Khaya* spp. y *T. ciliata*. Por experiencias en Costa Rica, *H. grandella* oviposita tanto en una especie nativa como *C. odorata*, como en una exótica como *T. ciliata*; pero en ésta las larvas no se desarrollan (Grijpma y Roberts 1976). En Costa Rica y Brasil se han realizado injertos de *C. odorata* sobre patrones de *T. ciliata* y, sorprendentemente, estos injertos no son atacados por *H. grandella*. Es decir, el hecho de que los injertos de cedro crezcan a partir de un patrón de *T. ciliata*, le confiere una resistencia, al primero, el cual de otra manera sería dañado por el insecto (Grijpma, 1976, Aghostino *et al.* 1994, De Paula *et al.* 1997). Esta aparente “transferencia” de resistencia, por parte el patrón de *T. ciliata*, pudiera estar dada por la producción de algunos compuestos químicos, quizá fagodisuasivos o antialimentarios para el insecto.

De estos estudios, en donde se compara indirectamente la incidencia de *H. grandella* en un hospedante nativo con un exótico (Grijpma y Roberts 1976) y con un injerto de ambos (Aghostino *et al.* 1994, De Paula *et al.* 1997), se deriva que los tejidos y extractos de *T. ciliata*, presentan una actividad fagodisuasiva en larvas de *H. grandella*. Pero a nivel de percepción olfativa, es decir, de la identificación de compuestos volátiles que pudieran identificar a su hospedante, éstos no son diferenciados, pues el insecto oviposita en ambos.

Recientemente, Mancebo *et al.* (2000) realizaron pruebas para determinar posibles efectos fagodisuasivos o inhibidores del desarrollo de larvas de *H. grandella*, de los extractos de tres especies de árboles

no-Meliaceae y de dos productos comerciales derivados de la Meliaceae *A. inidica*. En este estudio determinaron que los extractos de *Quassia amara* (Simaroubaceae) y *Ruta graveolens* (Rutaceae) fueron fagodisuasivos y que los productos derivados de la Meliaceae ocasionaban la mortalidad de las larvas.

En la actualidad se desconocen tanto los compuestos volátiles que pudieran estar involucrados en la detección del hospedante, como aquellos con actividad fagodisuasiva comprobada. Agostinho *et al.* (1994) sugieren que quizá los cicloartanos y la catequina sean los responsables de la actividad disuasiva, ya que éstos no han sido identificados en *C. odorata*, pero sí están presentes en *T. ciliata*.

De manera circunstancial Newton *et al.* (1999) encontraron que las proantocianidinas (taninos condensados) en el follaje pueden tener un papel importante en la disminución de la susceptibilidad de *C. odorata* a *H. grandella*. Sin embargo, los taninos no siempre son dañinos para los herbívoros (Bernays *et al.* 1989). Aun más, al ser *H. grandella* un insecto especialista, este tipo de compuestos no lo afectaría, como lo sugieren las investigaciones realizadas con otros lepidópteros especialistas como *Pieris rapae* L. y *Plutella xylostella* L. (Renwick 1988).

El barrenador *H. grandella*

En el trópico americano, además de *H. grandella*, existen tres especies congéneras: *H. ferreralis*, *H. fluiatella* Schaus y *H. dorsimacula* (Schaus), pero se carece de información de los hospedantes para las dos últimas especies (Heindrich 1956, Becker 1973).

En cuanto a la ecología química hay algunos trabajos que sugieren la presencia de feromonas y la identificación, muy preliminar, de los posibles compuestos involucrados (Holsten y Gara 1974, Borek *et al.* 1991, Efraim 1996), así como de kairomonas (Grijpma y Gara 1970a, 1970b, Holsten 1977).

En el orden Lepidoptera, más específicamente en el grupo Ditrysia (que comprende a la familia Pyralidae) se conocen gran variedad de feromonas sexuales emitidas por las hembras (Tamaki 1989). Estos compuestos son muy específicos y son utilizados durante el apareamiento para atraer al macho, por lo que son muy volátiles. Otros compuestos químicos en este Orden que han recibido menos atención y que están involucrados en la detección y aceptación de los hospedantes, son las kairomonas.

