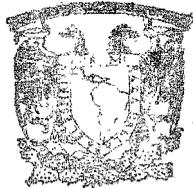


CCB-174



Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

ECOLOGIA DE LA RELACION ENTRE Wigandia urens
(Hydrophyllaceae) Y SUS HERBIVOROS EN EL PEDREGAL
DE SAN ANGEL, D. F. (México).

Tesis Profesional

Que para obtener el título de

B I O L O G O

p r e s e n t a

ZENON CANO SANTANA

México, D. F.

Octubre, 1987

A la memoria del Sr. Mariano Cano
Salazar, mi padre.

A la Sra. Carmen Santana, mi madre.

A Pedro, Hilario, Alicia, Abel, Nati,
Mariano, Pepe, Tocho, Norma y Emita,
mis hermanos.

A Juanita.

LAS INFORMACION ACTUALIZADA DE ESTA TESIS ESTA PUBLICADA EN LOS SIGUIENTES ARTICULOS:

1. Cano-Santana, Z. y K. Oyama. 1992. Variation in leaf trichomes and nutrients of *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) and its implications for herbivory. *Oecologia* 92: 405-409.
2. Cano-Santana, Z. y K. Oyama. 1992. Tricomas foliares, calidad del alimento y eficiencias de alimentación y crecimiento de *Lophoceramia pyrrrha*. *Southwestern Entomologist* 17: 333-339.
3. Cano-Santana, Z. y K. Oyama. 1993. Crecimiento de *Sphinx lugens* Walk. (Lepidoptera: Sphingidae) bajo una dieta de hojas hispidas y lisas de *Wigandia urens* (Ruiz & Pavón) HBK (Hydrophyllaceae). *Folia Entomológica Mexicana* 87: 13-20.
4. Cano-Santana, Z. y K. Oyama. 1994. Ambito de hospederos de tres especies de insectos herbívoros de *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae). *Southwestern Entomologist* 19: 167-172.
5. Cano-Santana, Z. y K. Oyama. 1994. *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae): un mosaico de recursos para sus insectos herbívoros. *Acta Botánica Mexicana* 28: 29-39.
6. Oyama, K., Z. Cano-Santana y S. Careaga. 1994. Estudios sobre la interacción herbívoro-planta en el Pedregal de San Angel, D.F. Págs. 301-311. In: Rojo, A. (comp.). *Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Angel: Ecología, Historia Natural y Manejo*. U.N.A.M., México.

INDICE GENERAL

Agradecimientos	
Presentación	1
I. Introducción General.	3
La relación herbívoro-planta dentro de la Ecología.	3
Efecto del ataque de los herbívoros sobre las plantas.	4
Mecanismos de defensa de las plantas y sus efectos sobre los herbívoros.	7
Respuesta de los herbívoros a los mecanismos de defensa de las plantas.	11
El papel de la variabilidad vegetal sobre las poblaciones de herbívoros.	12
II. Objetivos.	15
III. Sitio de Estudio.	17
IV. Historia Natural de <u>Wigandia urens</u> .	24
Características Generales.	24
Problemas taxonómicos de la especie.	24
Caracter de la pubescencia foliar.	25
Variabilidad morfológica.	26
Densidad poblacional y estructura de tamaños.	27
V. Historia Natural de los insectos herbívoros de <u>W. urens</u> .	29
<u>Sphenarium histrio</u>	29
<u>Ichthyotettix mexicanus</u>	32
<u>Collaria</u> sp.	32
<u>Aconophora pallescens</u>	33
<u>Myzus persicae</u>	33
<u>Sphinx lugens</u>	34
<u>Baratra configurata</u>	35
<u>Autographa biloba</u>	36
<u>Lophoceramia pyrha</u>	36
<u>Liriomyza</u> sp.	37
VI. Variabilidad de las características foliares de <u>W. urens</u> y su relación con la diversidad de herbívoros y las tasas de herbivoría.	38
Introducción.	38
Materiales y Métodos.	41
Resultados.	45
Discusión.	61

VII.	Selectividad y ámbito alimenticio de algunos herbívoros de <u>W. urens</u> .	68
	Introducción.	68
	Materiales y Métodos.	70
	Resultados.	72
	Discusión.	81
VIII.	El papel de la dieta en el desarrollo larvario de <u>Sphinx lugens</u> y <u>Lophoceramia</u> -- <u>pyrrha</u> .	83
	Introducción.	83
	Materiales y Métodos.	85
	Resultados.	90
	Discusión.	127
IX.	Discusión General.	132
	<u>W. urens</u> como mosaico de recursos.	132
	El papel de los tricomas urticantes.	136
	Estrategias alimenticias y estacionalidad de los herbívoros.	138
	Polimorfismo en los herbívoros.	141
	Perspectivas para estudios posteriores en el sistema.	142
	Bibliografía.	144
	Apéndices.	155

Agradecimientos.

