

Estudios sobre la interacción Herbívoro-Planta en El Pedregal de San Angel, D.F.

Ken Oyama, Zenón Cano-Santana y Sonia Careaga

Centro de Ecología, UNAM. Apartado Postal 70-275. México, 04510, D.F.

RESUMEN

En este trabajo se presentan los resultados de una serie de estudios sobre la interacción herbívoro-planta realizados en el Pedregal de San Angel, D.F. en diferentes momentos durante los últimos 10 años. Estos estudios comprenden tanto investigaciones sobre algunos patrones generales de herbivorismo a nivel de la comunidad hasta estudios de casos de especies representativas de la reserva del Pedregal. Dentro de los estudios generales se presentan datos sobre las tasas de herbivoría o de remoción foliar causadas aparentemente por herbívoros para 14 especies de plantas tanto herbáceas como arbustivas. Se detectó una tasa de remoción foliar promedio de 9.7 % con una gran variación de acuerdo a la especie en cuestión (rango 0 - 29.4 %). Estos valores de remoción foliar se correlacionaron con las concentraciones de nitrógeno, fósforo y agua de hojas jóvenes y maduras de las plantas estudiadas.

Para investigar con mayor detalle la dinámica de las interacciones herbívoro-planta elegimos al arbusto *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) por presentar interacciones con especies de insectos con diferente grado de especialización en términos de sus preferencias alimenticias. Los herbívoros insectos elegidos fueron los lepidópteros *Sphinx lugens* (Sphingidae) y *Lophoceramica pyrtha* (Noctuidae), y el ortóptero *Sphenarium purpurascens*. Dentro de estos estudios se analizó el ámbito alimenticio de estos insectos tanto con observaciones de campo como experimentalmente. Se encontró que *S. lugens* utilizaba muy pocas plantas, seguida de *L. pyrtha* y *S. purpurascens*. Por otra parte, experimentos de aceptabilidad demostraron que la tasa de crecimiento y la duración del desarrollo de las larvas de *L. pyrtha* y *S.*

lugens no se afectaron al alimentarlos con diferentes tipos de hojas (hispidas y lisas) de *W. urens*.

Además de conocer los aspectos ecológicos de las interacciones entre plantas y herbívoros, es muy importante conocer las bases genéticas de las mismas. En este trabajo también se presentan algunos resultados de un experimento preliminar para conocer las bases genéticas de las preferencias alimenticias por parte de progenies (genotipos) del noctuido *L. pyrtha*. Un análisis de progenies bajo cuatro dietas diferentes (hojas jóvenes y maduras de *Buddleia cordata*, y hojas lisas e hispidas de *W. urens*) mostró que las diferentes progenies presentaron diferentes eficiencias alimenticias y diferentes tasas de mortalidad sugiriendo que diferentes genotipos presentan diferencias de comportamiento entre ellas.

A partir de los estudios realizados es importante mencionar la necesidad de combinar trabajos con diferentes enfoques (ecológicos, genéticos, etc.) para poder determinar los patrones y procesos involucrados en la (co)evolución de insectos con sus hospederos vegetales. En cada sección y al final de este artículo se plantean algunas preguntas que se derivan de los trabajos hasta ahora realizados para que puedan servir como punto de inicio para futuras investigaciones dentro de la reserva del Pedregal.

INTRODUCCION

El estudio de la interacción entre herbívoros y plantas ha sido una de las áreas más estudiadas en los últimos años (Rosenthal y

Janzen, 1979; Crawley, 1983; Denno y McClure, 1983; Futuyma y Slatkin, 1983; Jermy, 1984; Strong et al, 1984; Stone y Hawksworth, 1986; Thompson, 1989; Bernays, 1990; Via, 1990; Price et al., 1991).

Una de las razones más importantes por las cuales ha recibido tanta atención es probablemente porque representa una de las interacciones más comunes tanto en sistemas naturales como artificiales (cultivos, pastizales artificiales, etc.). Para entender globalmente la dinámica de estas interacciones es necesario llevar adelante un programa de investigación que necesariamente incluya cuestiones básicas de fitoquímica, mediciones sobre tasas de remoción foliar para las plantas hospederas, y para los herbívoros, desde cuestiones de fisiología de la alimentación hasta pautas de comportamiento de oviposición, selección y alimentación en el campo. Además, la dinámica misma de esta interacción nos lleva a analizar cuestiones más complejas como por ejemplo la evolución de las diferentes características involucradas y las implicaciones (co)evolutivas de estos sistemas.