Kairomonas, atracción hacia los árboles hospedantes.

La información acerca de la atracción de insectos hacia compuestos volátiles emitidos por sus hospedantes es muy amplia (Metcalf 1987, Macías-Sámamo *et al.* 1998). Hay evidencias que indican la presencia y el uso de sustancias semioquímicas para que hembras de *H. grandella* detecten y seleccionen su hospedantes. Por ejemplo, durante las lluvias (cuando se produce nuevo follaje), las hembras vírgenes de *H. grandella* son atraídas a hojas nuevas de *C. odorata* y de *S. macrophylla*. Sin embargo, durante épocas secas (cuando los árboles están defoliados), también inciden en los árboles y en este caso quizá los insectos seleccionen a sus hospedantes mediante señales químicas emitidas por la corteza o por el aserrín y la resina producidos en ataques previos del barrenador (Grijpma y Gara 1970a, Gara *et al.* 1973, Holsten y Gara 1977, Newton *et al.* 1998). Según Grijpma y Gara (1970a) los machos no son significativamente atraídos a las hojas en crecimiento.

Newton *et al.* (1998) señalaron que el pico máximo de ataque de *H. grandella* a *C. odorata*, ocurre aproximadamente a las ocho semanas de que se ha iniciado la formación de nuevos brotes. Esta atracción al follaje de árboles en crecimiento parece estar en concordancia con observaciones de campo hechas por Roovers (1971), quien encontró que en las épocas de lluvia, las hembras ovipositan un número promedio de cuatro huevos. Mientras que en las épocas secas un gran número de huevos es depositado por cada espécimen. Esto se podría entender como que en este ambiente seco y donde los árboles no presentan hojas, los estímulos olfativos estuvieran fuertemente reducidos, por lo que los insectos ovipositan en los árboles previamente seleccionados, es decir en aquellos donde ha habido ataques (Holsten y Gara 1977).

Esta información sugiere la importancia que para *H. grandella* tienen los compuestos kairomonales en la detección y selección de su hospedante; sin embargo, aún no existen estudios que hayan identificado dichos compuestos.

Feromonas, atracción sexual. En varias familias de Lepidoptera se han descrito feromonas, así como los tejidos glandulares que las producen (Percy y Weatherston 1971). En el caso de *H. grandella*, Holsten (1977) realizó, a *grosso modo*, bioensayos de laboratorio con genitales femeninas maceradas y con lavados corporales de hembras en éter dietílico, obteniendo respuestas positivas por parte de los machos. Dichas respuestas consistieron en el acercamiento (caminando y mediante vue-

los cortos) a los dispositivos con los extractos e incluso en intentos de cópula, lo cual no ocurrió con el testigo (disolvente).

La identificación química de la posible feromona involucrada no ocurrió hasta que Borek *et al.* (1991), en Checoslovaquia y con insectos procedentes de Cuba, analizaron químicamente los compuestos volátiles de la glándula sexual de *H. grandella*, identificando los compuestos: [Z,E]-9,12-tetradecadienol (Z9,E12-14OH), acetato de hexadecanilo (16Ac) y acetato de [Z]-3-hexadecenilo (Z3-16Ac), pero no efectuaron pruebas para evaluar su actividad. El último compuesto, Z3-16Ac, resulta interesante porque no se ha hallado en otra palomilla y pudiera involucrar una ruta biosintética de otros Phycitinae (P. Zagatti, com. pers).

En Canadá, Effraim (1997) utilizando insectos de Costa Rica, analizó el contenido de las glándulas de *H. grandella* y por comparación de tiempos de retención, identificó como antenalmente activos (compuestos que son reconocidos por los receptores en las antenas del insecto) al Z9-tetradecen-1-ol (Z9-14:OH), Z9,E12-tetradecadien-1-ol (Z9,E12-14:OH) y acetato de Z9,E12-tetradecadienilo (Z9,E12-14:Oac). Este mismo autor utilizó estos compuestos individualmente y mezclados en pruebas de campo en Costa Rica obteniendo una captura mínima de insectos.