La presente tesis es el producto de dos años y medio de trabajo, en la cual contribuyeron muchísimas personas de muy distinta manera. Ofrezco a todos ellos mi más profundo agradecimiento por su gran ayuda.

Al compañero y amigo Ken Oyama por su valiosa asesoría y constante respaldo y paciencia durante todo el tiempo que estuve bajo su dirección en la elaboración de esta tesis.

De manera muy especial y con profundo cariño a Juanita Martínez por su enorme ayuda en el trabajo de campo, en los análisis de datos y en el trabajo de mecanografía, sin la cual hubiera sido muy difícil el término de esta tesis.

A Rodolfo Dirzo, Jorge Soberón y Juan Muñoz-Farfán por la revisión que hicieron al manuscrito final de este trabajo.

A las Dras. Leonila Vázquez y Rebeca Peña, así como al Dr. Carlos Beutelspacher y a la M. en C. Guillermina Ortega por la identificación de los insectos y por su gran ayuda en la elaboración del capítulo V.

A los compañeros del Laboratorio de Química de la Facultad de Ciencias, en especial a Aída y a la Dra. Cristina Pérez-Amador por su contribución en los análisis de metabolitos secundarios.

A la compañera Rocío Esteban por su asesoría (y paciencia) en los análisis de nitrógeno y fósforo.

A Alfonso Valiente-Banuet y a Jorge Meave por su ayuda en la identificación del material botánico.

Al M. en C. Jorge Llorente por sus consejos y sugerencias para mejorar los primeros cinco capítulos de esta tesis.

Al Dr. Mark Rausher por sus comentarios acerca de los experimentos basados en los cultivos de larvas.

Al Dr. Carlos Vázquez-Yanes por las facilidades prestadas para utilizar su balanza analítica.

A los compañeros y amigos Ricardo Vergara, Sonia Careaga, Marisela Illescas, Martha Cano, Rafael Palomeque, Connie Cárdenas, y Hermelinda Campos, así como a mis hermanos Emiliano y Norma y mis sobrinos Enrique y Eduardo, por su ayuda en el trabajo de campo y de laboratorio.

A mi hermana Norma y a mi amiga Sonia por su gran ayuda al procesar las muestras de hojas para análisis químicos.

A mi mamá y hermanos, así como a mi sobrino Miguelito por su ayuda en la colecta de insectos para el trabajo experimental.

A mi sobrino Eduardo Arias por su ayuda en la elaboración de las Figuras.

A Silvia Martínez por su invaluable ayuda en la elaboración de las Tablas.

A los trabajadores administrativos de la Facultad de Ciencias y del Instituto de Biología por las "concesiones" otorgadas y por su desinteresado apoyo.

Al compañero Longino Jácome por su ayuda en la impresión del trabajo final.

PRESENTACION.

El presente trabajo representa uno de los primeros que tratan la interacción planta-herbívoro dentro de una comunidad de matorral xerófilo con un elevado grado de perturbación, que pretende esclarecer los factores que afectan la interacción dentro de un sistema de estas características.

Los estudios de interacción entre los herbívoros y las plantas, además de describir la interacción en sí, pretenden analizar y descubrir los efectos que presenta un componente sobre otro, de manera que se tenga un panorama íntegro de las estrategias que cada uno sigue, para sobrevivir de acuerdo a las circunstancias que se enfrenten.

Este trabajo intenta cubrir los aspectos más sobresalientes de la interacción entre Wigandia urens y sus herbívoros, partiendo desde una base meramente descriptiva hasta llegar a los estudios experimentales de laboratorio que permitan esclarecer los diferentes elementos que están involucrados en esta relación.

W. urens es una planta de la familia Hydrophyllaceae, típica de vegetaciones secundarias y de áreas perturbadas, que presenta varias características aparentemente de naturaleza anti-herbívoro, como son: presencia de borde aserrado, tricomas glandulares y tricomas urticantes en las hojas, así como ciertos metabolitos secundarios (terpenos y flavonoides) de naturaleza posiblemente tóxica. Adicionalmente a estas características, W. urens es una planta fenotípicamente muy plástica, lo cual ha causado grandes problemas de índole taxonómico. Asimismo esta variabilidad presenta a W. urens como un mosaico de características tanto a nivel individual como poblacional. Probablemente la característica más variable sea la densidad de tricomas urticantes de sus hojas, ya que esta planta puede presentar alternativamente tanto hojas hispidas (con tricomas urticantes) como hojas lisas (sin este tipo de tricomas), bajo ciertas condiciones.