La forma de la presentación de este trabajo consiste en introducir los principales resultados de las diferentes investigaciones realizadas en la reserva del Pedregal de San Angel, D.F. durante los últimos años. Este artículo incluye información detallada de trabajos no publicados así como resúmenes de resultados ya publicados previamente. El objetivo principal es dar un panorama global de los estudios realizados puntualizando las principales conclusiones, nuevas hipótesis y algunos de los problemas que quedan por resolver. Esto es con la intención de promover nuevos proyectos de investigación sobre la llamada interfase herbívoro-planta en la reserva del Pedregal. Por otra parte, cabe mencionar que en este trabajo no se presentan todos los detalles de los diseños experimentales, análisis estadísticos y de técnicas de análisis de campo y de laboratorio, sino solamente aquellos que sean necesarios para la explicación de un caso particular. El lector interesado puede recurrir a las fuentes originales citadas a lo largo del texto.

PATRONES DE HERBIVORISMO Y REMOCION FOLIAR A NIVEL DE LA COMUNIDAD

Para tener una idea general de los niveles de daño a nivel de la comunidad se eligieron algunas de las principales especies vegetales del Pedregal de San Angel, D.F. incluyéndose hierbas (4 especies), lianas (1), arbustos (6) y árboles (3). Se marcaron hojas de 14 especies y se midieron los niveles de remoción foliar a diferentes tiempos. Simultáneamente se colectaron hojas jóvenes y maduras de estas especies vegetales para analizar sus contenidos de nitrógeno (N), fósforo (P) y agua para correlacionarlos con los valores de las tasas de remoción foliar para el mismo período. La tasa de remoción foliar promedio atribuido al efecto de los herbívoros fue de 9.7 % considerando todas las especies con un rango que va de 0 a 29.4%. La planta más dañada fue *Salvia mexicana* (Labiatae) mientras que *Eysenhardtia polystachya* (Leguminosae) y *Schinus molle* (Anacardiaceae) no presentaron daño durante el período estudiado (Cuadro 1). De acuerdo con las formas de crecimiento, las hierbas presentaron los valores más altos de remoción foliar (16.3 %), seguidos de los arbustos (10.6 %), de los árboles (2.4 %) y de la liana (0.1 %).

Los contenidos de N, P y agua fueron diferentes para las especies vegetales analizadas (Cuadro 2) aunque no se encontraron correlaciones significativas entre las tasas de remoción foliar y los contenidos de N y P. Para el caso del contenido de agua se encontraron correlaciones negativas con las tasas de remoción foliar tanto de hojas jóvenes ($r = -0.713$; $P < 0.01$) como de hojas maduras ($r = -0.615$; $P < 0.05$), aunque estos resultados no son fácilmente explicables ya que esperábamos que las mayores concentraciones tanto de agua como de N y P podrían estar correlacionadas con tasas de herbivoría más altas. Estos resultados, sin embargo, muestran ciertas tendencias que requieren ser probadas en estudios futuros. Por ejemplo, sería importante no sólo conocer las tasas de remoción foliar por supuestos herbívoros sino tratar de encontrar los herbívoros específicos en caso de que existan y tratar de identificar tanto los efectos espaciales como temporales de los insectos

Cuadro 1. Tasas de remoción foliar (%) en un periodo de 40 días para 14 especies vegetales del Pedregal de San Angel, D. F. Las mediciones se realizaron a finales de la época de lluvias de octubre a noviembre de 1985.

Especies	Familia	Forma de crecimiento	Promedio \pm error std
<i>Cisus sicyoides</i>	(Vitaceae)	liana	0.1 \pm 0.06
<i>Salvia mexicana</i>	(Labiatae)	hierba	29.4 \pm 3.6
<i>Stevia organoides</i>	(Compositae)	hierba	15.4 \pm 3.7
<i>Iresina calea</i>	(Amaranthaceae)	hierba	18.0 \pm 2.5
<i>Gnaphalium sp.</i>	(Compositae)	hierba	2.4 \pm 1.4
<i>Montanoa tomentosa</i>	(Compositae)	arbusto	9.9 \pm 2.5
<i>Verbesina virgata</i>	(Compositae)	arbusto	10.0 \pm 2.5
<i>Eupatorium petiolare</i>	(Compositae)	arbusto	16.3 \pm 3.8
<i>Dodonaea viscosa</i>	(Sapindaceae)	arbusto	3.3 \pm 1.3
<i>Wigandia urens</i>	(Hydrophyllaceae)	arbusto	3.8 \pm 1.8
<i>Baccharis sp.</i>	(Compositae)	arbusto	20.5 \pm 3.6
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	(Leguminosae)	árbol	0
<i>Schinus molle</i>	(Anacardiaceae)	árbol	0
<i>Eucalyptus resinifera</i>	(Myrtaceae)	árbol	7.3 \pm 2.5
Promedio			9.7

Cuadro 2. Contenidos (%) de nitrógeno y fósforo (método de Kjeldahl), y agua para hojas jóvenes (J) y maduras (M) de 14 especies de plantas del Pedregal de San Angel, D. F.