De igual manera para *H. robusta* (Bosson y Gallois 1982) se han identificado dos de los compuestos reportados para *H. grandella* (Z9-14:Ac y el Z9,E12-14:Oac), y uno más (Z-11-16:Oac), no determinado para esta especie. Con una mezcla de aprox. 1:05 (Z9,E12-14:Oac y del Z-11-16:Oac), se lograron buenas capturas de machos en el campo (Bosson y Gallois 1982), ensayos con dosis de 0,5 mg de la combinación de los tres componentes (Z9,E12-14:Oac, Z9-14:Ac y Z-11-16:Oac) en una proporción de 5:3:2 dieron las mejores respuestas (P. Zagatti, com pers).

Por lo anterior, a pesar de que el contenido de los abdómenes de hembras ha sido caracterizado químicamente, encontrándose compuestos que en otras especies de la familia Pyralidae tienen actividad feromonal, no existen evidencias concluyentes de que dichos compuestos químicos generen o determinen el comportamiento de atracción sexual en *H. grandella*.

También los machos de *H. grandella* presentan estructuras sexuales como “pinceles” cuya función pudiera ser importante en la atracción y a los cuales se les han hecho estudios químicos y etológicos muy preliminares, pero sin llegar a conclusión alguna (Holsten 1977).

Conclusiones y recomendaciones

Por su especificidad, el sistema biológico formado por el barrenador *H. grandella* y varias especies de Meliaceae, es muy interesante y dada su importancia económica, es difícil entender por qué los aspectos de ecología química no han sido más estudiados.

De la misma manera, es clara la especificidad del lepidóptero por las Meliaceae, así como la atracción de las hembras por parte de las hojas jóvenes. Esto sugiere que esta atracción está mediada por compuestos kairomonales que guían a la hembra a su sitio de oviposición, por lo que se podría anticipar la naturaleza volátil de dichos compuestos. De conocerse estos, podrían ser empleados como una herramienta para el manejo. Ellos se podrían usar como atrayente en trampas, para la captura de hembras.

Si los compuestos no fueran volátiles como se derivan de los estudios de Grijpma y Gara (1970a), Aghostino *et al.* (1994), De Paula *et al.* (1997) entonces si los insectos localizan a *T. ciliata* ovipositan en ella, pero sus ataques no prosperan, se podría buscar mediante programas de mejoramiento genéticos, proveniencias que produjeran dichos compuestos.

Asimismo, si existiera este reconocimiento olfativo del hospedante, sería posible un enmascaramiento del perfil de volátiles (olores que los caracterizan) de los árboles. Es decir, crear de manera artificial individuos con un “olor” de “no-Meliaceae”, mediante la liberación artificial de compuestos ajenos al sistema, compuestos que le indicaran a las hembras que no están detectando a su hospedante. Esta estrategia es viable, dado que el insecto: 1) incide únicamente (en individuos jóvenes) en el brote principal o líder (Mayhew y Newton 1998); 2) que el número de ataques por individuo es en promedio dos (Yamazaki *et al.* 1992, Newton *et al.* 1998); y 3) que existe el conocimiento empírico de que los árboles sólo requieren ser protegidos de los ataques hasta los tres años de edad o hasta que tengan una altura de 2,5 a 3 m (Mayhew y Newton 1998).

La información existente sugiere la existencia de compuestos feromonales, de naturaleza sexual, liberados por la hembra para atraer al macho. De confirmarse la actividad biológica de dichos compuestos, estos podrían ser utilizados para el manejo del insecto. Una opción, sería emplearlos en trampas, para capturar y disminuir la incidencia de esta plaga (Borden 1993), con la salvedad de que solo los machos serían atrapados. Otra opción podrían ser trampas cebadas con la feromona para el monitoreo de las poblaciones

(Grant 1991) y con ello optimizar aplicación de otras medidas de control, como sería la aplicación de agroquímicos (Grant 1991, Borden 1993). Otra opción más, y quizá la táctica más empleada con lepidópteros plaga, sería utilizar la feromona para crear una “interrupción del apareamiento”(Borden 1993), la inundación del área con la feromona sexual del insecto para provocar una desorientación de los machos al seguir pistas falsas, los que presumiblemente se pierden y eventualmente mueren sin haber fertilizado ninguna hembra.