A pesar de las características mencionadas, W. urens es utilizada como alimento por más de doce especies de herbívoros en el Pedregal de San Angel, entre los que destacan Lophoceramica pyrra (Lepidoptera: Noctuidae, Noctuinae), Sphinx lugens (Lepidoptera: Sphingidae) y Sphenarium histrio (Orthoptera: Acrididae, Acridinae), los cuales presentan diferente grado de especificidad con la planta.

De esta manera, esta tesis se encuentra organizada de la siguiente manera. En el primer capítulo se hace una introducción general que revisa, en primer lugar, la ubicación del tema de esta tesis dentro del amplio campo de la Ecología y señala los principios fundamentales involucrados en el juego evolutivo que despliegan las plantas y sus herbívoros, esto es, los mecanismos de defensa y contradefensa que presenta cada uno de estos elementos. En segundo lugar, se muestra una breve revisión acerca del papel de la variabilidad de las plantas como estrategia de

defensa contra los herbívoros.

En el segundo capítulo se señalan los principales objetivos perseguidos y las hipótesis involucradas en el trabajo.

En el capítulo III se presenta la ubicación y la descripción del Pedregal de San Angel y del sitio de estudio, en tanto que en los capítulos IV y V se presentan los datos descriptivos y la Historia Natural de U. urens y de cada uno de sus principales herbívoros, enfatizando la relación que llevan a cabo entre sí.

En los siguientes tres capítulos se detalla la parte funcional de la ecología de la interacción, trabajando con muestreos de campo y experimentos de laboratorio, describiendo en cada capítulo la información particular del tema y los materiales y métodos utilizados en cada uno. Así, en el capítulo VI se analizará la variabilidad física y química de las hojas de U. urens y su influencia sobre la diversidad de herbívoros y las tasas de herbivoría registradas en el campo. En el capítulo VII, por su parte, se realizan experimentos de selectividad alimenticia en Ichthyotettix mexicanus (Orthoptera: Acrididae, Acridinae), S. histrio, S. lugens y L. pyrrha sobre hojas con diferente edad y/o pubescencia, y se estima el ámbito alimenticio de estas tres últimas especies de insectos. En el capítulo VIII se estima la influencia de la dieta sobre el crecimiento, desarrollo, y sobrevivencia de L. pyrrha y sobre el crecimiento y desarrollo de S. lugens. En cada uno de estos capítulos se discuten parcialmente los resultados obtenidos en cada uno, todos los cuales se discuten de manera global en el capítulo IX, donde además se hace un balance general de las ideas involucradas en el trabajo, dejando establecidas las perspectivas de posibles investigaciones futuras sobre este sistema.

CAPITULO I
INTRODUCCION GENERAL

- INTRODUCCION GENERAL.

LA RELACION HERBIVORO-PLANTA DENTRO DE LA ECOLOGIA.

Al considerar a la Ecología como el estudio científico de las interacciones que regulan la distribución y abundancia de los organismos (Krebs, 1978), se deriva que los objetivos de esta son el conocer donde, en qué cantidad y por qué están presentes los seres vivos.

Los factores que limitan la distribución y abundancia son múltiples, pero se pueden agrupar de manera muy general en dos grandes grupos, los factores bióticos (p. ej. depredadores, presas, competidores, etc.), y los factores abióticos (p. ej. humedad, temperatura, luz, agua, suelo, etc.), muchos de los cuales en la naturaleza se presentan simultáneamente. Es por ello que la Ecología utiliza diversos métodos para estudiar y conocer el papel que cada uno de estos factores tiene en la distribución y abundancia de las especies.

Los diferentes enfoques de estudio en Ecología son los siguientes: descriptivo, funcional y evolutivo (Krebs, 1978). El punto de vista descriptivo corresponde ante todo a la historia natural y consiste fundamentalmente en realizar descripciones de las plantas y animales así como de sus interrelaciones dentro de cada ecosistema. La ecología funcional, por su parte, estudia las causas proximales de la distribución y abundancia de los organismos, es decir, las respuestas de las poblaciones a factores que existen y pueden ser medidos inmediatamente, en tanto que, la ecología evolutiva analiza las causas "últimas" o las razones históricas por las que la selección natural u otros mecanismos han favorecido las adaptaciones específicas que han dado origen a los organismos que conocemos actualmente. La integración de los tres enfoques resulta fundamental para el conocimiento global de los factores que determinan la distribución y abundancia de los organismos sobre la tierra.