Especies	Nitrógeno		Fósforo		Agua	
	J	M	J	M	J	M
<i>Cisus sicyoides</i>	---	---	---	---	---	
<i>Salvia mexicana</i>	2.5	2.6	0.2	0.1	62.8	69.9
<i>Stevia organoides</i>	2.6	2.3	0.2	0.1	76.9	49.4
<i>Iresina calea</i>	3.8	3.0	0.3	0.2	57.4	57.1
<i>Gnaphalium sp.</i>	---	---	---	---	81.9	78.2
<i>Montanoa tomentosa</i>	3.3	3.2	0.2	0.2	---	66.8
<i>Verbesina virgata</i>	2.8	2.1	0.3	0.1	86.8	79.2
<i>Eupatorium petiolare</i>	2.9	3.0	0.3	0.2	65.7	67.3
<i>Dodonaea viscosa</i>	2.2	2.6	0.2	0.1	79.7	81.0
<i>Wigandia urens</i> ²	2.9	---	0.2	---	67.0	---
<i>Baccharis sp.</i>	3.4	3.1	0.2	0.2	73.4	63.8
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	3.2	2.7	0.2	0.1	---	---
<i>Schinus molle</i>	3.5	3.8	0.5	0.3	91.3	86.8
<i>Eucalyptus resinifera</i>	2.9	1.8	0.3	0.1	81.6	85.1

--- especies no analizadas.

² Análisis realizados con hojas intermedias.

sobre sus plantas hospederas. Asimismo, es importante conocer las variaciones temporales de los contenidos de N, P y agua, y conocer experimentalmente el efecto de estos

contenidos sobre herbívoros con diferentes rangos alimenticios. Finalmente, sería muy útil conocer los balances entre los contenidos de compuestos secundarios y nutricionales y

explorar los efectos sobre las tasas alimenticias de los herbívoros.

INTERACCION ENTRE *Wigandia urens* Y SUS HERBIVOROS

Wigandia urens: un mosaico de recursos para sus herbívoros

Wigandia urens (Ruiz & Pavón) H.B.K. es un arbusto común en la reserva del Pedregal de San Angel. Esta especie presenta una gran variación morfológica y química en hojas y tallos (Gómez et al., 1980; Ochoa, 1985; Cano-Santana, 1987). Una de las características más variables es la presencia y densidad de dos tipos de tricomas (glandulares y urticantes), los cuales varían de acuerdo con la edad de las hojas y la heterogeneidad ambiental. De acuerdo con la pubescencia se pueden reconocer dos tipos de hojas en *W. urens*: hojas lisas con solo tricomas glandulares y hojas hispidas con tricomas urticantes y glandulares. Análisis químicos comparativos en ambos tipos de hojas revelaron que las hojas hispidas presentan significativamente una mayor concentración de N, P y agua, aunque ambos tipos de hojas presentaron los mismos compuestos secundarios (flavonoides, fenoles, esteroides y glucósidos) detectados mediante análisis químicos cualitativos (Cano-Santana, 1987; Cano-Santana y Oyama, 1992a). También se encontró que la presencia de tricomas urticantes en las hojas está correlacionado con condiciones de baja disponibilidad de agua en el ambiente (Cano-Santana, 1987; Cano-Santana y Oyama, 1992a; Pérez-Estrada, 1993).

Dada esta gran variación intraespecífica de *W. urens*, uno de los primeros problemas interesantes que surgieron era estudiar las preferencias alimentarias de los herbívoros más comunes que viven sobre este arbusto en la reserva del Pedregal de San Angel. Esto se llevó a cabo tanto con observaciones periódicas en el campo como diseñando experimentos de aceptabilidad. Se encontraron 14 especies de insectos herbívoros asociados a *W. urens* en el campo, los cuales pertenecen a cinco órdenes (Diptera, Hemiptera, Homoptera, Lepidoptera y Orthoptera). Nuestras observaciones difirieron con aque-

llos reportados por Carbajal-Moreno (1975) quien solo reporta 11 de las especies de herbívoros encontradas. En general, los herbívoros observados presentaron diferentes grados de preferencia y asentamiento sobre diferentes partes de *W. urens* en el campo (Cano-Santana y Oyama, 1994a). *Collaria* sp. (Hemiptera: Miridae) fue encontrado principalmente en hojas lisas tanto en yemas foliares, hojas jóvenes e intermedias. *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) no presentó ninguna preferencia particular por algún tipo de hoja y fue encontrado tanto en plantas adultas como juveniles. Los ortópteros, *Sphenarium purpurascens* e *Ichthyotettix mexicanus* (Acrididae) fueron encontrados en hojas hispidas de diferente edad (excepto yemas foliares). Larvas de *Sphinx lugens* (Lepidoptera: Sphingidae) estuvieron asociadas a hojas intermedias y maduras, tanto lisas como hispidas. Por su parte, larvas de *Lophocermica pyrtha* (Lepidoptera: Noctuidae) utilizaron únicamente hojas maduras con ambos tipos de tricomas. *Autographa biloba* y *Baratra configurata* (Lepidoptera: Noctuidae) se concentraron principalmente en yemas foliares y en hojas jóvenes e hispidas.