Con el propósito de determinar esta comunicación feromonal se estableció en ECOSUR, desde

1999, el proyecto de investigación “Ecología Química del Barrenador de las Meliaceas” con énfasis en la investigación básica de la comunicación química del sistema insecto-planta. A finales del 2000, se elaboró un proyecto conjunto entre CATIE, ECOSUR y la compañía productora de feromonas ChemTica Inc., dicho proyecto busca evaluar, en condiciones de campo compuestos feromonales potenciales, así como las trampas y dispositivos adecuados para su liberación.

Agradecimientos

A Julio Rojas ECOSUR por la revisión, ideas y discusiones de los borradores de este documento.

Literatura citada

- Aghostino, SMM; Silva, MS das G F da; Fernandes, JB; Vieira, PC; Pinheiro, AL; Vilela, EF. 1994. Limonoids from *Toona ciliata* and their chemosystematics and speculative ecological significance. *Bioch. System. Ecol.* 22: 323-328.
- Bernays, EA; Driver, GC; Bilgener, M. 1989. Herbivores and plant tannins. *Adv. Ecol. Res.* 19:263-302.
- Borden, JH. 1993. Strategies and tactics for the use of semiochemicals against forest insect pests in North America. *In* Lumsden, RD; Vaughn, JL. Eds. *Pest Management: Biologically Based Technologies*. Washington, American Chemical Society. p.265-276.
- Borek, V; Kalinova, B; Valterova, I; Hochmut, R; Vrkoc, J. 1991. Sex pheromone gland volatiles from *Hypsipyla grandella* females (Lepidoptera, Pyralidae, Phycitinae). *Acta Entom. Bohemoslovaca* 88:181-186.
- Bosson, GA; Gallois, M. 1982. Analyse de la sécrétion phéromonale émise par les femelles vierges de la Mineuse des pousses de l'Acajou: *Hypsipyla robusta* (Moore) (Lepidoptera:Pyralidae). *C. R. Acad. Sc. Ser. III. Paris*, VIE 294:819-822.
- BOSTID (Board on Science and Technology for International Development, National Res. Council). 1992. *Neem: a tree for solving global problems* Washington, National Academy Press.
- Céspedes, CL; Calderón, JS; Gomez-Garibay, F; Segura, R; King-Diaz, B; Lotina-Hennsen, B. 1999. Phytochemical properties of limonoids isolated from *C. ciliolata*. *J. Chem. Ecol.* 25:2665-2676.
- Champagne, DE; Koul, O; Isman, MB; Scuder, GGE; Towers, GHN. 1992. Biological activity of limonoids from Rutales. *Phytochemistry* 31(2):377-394.
- Chan, WR; Taylor, DR; Aplin, RT. 1966. Odoratin. *Chemistry in Commerce*. 576 p.
- Chan, WR; Taylor, DR; Aplin, RT. 1972. Extracts of *Cedrelela odorata* L. IV. The structure of odoratin, an undecanor-triterpene. *Tetrahedron* 28:431-437.