Entre los factores bióticos que limitan el desarrollo de las poblaciones se encuentran las relaciones con otros organismos, entre las que se encuentran el mutualismo, el comensalismo, la competencia y la depredación. Dentro del término depredación se encuentran asociaciones en donde una especie se come a otra, incluyendo en esta definición la relación depredador-presa (depredación verdadera), herbivoro-planta (herbivoría o herbivorismo), el parasitismo (Krebs, 1978; Begon & Mortimer, 1981) y el canibalismo (Krebs, 1978). Una de las características de la relación herbivoro-planta es que por lo común los primeros no matan a las plantas de las que se alimentan, sino que únicamente las dañan.

La importancia del estudio de las relaciones herbivoro-planta dista mucho de ser trivial si se considera la gran proporción de especies de animales de diferentes taxa que

utilizan a las plantas como alimento.

Sin embargo, a pesar de la importancia que tiene el conocimiento de la interacción, los ecólogos vegetales ignoran la importancia potencial de algunos elementos bióticos, especialmente en lo que concierne a los herbívoros (Dirzo, 1984). No es trivial tampoco que la relación entre productores (plantas) y los consumidores primarios (herbívoros) constituyan la base de las pirámides alimenticias en la mayoría de las comunidades tanto marinas como terrestres.

La interacción herbívoro-planta se presenta como un juego evolutivo, donde las plantas, por una parte, al verse sometidas a una presión selectiva de parte de los herbívoros, presentan respuestas que contrarrestan los efectos de estos y, por otra, estos últimos presentan características que contrarrestan las respuestas de las plantas.

Todo esto ha llevado a algunos biólogos a interpretar este juego evolutivo como una "carrera armamentista" entre las plantas y sus herbívoros (Rathcke & Poole, 1975; Danno & McClure, 1983a).

No obstante es necesario distinguir el nivel de interpretación en la interacción herbívoro-planta, puesto que las características detectadas en esta pueden no ser producto de un proceso evolutivo entre las partes interactuantes, sino posiblemente se deban a eventos circunstanciales producto de otra interacción o de una presión ambiental física. Esto lleva a reconocer una interpretación ecológica (proximal) y una interpretación evolutiva ("última") de esta interacción, según establece Dirzo (1983, 1984) al retomar las ideas de Baker (1938, en Dirzo, 1983) sobre este aspecto. Desde este punto de vista "interacción planta-animal" no debe ser sinónimo de coevolución, ya que este término engloba una idea de reciprocidad dentro de la interacción evolutiva (Janzen, 1980; Dirzo, 1984).

A continuación se exponen algunos elementos que están presentes en la interacción y que forman parte de la interpretación del juego evolutivo en el que están inmiscuidos los herbívoros y las plantas de las que se alimentan.

EFFECTO DEL ATAQUE DE LOS HERBÍVOROS SOBRE LAS PLANTAS.

Siendo los procesos de encuentro y de ataque del herbívoro sobre la planta los hechos con los que se inicia la interacción entre ambos, es importante considerar cuáles son los determinantes que influyen en que el ataque se lleve a cabo, y en la magnitud de las consecuencias que el daño tenga para las plantas. Tales determinantes han sido revisados por Dirzo (1984) y que se presentan en la Figura 1.1. Respecto al primer punto, se encuentran dos niveles a los cuales dichos determinantes pueden actuar, uno que tiene que ver con la probabilidad de que una planta individual sea encontrada, y otro, que está relacionado