De estas observaciones es interesante notar que cada insecto herbívoro presenta una estrategia alimenticia diferente estrechamente relacionada con la gran variación ontogenética, morfológica y química que presenta *W. urens*. Este mosaico de recursos que presenta cada individuo de *W. urens* determina una compleja relación multiespecífica con consecuencias muy diferentes para cada insecto herbívoro. Estas relaciones multiespecíficas plantean numerosas preguntas que abren nuevas investigaciones sobre las consecuencias (co)evolutivas entre los interactuantes (ver Marquis, 1990; Linhart, 1991 para una discusión detallada).

Preferencias alimenticias de los herbívoros asociados a *Wigandia urens*: una aproximación experimental

Ambito alimenticio de tres herbívoros del Pedregal.

Los ámbitos alimenticios de tres herbívoros insectos, *Sphinx lugens*, *Lophocermica pyrtha* y *Sphenarium purpurascens* fueron

analizados tanto experimentalmente como con observaciones de campo en la reserva del Pedregal. Para conocer el ámbito alimenticio potencial de estos herbívoros, se colectaron larvas de diferentes estadios y los ensayos consistieron en ofrecer hojas sin daño de veinte especies de plantas típicas del Pedregal pertenecientes a trece familias. Una planta se consideraba apetecible si el herbívoro consumía los tejidos de las hojas y contrariamente se consideraba una planta no-apetecible cuando los insectos no la probaban. *S. lugens* resultó ser el herbívoro más especializado al alimentarse exclusivamente de hojas de *W. urens* en el campo y bajo condiciones controladas sólo se alimentó de tres especies de plantas: *Buddleia cordata* (Loganiaceae), *Bouvardia ternifolia* (Rubiaceae) y *Salvia mexicana* (Labiatae). *L. pyrria* presentó un comportamiento muy diferente en el campo y en el laboratorio. En condiciones naturales se encuentra estrechamente asociada a *W. urens* y ocasionalmente con *B. cordata* y *Dahlia coccinea* (Compositae). Sin embargo, en el laboratorio es capaz de alimentarse de 18 especies al igual que *S. purpurascens*. Este acridido presentó el rango alimenticio más amplio al utilizar 12 especies en el campo y 18 en el laboratorio (ver detalles en Cano-Santana y Oyama, 1994b).

Los resultados obtenidos ponen en evidencia el hecho de que en condiciones controladas el ámbito alimenticio de los herbívoros es más amplio que en la naturaleza, tal como se ha observado en muchas especies de herbívoros (e.g., Ehrlich y Raven, 1964). Esto sugiere que varios factores pueden estar limitando el ámbito alimenticio de los herbívoros como (i) predadores naturales (Lawton y McNeill, 1979; Lawton, 1986; Damman, 1987; Bernays y Graham, 1988), (ii) la densidad y abundancia de las especies vegetales (Hirston et al, 1960), (iii) la química y morfología defensiva de las plantas (Gilbert, 1971; Levin, 1973, 1976; Johnson, 1975; Rosenthal y Janzen, 1979), (iv) patrones de comportamiento de los herbívoros en la búsqueda alimenticia (Wiklund, 1982; Bernays y Wrubel, 1985), (v) para evitar mecanismos vegetales de defensa (Kennedy, 1986; Lee et al., 1986; Southwood, 1986; Dussourd y Eisner, 1988) o predadores (Damman, 1987).

El efecto de la calidad nutricional sobre el desarrollo y crecimiento de los herbívoros

Sphinx lugens y *W. urens*

El esfingido *S. lugens* es un herbívoro que se caracteriza por pasar todo su desarrollo larvario sobre las hojas de *W. urens* en condiciones naturales sugiriendo una estrecha relación herbívoro-planta (Beutelspacher, 1972) tal como parece ser característico de la familia Sphingidae (Janzen, 1983). Las larvas de esta especie se encuentran la mayor parte del tiempo sobre la nervadura central en el envés de las hojas de las plantas adultas de *W. urens*, desde julio hasta finales de octubre. Aparentemente no tienen problemas al encontrarse con hojas hispídas pues su cutícula es tan rígida que los tricomas urticantes no logran penetrar en su cuerpo fácilmente. Sin embargo, las secreciones de estos tricomas pueden ser letales para *S. lugens* pues al pinchar artificialmente el cuerpo de una larva, ésta deja de alimentarse y muere a los pocos días (Z. Cano-Santana, obs. pers.). Las larvas de esta especie son voraces principalmente a partir del cuarto estadio donde el tamaño que alcanzan es de cuatro a siete centímetros.