- Cibrián Tovar, D; Méndez Montiel, JT; Campos Bolaños, R; Yates III, HO; Flores Lara, J. 1995. *Insectos forestales de México / Forest Insects of Mexico*. Univ. Auto. Chapingo, SARH, USDA-FS, Com. Forestal. Amer. Norte, FAO. Pub. no. 6.453 p.
- De Paula, JR; Vieira, JJC; Da Silva, MF; das GF; Rodrigues F, E; Fernandes, JB; Vieira, PC; Pinheiro, AL; Vilela, EF. 1997. Sesquiterpenes, triterpenoids, limonoids and flavonoids of *Cedrelela odorata* graft and speculations on the induced resistance against *Hypsipyla grandella*. *Phytochemistry* 44: 1449-1454.
- Effraim, NO. 1997. Biology, economic impact and potential for semiochemical-based control of Mahogany shootborer, *Hypsipyla robusta* (Moore) (Lepidoptera: Pyralidae), african rhinoceros beetle, *Oryctes monoceros* (Oliver) (Coleoptera: Scarabaeidae) and maize weevil, *Sitophilus zeamais* Motschulsky (Coleoptera: Curculionidae). M.P.M. Professional Paper, Simon Fraser University, Canada.
- Entwistle, PF. 1967. The current situation on shoot, fruit and collar borers of the Meliaceae. *In* British Commonwealth Forestry Conference (9, 1967, Oxford). *Proceedings, Commonwealth Forestry Institute*.
- Fasoranti, JO; Gara, RI; Geiszler, DR. 1982. Laboratory studies on the flight capacity of the mahogany shoot borer, *Hypsipyla grandella* (Lepidoptera: Pyralidae). *Z. fur. Anger. Entomol.* 93:182-186.
- Gara, RI; Allan, GG; Wilkins, RM; Whitmore, JL. 1973. Comportamiento en vuelo y selección de hospedero del barrenador de las Meliaceas, *Hypsipyla grandella* Zeller (Lep., Phycitidae). *In* Whitmore, JL. Ed. *Studies on the Shootborer Hypsipyla grandella* (Zeller), Lep., Pyralidae, Miscellaneous Publication No. 101. CATIE, Turrialba, Costa Rica. Vol. II, p. 116-121.
- Grant, GG. 1991. Development and use of pheromones for monitoring lepidopteran forest defoliators in North America. *For. Ecol. Manage.* 39:153-162.
- Govindachari, TR; Suresh, B; Banumathy, B; Masilamani, S; Gopalakrishnan, GY; Krishna-Kumari, GN. 1999. Antifungal activity of some B,D-seco limonoids from two meliaceous plants. *J. Chem. Ecol.* 25:923-933.
- Grijpma, P. 1976. Resistance of Meliaceae against the shoot borer *Hypsipyla* with particular reference to *Toona ciliata* M. J. Roem. Var. *australis* (F.v. Muell.) C. DC. *In* Burley, J; Styles, BT. Eds. *Tropical trees: variation, breeding and conservation*. London, Linean Society. p. 69-78.
- Grijpma, P; Gara, RI. 1970a. Studies of the shootborer