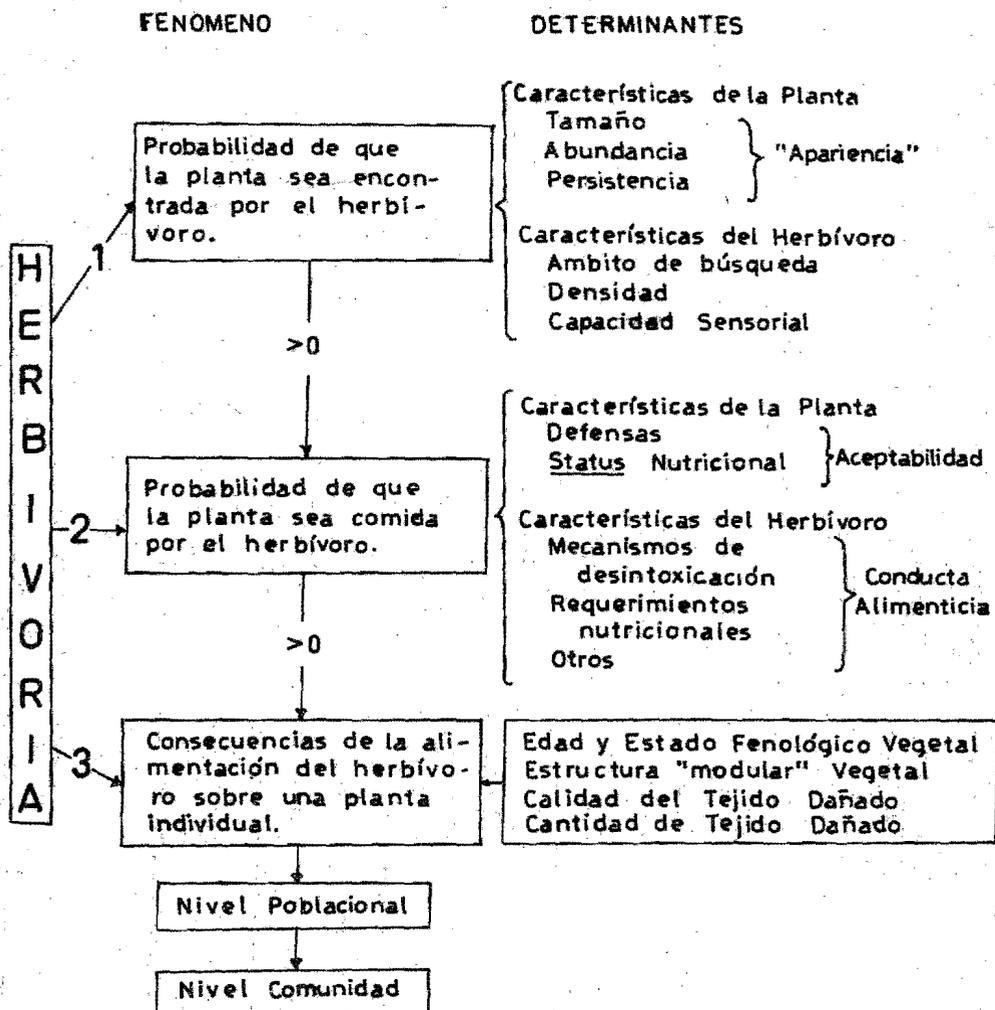


Figura 1.1. Representación esquemática de los elementos involucrados en el papel de la herbivoría sobre la dinámica de las poblaciones -- de plantas. Tomado de Dirzo (1984).

con la probabilidad de que la misma planta sea atacada. Los factores que intervienen en el primer nivel son la "apariciencia" de la planta (sensu Peeny, 1976), la cual es dependiente del tamaño, abundancia y persistencia del vegetal, así como del ámbito de búsqueda, la densidad y la capacidad sensorial del herbívoro. En el segundo nivel intervienen tanto las características que le confieren cierto grado de aceptabilidad a las plantas (defensas y estado nutricional) como todos los elementos que influyen en la conducta alimenticia del herbívoro (p. ej. mecanismos de desintoxicación y requerimientos nutricionales). Por otra parte, los factores que van a determinar la magnitud de las consecuencias del daño producido por un herbívoro a una planta individual (y por tanto, a una población y a una comunidad vegetal) van a ser a) el estado fenológico y de desarrollo de la planta, b) la estructura "modular" de la planta (ver Harper, 1977); c) la calidad del tejido dañado, y d) la cantidad del tejido dañado.

Tomando en cuenta lo anterior es lógico encontrar que tanto los niveles de daño como las consecuencias que estos puedan tener sobre la planta van a variar considerablemente de un amplio rango en diferentes sistemas de estudio. Así pues, existirán casos en los cuales el ataque de algunos herbívoros (p. ej. insectos) podrán no tener ningún efecto obvio sobre el crecimiento de las partes de la planta atacada, según sugiere Osborne (1972), así como también se encontrarán multitud de casos en los cuales la magnitud del daño que sufren las plantas es considerable, afectando tanto el éxito reproductivo como la capacidad de sobrevivencia de estas. La defoliación, la pérdida de savia por succión, el tejido removido por la formación de agallas, la pérdida del meristemo y el daño en flores, frutos y raíces sin duda presentan diferentes efectos sobre la adecuación de la planta.