Dada la gran variación química y morfológica de *W. urens*, es interesante conocer el efecto de la pubescencia en la biología del desarrollo de *S. lugens*. Para esto, larvas del tercer estadio fueron alimentadas experimentalmente con los dos tipos de hojas (con y sin tricomas) de *W. urens* (Cano-Santana y Oyama, 1993). Las larvas alimentadas con hojas hispídas (con tricomas) presentaron mayor peso fresco de los 11 a los 21 días, y de los 27 a los 33 días de cultivo. La duración del cuarto estadio fue significativamente más corto en las larvas tratadas con una dieta de hojas hispídas. Sin embargo, el peso adquirido en los estadios cuarto, quinto y prepupa no difieren significativamente entre tratamientos. Estas diferencias en el crecimiento y duración del desarrollo de *S. lugens* por efecto de la dieta se correlacionaron con las mayores concentraciones de nitrógeno, fósforo y agua detectadas en hojas hispídas en estudios previos (Cano-Santana, 1987; Cano-Santana y Oyama, 1992a).

Uno de los puntos más interesantes al estudiar el sistema *S. lugens*-*W. urens* era conocer el efecto de los tricomas sobre el desarrollo o sobrevivencia del esfingido. El efecto de la pubescencia foliar sobre el desarrollo, sobrevivencia o reproducción de los herbívoros ha sido ampliamente reportado tanto en sistemas naturales (Johnson, 1953; Gilbert, 1971; Levin, 1973, 1976; Johnson, 1975) como en sistemas agronómicos (Stephens, 1959; Broersma et al., 1972; Johnson, 1975). Sin embargo, en el caso del crecimiento larvario de *S. lugens*, éste no disminuye por la presencia de tricomas urticantes en las hojas de *W. urens*, sino por el contrario acelera el desarrollo larvario del cuarto estadio. Esta mayor tasa de desarrollo puede tener consecuencias importantes en la historia de vida de este esfingido. El hecho de que las larvas de este esfingido se puede alimentar de ambos tipos de hojas independientemente de la presencia o no de tricomas glandulares y urticantes sugiere que se encuentra adaptado fisiológicamente a alimentarse de *W. urens*.

Lophoceramica pyrrrha* y *W. urens

Un cultivo de larvas individuales del noctuido *L. pyrrrha* alimentadas con hojas híspidas y lisas mostró que no habían diferencias significativas en la tasa de crecimiento ni en la duración de cada estadio larvario (Cano-Santana, 1987). Sin embargo, al analizar en detalle cómo metabolizaban el nitrógeno de hojas con diferente contenido de este elemento, se encontró que la tasa de consumo de las larvas alimentadas con hojas lisas era mayor que la encontrada en las larvas alimentadas con hojas híspidas (Cano-Santana y Oyama, 1992b). Al parecer las larvas alimentadas con hojas lisas presentan una tasa de acumulación de nitrógeno en sus tejidos similar a la de las larvas alimentadas con hojas híspidas consumiendo una mayor cantidad de tejidos, tal y como se ha encontrado en otros insectos (Slansky y Feeny, 1977).

Es interesante mencionar que dado que *L. pyrrrha* y *S. Lugens* no se ven afectados por la presencia de tricomas urticantes, se podría pensar que el papel de los tricomas como mecanismo de defensa físico y químico no es

muy relevante para las plantas de *W. urens* en su interacción con estos insectos. Sin embargo, hay que considerar que no necesariamente todos los insectos herbívoros asociados a *W. urens* se encuentran adaptados tanto fisiológica como conductualmente para evitar o contrarrestar el efecto de los tricomas por un lado, y por el otro, al parecer la presencia de tricomas urticantes sirven como un mecanismo regulador de agua en las hojas al reflejar la luz solar y disminuyendo la transpiración foliar (Cano-Santana y Oyama, 1992a). La densidad de la pubescencia se encuentra correlacionada con procesos fisiológicos de potencial hídrico y fotosíntesis en las plantas (Ehleringer, 1982, 1984; Ehleringer y Bjorkman, 1978).

Las bases genéticas de las preferencias alimenticias del noctuido *Lophoceramica pyrrrha*: algunas evidencias experimentales

Una parte fundamental para entender la (co)evolución entre herbívoros y plantas es determinar las bases genéticas que están determinando tanto los diferentes componentes de comportamiento de los herbívoros (oviposición, preferencias alimenticias y asentamiento) como las posibles variantes de las plantas en su resistencia a los herbívoros (Via 1984a, b; Futuyma y Peterson 1985). Como parte del proyecto de investigación sobre la interacción entre *W. urens* y sus herbívoros se realizó un experimento con el polífago, *L. pyrrrha* y plantas de *W. urens* que diferían en su grado de pubescencia y de hojas de *Buddleia cordata* con diferentes edades. Una de las razones por las que se eligió la palomilla *L. pyrrrha* para este experimento es que cada madre puede ovipositar más de 100 huevecillos en una sola puesta y generalmente en una sola planta a la vez. Esto facilitaba el diseño experimental al tener la posibilidad de obtener réplicas de una sola puesta.