- Hypsipyla grandella* (Zeller). I. Host selection behavior. In Grijpma, P. Ed. Studies on the Shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller), Lep., Pyralidae. Turrialba, Costa Rica. CATIE. Vol.1:26-33. Miscellaneous Publication no. 101.
- Grijpma, P; Gara, RI. 1970b. Studies of the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller). II. Host preference of the larva. Turrialba (Costa Rica) 20:241-247.
- Grijpma, P; Roberts, SC. 1976. Biological and chemical screening for the basis of resistance of *Toona ciliata* M. J. Roem. var. australis. In Whitmore, JL. Ed. Studies on the Shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller), Lep., Pyralidae, Turrialba, Costa Rica. CATIE. Vol. II, p. 102-109. Miscellaneous Publication No. 101.
- Heindrich, C. 1956. American moths of the subfamily Phycitinae. U.S. Natl. Museum Bull. No. 207:27-30.
- Holsten, EH. 1977. Mating behavior of the Mahogany shootborer, *Hypsipyla grandella* (Zeller) (Lepidoptera: Pyralidae), in Costa Rica. Tesis. PhD. University of Washington. 144 p.
- Holsten, E; Gara, RI. 1977. Attraction and ovipositional response of *Hypsipyla grandella* (Lepidoptera: Pyralidae) to host and non-host materials. Ann. Entomol. Soc. Am. 70: 325-327.
- Honda, K. 1995. Chemical basis of differential oviposition by lepidopterous insects. Arch. Insect. Biochem. Physiol. 30:1-23.
- Koul, O; Shankar, JS; Mehta, N; Taneja, SC; Tripathi, AK; Dhar, KL. 1997. Bioefficacy of crude extracts of *Aglaiia* species (Meliaceae) and some active fractions against lepidopteran larvae. J. App. Entomol. 121:245-248.
- Levie, D; Levy, EC; Jain, MK. 1971. Limonoids of biogenic interest from *Melia azederach* L. Tetrahedron 27:3927-3939.
- López-Olguín, JF; Budia, F; Castañeda, P; Viñuela, E. 1997. Actividad de *Trichilia havanensis* Jacq. sobre larvas de *Spodoptera littoralis* (Boisduval) (Lepidoptera: Noctuidae). Bol. San. Veg. Plagas 23:3-10.
- Macías-Sámamo, JE; Borden, JH; Gries, R; Pierce, HD Jr; Gries, G; King, GGS. 1998. Primary attraction of the fir engraver, *Scolytus ventralis*. J. Chem. Ecol. 24(6):1049-1075.
- Mancebo, F; Hilje, L; Mora, GA; Salazar, R. 2000. Efecto de extractos vegetales sobre larvas de *Hypsipyla grandella*. Manejo Integrado de Plagas (Costa Rica) no. 55:12-23.
- Mayhew, JE; Newton, AC. 1998. The silviculture of mahogany. CABI. 226 p.
- Metcalf, RL. 1987. Plant volatiles as insect attractants. CRC Critical Rev in Plant Sciences 5:251-301.
- Newton, AC; Leakey, RRB; Mesén, JF. 1993. Genetic variation in mahoganies: its importance, utilization and conservation. Biodiversity and Conservation 2: 114-126.
- Newton, AC; Cornelius, JP; Baker, P; Gillies, ACM; Hernández, M; Ramnarine, S; Mesén, JF; Watt, AD. 1996. Mahogany as a genetic resource. Bot. J. Linnean Soc. 122:61-73.
- Newton, AC; Cornelius, JP; Mesén, JF; Corea, EA; Watt, AD. 1998. Variation in attack by the mahogany shoot borer, *Hypsipyla grandella* (Lepidoptera: Pyralidae), in relation to host growth and phenology. Bull. Entomol. Res. 88:319-326.
- Newton, AC; Watt, AD; López, F; Cornelius, JP; Mesén, JF; Corea, EA. 1999. Genetic variation in host susceptibility to attack by the mahogany shoot borer, *Hypsipyla grandella* (Zeller). Agric. For. Entomol. 1:11-18.
- Pennington, TD; Styles, BT. 1975. A generic monograph of the Meliaceae. Blumea 22:419-540.
- Percy, JE; Weatherston, J. 1971. Studies of physiologically active arthropod secretions. X. Morphology and histology of the pheromone-producing glands of some female Lepidoptera. Can. Entomol. 103:1733-1739.
- Ramírez-Sánchez, J. 1964. Investigación preliminar sobre la biología, ecología y control de *Hypsipyla grandella* Zeller. Bol. Inst. Ftal. Latino Amer. Invest. Cap. 16:54-77.
- Renwick, JAA. 1988. Comparative mechanisms of host selection by insects attacking pine trees and crucifers. In Spencer, KC. Ed. Chemical Mediation of Coevolution, New York, Academic Press, p. 303-316.
- Roovers, M. 1971. Observaciones sobre el ciclo de vida de *Hypsipyla grandella* (Séller) en Barinitas, Venezuela. Bol. Inst. Ftal. Latino-Americano Inv. Cap. 38:1-46.
- Tamaki, Y. 1989. Pheromones of the Lepidoptera. In Morgan, A; Mandava, NB. Eds. Handbook of Natural Pesticides, Florida. CRC. Vol. IV, p. 34-94.
- Taylor, DAH. 1981. Chemotaxonomy: The occurrence of limonoids in the Meliaceae. In Flora Neotropica. A monograph of neotropical Meliaceae. Pennington, TD Ed The New York Botanical Garden. p. 450-459.
- Whitmore, JL. Ed. 1976. Studies on the shootborer *Hypsipyla grandella* (Zeller), Lep. Pyralidae. Turrialba, Costa Rica, CATIE. Vol. II. Miscellaneous Publication No. 101.
- Yamasaki, S; Ikeda, T; Taketani, A; Vásquez Pacheco, C; Sato, T. 1992. Attack by the mahogany shoot borer, *Hypsipyla grandella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae), on the meliaceous trees in the Peruvian Amazon. Appl. Entomol. Zool. 27:31-38.