La acción de los herbívoros sobre las plantas tiene diferentes efectos sobre estas. Aquellos pueden afectar la tasa de crecimiento de una planta al reducir el área fotosintética alterando el balance de carbohidratos, interfiriendo en el consumo de agua y nutrientes, y debilitando la estructura física de la planta (Grawley, 1983), o bien, por el contrario, este consumo de hojas, yemas, flores, y otros tejidos vegetales puede estimular el crecimiento y la reproducción en estas (Jameson, 1963), aunque la validez evolutiva de este efecto es cuestionable. Sin embargo, existen muchos más casos en los que se prueba el efecto dañino del ataque, ya que el consumo de las partes de la planta de parte del herbívoro reduce la adecuación de aquellas mediante cuatro posibles vías: a) incrementa la mortalidad, b) reduce la tasa de crecimiento, c) reduce la producción de semillas, y d) afecta la habilidad competitiva, todas las cuales han sido puestas en evidencia en la literatura tanto para casos de sistemas naturales (Jameson, 1963; Kulman, 1971; Rockwood, 1973; Coley, 1983a; Dirzo, 1984), como de sistemas manejados por el hombre (Harper, 1969; Andrés & Goeden, 1971; Harris, 1972).

MECANISMOS DE DEFENSA DE LAS PLANTAS Y SUS EFECTOS SOBRE LOS HERBIVOROS.

Los niveles de daño que sufren las plantas por efecto de los herbívoros pueden provocar la selección de defensas antiherbívoro (Coley, 1983b) o de características que le permiten evadir el daño. Así, las plantas en general presentan atributos físicos, químicos y nutricionales que acarrearán grandes problemas a los herbívoros que las utilizan. Se sabe, por ejemplo, que menos del 1% de la producción anual de biomasa en los ecosistemas terrestres está representada por herbívoros (Edwards & Wratten, 1980). Bajo estos lineamientos se ha sugerido que los mecanismos con que cuentan las plantas para escapar o resistir el ataque de los herbívoros se puede basar en las siguientes características: a) apetecibilidad y atractividad, b) gomosis y remedio al daño, c) crecimiento hepitrófico, d) dureza de los tejidos, e) producción de toxinas, f) nutrientes, y g) efecto sobre enemigos naturales, de los cuales sólo a), b), d), y e) le permiten potencialmente escapar al ataque y sólo el mecanismo g) tiene un carácter extrínseco de resistencia con respecto a la planta (van Emden & Way, 1972). En caso de tratarse de insectos, estos mecanismos pretenden afectar la fecundidad, la tasa de mortalidad, la tasa de desarrollo y crecimiento y el ciclo de vida de los herbívoros (van Emden & Way, 1972; Levin, 1973).

Los mecanismos de defensa de las plantas tienden a actuar en diferentes etapas del ataque ya sea en el arribo de la planta, el inicio del ataque, o bien, en el desarrollo de la población (ver Dadd, 1963; van Emden & Way, 1972; Dirzo, 1984). En la primera etapa juegan un papel importante el olfato y la visión del herbívoro, en la segunda los fagoestimulantes y fagoinhibidores de las plantas, y en la tercera los demás mecanismos de defensa que posea la planta así como la conducta alimenticia del herbívoro (ver Figura 1.1).

De manera muy general, los mecanismos de defensa o de resistencia al ataque de los herbívoros han sido clasificados como físicos, y químicos (Stahl, 1988, en Southwood, 1972). Dentro de los mecanismos físicos de defensa se encuentran a) presencia de cutícula dura, b) tricomas y espinas en la epidermis, c) dientes cuticulares y d) contenido de sílice en hojas (ver referencias en Southwood, 1972), en tanto que dentro de los mecanismos de defensa química se encuentra la presencia en los tejidos de la planta de compuestos tóxicos o inhibidores de la alimentación (p. ej. alcaloides, glucósidos, taninos, flavonoides, aceites esenciales, saponinas y ácidos orgánicos, entre otros) (Southwood, 1972; Rosenthal & Janzen, 1979).

Defensa Química.

Las plantas son ricas en productos químicos que aparentemente no están conectados con los procesos metabólicos normales de fotosíntesis, respiración y crecimiento. Estos compuestos, denominados metabolitos secundarios o aleloquímicos,

incluyen, hasta 1977, cerca de 30 000 estructuras diferentes conocidas (Harborne, 1977). Asimismo existen muchas evidencias que sugieren que los metabolitos secundarios juegan un papel importante como defensa de la planta contra herbívoros y patógenos (Praenkel, 1959; Ehrlich & Raven, 1965; Feeny, 1976; Rhoades & Cates, 1976).