El objetivo de este trabajo consistió en conocer si la variación entre progenies (larvas provenientes de una sola palomilla hembra) era mayor que dentro de progenies en cuanto a su crecimiento y sobrevivencia al ser tratadas con diferentes dietas. El razonamiento implícito en este diseño era que la variación genética presente entre progenies

era mayor que dentro de una progenie, y si encontrábamos diferencias significativas en parámetros como la tasa de crecimiento y sobrevivencia podríamos inferir que "genotipos" diferentes presentan una respuesta diferencial a los recursos alimenticios.

Para determinar si existían diferencias entre progenies en el uso de recursos colectamos cuatro grupos de progenies de primer estadio que se encontraban en diferentes plantas de *W. urens* dentro de la reserva del Pedregal. Cada grupo (progenie) contenía más de 100 larvas y se eligieron larvas aleatoriamente hasta formar cuatro grupos de 25 larvas las cuales fueron alimentadas con hojas jóvenes y maduras de *B. cordata*, y de hojas lisas e hispidas de *W. urens*. De esta forma cada progenie fue sometida a las cuatro dietas.

Los resultados más importantes de este trabajo fueron los siguientes. Se encontró que el peso promedio de los pesos larvarios para las progenies variaron de 117.6 a 320.2 g siendo el efecto de la dieta ($F = 5.310$; $P < 0.01$), de las progenies ($F = 31.324$; $P < 0.001$) y de la interacción dieta-progenie ($F = 6.198$; $P < 0.001$) sobre el peso de las larvas, después de 48 días de tratamiento, estadísticamente significativas después de la prueba de análisis de varianza. Las progenies marcadas como 1 y 4 crecieron mejor cuando se alimentaron de hojas jóvenes de *B. cordata*, la progenie 2 creció mejor con una dieta de hojas hispidas de *W. urens*, y la progenie 3 mostró los valores más altos bajo ambos tipos de hojas de *B. cordata*. Todas las progenies mostraron los valores más bajos cuando se sometieron a una dieta de hojas lisas de *W. urens*.

Para el caso de la sobrevivencia, las progenies tuvieron un patrón ligeramente diferente. No hubo diferencias significativas en mortalidad para la progenie 1 bajo las cuatro dietas. La progenie 2 mostró la mayor sobrevivencia bajo hojas hispidas y los menores valores con las hojas lisas de *W. urens*. Las larvas de la progenie 3 sobrevivieron mejor bajo las hojas de *B. cordata* que con las de *W. urens*. Y finalmente, en la progenie 4, la mayor mortalidad fue bajo una dieta de hojas lisas de *W. urens*.

De éstos resultados, podemos concluir los siguientes puntos. En primer lugar, es indudable que existe una variación en las eficiencias alimenticias, medidas en crecimiento y sobrevivencia, entre progenies de *L. pyrtha*. Esta variación, sugiere un componente genético mostrando que larvas de esta palomilla presentan diferentes comportamientos que determinan sus preferencias alimenticias. Sin embargo, los resultados obtenidos deberán refinarse en experimentos posteriores prestando particular atención en el control de los genotipos. La obtención de larvas de progenitores conocidos y particularmente que provengan de un solo padre para realizar experimentos similares servirían para precisar los componentes genéticos de heredabilidad en estas palomillas. Por otra parte, es necesario desarrollar marcadores genéticos y moleculares para identificar los genotipos estudiados y poder establecer firmemente la genética del comportamiento de éstos herbívoros.

Por otra parte, la variación intraespecífica de las plantas estudiadas mostró un fuerte efecto sobre el crecimiento y sobrevivencia de *L. pyrtha*. Al parecer, las larvas de *L. pyrtha* prefieren las hojas hispidas de *W. urens* tanto en el campo como experimentalmente aunque sin haber completado una adaptación fisiológica ya que crecen y se desarrollan mejor bajo una dieta de hojas de *B. cordata*. Las larvas de *L. pyrtha* se envuelven en las hojas como un mecanismo de protección en contra de sus predadores naturales y sin lugar a dudas las hojas de *W. urens* les confieren una mayor protección que las hojas pequeñas de *B. cordata*. Sin embargo, fisiológicamente se desarrollan mejor con *B. cordata* y esta disyuntiva, protegerse o desarrollarse, puede estar jugando un papel importante en la evolución de *L. pyrtha*. Por otra parte, aunque esta palomilla es una especie considerada polífaga potencial ya que se puede alimentar de casi todas las plantas del Pedregal, en el campo sólo se le ha encontrado en *W. urens* y ocasionalmente en *B. cordata* y en *Dahlia coccinea*. Esta aparente preferencia por *W. urens* en condiciones naturales nos puede estar indicando la posibilidad de un cambio de hospedero aunque sin una adaptación fisiológica completa.

CONSIDERACIONES FINALES Y PERSPECTIVAS

Dentro de las interacciones planta-herbívoro es importante considerar que hacen falta numerosos estudios en el Pedregal de San Angel. Desde cuestiones meramente descriptivas hasta estudios de genética y biología molecular aplicados al comportamiento de los herbívoros y de la dinámica de las plantas. El caso de *W. urens* y su interacción con sus herbívoros ha sido muy útil porque nos ha ayudado a comprender la dinámica de una interacción múltiple en un sistema heterogéneo como lo es la comunidad y topografía de la reserva del Pedregal.