Las vías en las cuales actúan los metabolitos secundarios de las plantas sobre sus herbívoros son diversas, pero en general las podemos agrupar en a) tóxicos o venenosos (ver van Emden, 1972), b) repelentes de la alimentación (ver Schoonhoven, 1972), c) análogos hormonales (ver Bowers et al., 1976), y d) de acción física (ver Gibson, 1971).

Defensa física.

La defensa física de la planta la llevan a cabo todas aquellas características estructurales de las plantas que evitan o contrarrestan las actividades dañinas de los herbívoros (p. ej. espinas, tricomas, dureza cuticular y foliar y gomosis). Este tipo de defensa después de la de tipo químico, determinan en cierta medida la radiación evolutiva de los herbívoros, tal como se ha propuesto para mariposas diurnas (Ehrlich & Raven, 1965).

La literatura es rica en casos que sugieren defensa física por tricomas (no glandulares), espinas y dureza de diversos órganos vegetales. Darwin (1959) registró un caso en horticultura donde se establecía que las frutas de cubierta lisa sufren más comúnmente el ataque de una especie de escarabajo que aquellas que presentan una cubierta pubescente. Ehrlich & Raven (1965) encontraron que muchos Lycaenidae (Lepidoptera) son incapaces de alimentarse del follaje duro de las plantas de cuyas flores se alimentan.

Los tricomas pueden jugar un papel muy importante como defensa de la planta contra herbívoros. En numerosas especies hay una correlación negativa entre densidad de tricomas, respuestas de alimentación y oviposición de los insectos, y en nutrición de las larvas (Levin, 1973). Gilbert (1971), por ejemplo, ha demostrado que los tricomas ganchudos de *Passiflora adenopoda* actúan como un disuasivo específico y altamente eficiente contra larvas de mariposas heliconiinas. La superficie entera de esta planta está revestida por tricomas ganchudos los cuales son de tal longitud y tienen tal espaciamiento que tres a cinco ganchos se incrustan en cada propoda larval, de modo que provoca la muerte debido a la pérdida de hemolinfa combinada con hambre que ocasionan las numerosas heridas punzantes.

Merz (1959, en Ehrlich & Raven, 1965) prueba la efectividad de otro tipo de defensas físicas, como son los dientes cuticulares y los componentes inorgánicos en forma de aguja de la superficie de las hojas. Por un lado, encontró que las larvas de *Lasiocampa quercus*, una mariposa nocturna que come normalmente a lo largo del borde de las hojas, no puede comer de las hojas dentadas de *Ilex* (Aquifoliaceae). Cuando las mismas hojas fueron

cortadas para formar márgenes lisos no dentados, las larvas las comieron vorazmente. También encontró que cuando las hojas maduras de Vitis (Vitaceae) son ofrecidas a larvas jóvenes de Pterogon proserpina (Sphingidae), sus pequeñas mandíbulas penetran entre los racimos de "rafidios" (cristales aciculiformes de oxalato de calcio) de modo que se alimentan bien; pero si éstas son ofrecidas a larvas maduras, sus grandes mandíbulas no penetran entre los "rafidios" y no comen. Después de que estos fueron disueltos con ácido hidroclopórico diluido, las hojas fueron aceptadas por larvas de todos tamaños.

Una estrategia más de las plantas, que se puede incluir dentro de las defensas físicas, es la diferenciación morfológica de las plantas como mecanismo de escape a las claves visuales que tienen algunos herbívoros para reconocer a su huésped particular. Gilbert (1975) encontró, por ejemplo, que la visión y la memoria visual en larvas y hembras grávidas de Heliconius (Lepidoptera) son agentes de selección en la forma foliar entre especies simpátricas de Passiflora spp. (Passifloraceae). Esta divergencia foliar puede considerarse como un mecanismo de escape al herbívoro.

Estrategias de defensa.

La relación que guardan las defensas con las "estrategias de vida de las plantas" (sensu McArthur & Wilson, 1967) es estrecho. Opler (1979) utilizando este concepto incorpora la defensa química como un elemento más del continuo r-K, señalando que una estrategia K presentará más defensas químicas que un r. Bajo estos lineamientos Feeny (1976) y Rhoades & Gates (1976) proponen lo que se ha englobado bajo el término de la teoría de la apariencia, la cual supone la existencia de dos tipos de plantas, de acuerdo a las características que poseen en relación a la herbivoría, como son tamaño, forma de crecimiento, persistencia, abundancia y defensas químicas. A estos dos tipos de plantas se les denominó plantas aparentes y no aparentes, cada uno de los cuales presenta diferentes características, a partir de las cuales, a su vez, dependerá la estrategia de uso del alimento de sus herbívoros, según se expone a continuación.