Finalmente, quisiéramos ennumerar una serie de preguntas que sirvan de cuestionamiento y estímulo para estudiantes e investigadores para que en un futuro no muy cercano se acercan a estudiar un ecosistema tan heterogéneo y complejo como el Pedregal de San Angel. Algunas preguntas que se han derivado de nuestros trabajos son: (i) ¿cuáles son los niveles de remoción foliar a lo largo del

año?; (ii) ¿existen diferencias espaciales y temporales en estas tasas de herbivoría?; (iii) ¿cómo son los patrones de variación de recursos (plantas) en relación con la abundancia de insectos herbívoros?; (iv) ¿cuáles son las relaciones energéticas y de asignación diferencial entre nutrientes / defensa en forma de compuestos secundarios en este tipo de comunidades?; (v) ¿cuáles son los niveles de especialización de los diferentes herbívoros insectos en relación con la diversidad de plantas en el Pedregal?; (vi) ¿cuáles son las implicaciones evolutivas de una interacción multiespecífica?; (vii) ¿cuáles son las bases genéticas de estas interacciones?

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la colaboración de Ricardo Vergara en las etapas iniciales de este trabajo, a Ana Mendoza por permitirnos utilizar los invernaderos del Instituto de Biología, UNAM y a Luis Eguiarte por su revisión a un manuscrito preliminar.

REFERENCIAS

- Bernays, E.A. (ed.). 1990. Insect-Plant Interactions. CRC Press, Boca Ratón, FL. (3 volúmenes).
- Bernays, E.A. y Wrubel, R. 1985. Learning by grasshoppers: association of color with food. *Physiol. Entomol.* 10:359-369.
- Bernays, E.A. y Graham, M. 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology* 69:886-892.
- Beutelspacher, C.R. 1972. La familia Sphingidae (Insecta: Lepidoptera) en el Pedregal de San Angel, D.F. México. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México* 1: 17-24.
- Broersma, D.B., Bernard, R.L., y Luckmann, W.H. 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, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Cano-Santana, Z. y Oyama, K. 1992a. Variation in leaf pubescence of *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) and its implications for herbivory. *Oecologia* 92:405-409.

Cano-Santana, Z. y Oyama, K. 1992b. Tricomas foliares, calidad del alimento y eficiencias de alimentación y crecimiento de *Lophoceramica pyrtha* (Lepidoptera, Noctuidae). Southwest Entomol. 17:333-339.

Cano-Santana, Z. y Oyama, K. 1993. Crecimiento de *Sphinx lugens* (Lepidoptera: Sphingidae) bajo una dieta de hojas hispidas y lisas de *Wigandia urens*. Folia Entomol. Mex. 87: (en prensa).

Cano-Santana, Z. y Oyama, K. 1994a. *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae): un mosaico de recursos para sus insectos herbívoros. Acta Bot. Mex.(en prensa).

Cano-Santana, Z. y Oyama, K. 1994b. Ambito alimenticio de tres especies de insectos herbívoros de *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae). Southwest Entomol. (en prensa)

Carbajal-Moreno, L. 1975. Estudio ecológico de los insectos que viven en *Wigandia urens* HBK de una zona del Pedregal de San Angel, D.F. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México, D.F.

Crawley, M.I., 1983. Herbivory. The Dynamics of Animal-Plant Interactions. Blackwell Scientific Pub., London.

Damman, H. 1987. Leaf quality and enemy avoidance by larvae of a pyralid moth. Ecology 68:87-97.

Denno, R.F. y McClure, M.S. (eds) 1983. Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems. Academic Press, New York

Dussourd, D.E. y Eisner, T. 1988. Vein-cutting behavior: insect counterploit to the latex defense of plants. Science 237:898-901.

Ehleringer, P.J. 1982. The influence of water stress and temperature on leaf pubescence development in *Encelia farinosa*. Am. J. Bot. 69: 670-675.

Ehleringer, P.J. 1984. Ecology and ecophysiology of leaf pubescence in North American desert plants. En: Rodríguez, L., Healey, P.L. y Mehta, I. (eds.). Biology and Chemistry of Plant Trichomes. Plenum Press, New York, pp 113-132.

Ehleringer, P.J. y Bjorkman, O. 1978. Pubescence and leaf spectral characteristics in a desert shrub, *Encelia farinosa*. Oecologia 36:151-162.

Ehrlich, P.R. y Raven, P.H. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. Evolution 18:586-608.

Futuyma, D.J. y Slatkin, M. (eds.) 1983. Coevolution. Sinauer Sunderland, MA.

Futuyma, D.J. y Peterson, S.C. 1985. Genetic variation in the use of resources by insects. Ann. Rev. Entomol. 30:217-238.

Gilbert, L. 1971. Butterfly-plant coevolution: has *Passiflora adenopoda* won the selectional race with Heliconiine butterflies? Science 172: 585-586.

Gómez, F., Quijano, L., Calderón, J.S. y Ríos, T. 1980. Terpenoids isolated from *Wigandia kunthii*. Phytochem. 19:2202-2203.

- Hairston, N.G., Smith, F.E. y Slobodkin, L.B. 1960. Community structure, population control and competition. *Am. Nat.* 94:421-425.
- Janzen, D.H. 1983. *Costa Rican Natural History*. University of Chicago Press, Chicago.
- Jermey, T. 1984. Evolution of insect/host-plant relationships. *Am. Nat.* 124: 609-630.
- Johnson, B. 1953. The injurious effects of the hooked epidermal hairs of french beans (*Phaseolus vulgaris* L.) on *Aphis caccivora* Koch. *Bull. Entomol. Res.* 44:779-788
- Johnson, H.B. 1975. Plant pubescence: an ecological perspective. *Bot. Rev.* 41: 233-258.
- Kennedy, C.E.J. 1986. Attachment may be a basis for specialization in oak aphids. *Ecol. Entomol.* 11: 291-300.
- Lawton, J.H. 1986. The effect of parasitoids on phytophagous insect communities. En Waage, J. y Greathead D. (eds.). *Insect Parasitoids*. Academic Press, London, pp. 265-287.
- Lawton, J.H. y McNeill, S. 1979. Between the devil and the deep blue sea: on the problem of being a herbivore. *Symp. of the British Ecol. Soc.* 20:223-244.
- Lee, Y.I., Kogan, M. y Larsen, J.R. 1986. Attachment of the potato leafhopper to soybean plant surfaces as affected by morphology of the pretarsus. *Entomol. Exp. Appl.* 42:101-108.
- Levin, D.A. 1973. The role of trichomes in plant defense. *Q. Rev. Biol.* 48:3-15.
- Levin, D.A. 1976. The chemical defenses of plant pathogens and herbivores. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7: 121- 160.
- Linhart, Y.B. 1991. Disease, parasitism and herbivory: multidimensional challenges in plant evolution. *Trends Ecol. Evol.* 6:392-396
- Marquis, R.J. 1990. Genotypic variation in leaf damage in *Piper areianum* (Piperaceae) by a multispecies assemblage of herbivores. *Evolution* 44: 104 120.
- Ochoa, G.S. 1985. Hydrophyllaceae. En Rzedowski, J. y Rzedowski, G.C. (eds.). *Flora Fanerogámica del Valle de México*. Vol. II. Instituto de Ecología, pp. 262- 267.
- Pérez-Estrada, L. 1993. Factores que afectan la densidad de tricomas urticantes en *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México, D.F.
- Price, P.W., Benson, W., Lewinsohn, T. y Fernández, W. (eds.) 1991. *Herbivory: Tropical and Temperate Perspectives*. Wiley, N.Y.
- Rosenthal, G.A. y Janzen, D.H. (eds.). 1979. *Herbivores: their Interaction with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, New York.
- Slansky, F.Jr. y Feeny, P. 1977. Stabilization of the rate of nitrogen accumulation by larvae of the cabbage butterfly *Euphydryas editha* of wild and cultivated food plants. *Ecol. Monogr.* 47:209-228.
- Stone, A.K. y Hawksworth, D.L. (eds.). 1986. *Coevolution and Systematics*. Clarendon, Oxford.

Southwood, T.R.E. 1980. Insect-plant adaptations. En Juniper, B. Southwood, T.R.E. (eds.). *Insects and the Plant Surface*. Edward Arnold, London, pp. 1-22.

Stephens, S.G. 1959. Laboratory studies of feeding and oviposition preferences of *Anthonomus grandis* Boh. *J. Econ. Entomol.* 52:390-396.

Strong, D.R. 1988. Special feature: insect host range. *Ecology* 69:885.

Strong, D.R., Lawton, J.H. y Southwood, T.R.E. 1984. *Insects on Plants*. Blackwell, Oxford.

Thompson, J.N. 1989. Concepts of coevolution. *Trends Ecol. Evol.* 4: 179-183.

Via, S. 1984a. The quantitative genetics of polyphagy in an insect herbivore. Genotype environment interaction in larval performance on different host species. *Evolution* 38:881-895.

Via, S. 1984b. The quantitative genetics of polyphagy in an insect herbivore. II. Genetic correlation in larval performance within and among host plants. *Evolution* 38:896-905.

Via, S. 1990. Ecological genetics and host adaptation in herbivorous insects: the experimental study of evolution in natural and agricultural systems. *Ann. Rev. Entomol.* 35:421-446.

Wiklund, C. 1982. Generalist vs specialist utilization of host plants among butterflies. En Visser, J.H. y Minks, A.K. (eds.). *Proceedings of the Fifth International Symposium on Insect-Plant Relationships*. Pudoc, Wageningen, The Netherlands, pp. 181-191.