Las aparentes son plantas susceptibles de ser descubiertas por los herbívoros debido a su gran tamaño, longevidad y abundancia (p. ej. árboles), las cuales se presentan en comunidades climax, de modo que tienen gran cantidad de recursos que les permiten tener mayor habilidad competitiva. Los metabolitos secundarios que presenta se encuentran en grandes cantidades, aunque su acción sobre los herbívoros es dependiente de la dosis, es decir, el efecto dañino sobre el herbívoro es proporcional a la cantidad de tóxico ingerido (tal como es el caso de taninos, resinas, sílice y sal), por lo cual esta clase de defensa se le denomina de tipo cuantitativo y está dirigida a reducir la adecuación de todos sus herbívoros. Por otro lado, la estrategia que siguen los herbívoros que utilizan este tipo de plantas es alimentarse sobre varias especies con diferentes metabolitos secundarios de modo que no se acumule la dosis. A

este tipo de estrategia de alimentación se le llama generalista (polífaga) por el hecho que éstos atacan a una gran variedad de familias de plantas en la naturaleza.)

Las plantas no aparentes, por el contrario, son plantas de rápido crecimiento y alto rendimiento reproductivo, difíciles de localizar debido a su escasez, pequeño tamaño y corta vida, las cuales se presentan en comunidades en estado sucesional (p. ej. herbáceas). Debido a los pocos recursos con que cuentan, la concentración de metabolitos secundarios que presentan es baja, sin embargo su acción es efectiva a bajas dosis contra herbívoros no adaptados (tal como es el caso de los glucosinolatos, alcaloides, glucósidos y cumarinas), denominándose a este tipo de defensas como de tipo cuantitativo. La estrategia que siguen los herbívoros contra este tipo de defensas es especializarse en la "neutralización" del tóxico particular de la especie de planta de la cual se alimenta, lo cual ocasiona que el herbívoro estreche su relación con sólo un rango reducido de especies relacionadas taxonómica y químicamente entre sí, denominándose a esta estrategia de tipo especialista (monófaga y oligófaga) (Feeny, 1976).

Bajo estos lineamientos, la estrategia de defensa de una planta debe ser vista dentro del marco de presupuestos energéticos, quedando establecido que la defensa significa un gasto que obliga a la planta a reducir el presupuesto destinado a otras funciones (p. ej. a las partes reproductivas). Esto significa que el tipo y cantidad de metabolitos secundarios está estrechamente ligado a la estrategia de vida de la planta y la presión que ejerzan los herbívoros sobre ésta (ver Rhoades, 1979). Por ejemplo, muchas plantas herbáceas de corta vida (=no aparentes) escapan en tiempo y espacio para sobrevivir en ausencia de defensas cualitativas (Cates & Orians, 1975; Feeny, 1975). Asimismo se conocen varios casos en que las plantas protegidas por otros medios pierden sus defensas químicas. Se ha encontrado, por ejemplo, que las plantas de Inga localizadas a bajas altitudes son defendidas de los herbívoros por hormigas y presentan poco contenido de fenoles, en cambio a grandes altitudes no existen hormigas, por lo que las hojas de estas plantas presentan mayor contenido de fenoles (Rehr et al., 1973; Koptur, 1985).

A la luz de la teoría de la apariencia, la pubescencia es considerada generalmente como una defensa cualitativa barata (Singh, et al., 1971, en Levin, 1973; Feeny, 1976; Rhoades & Cates, 1976). Coley (1983a) encontró que es más común la pubescencia en plantas pioneras que en persistentes, sugiriendo que esta característica puede indicar la presencia de otras defensas cualitativas de carácter químico.

También se debe considerar un enfoque de grupo dentro de la defensa, ya que la discusión acerca de ésta se basa únicamente en un nivel individual. Attsat & O'Dowd (1976) sugieren que algunos miembros dentro de una comunidad vegetal son afectados por otros de modo que pueden ser funcionalmente dependientes de éstos,

estableciendo el concepto de defensa "gremial" (guild) contra herbívoros. Estos autores consideran que las características anti-herbívoro de unas plantas, tales como nectarios florales y extraflorales que atraen depredadores y parásitos de herbívoros así como toxinas, olores espinas, o bien características atractivas que provocan que los herbívoros cometan errores de oviposición, dejando sus huevos en plantas inadecuadas para el desarrollo de las larvas, todas ellas provocan que las plantas se encuentren defendidas de manera agrupada.

RESPUESTA DE LOS HERBÍVOROS A LOS MECANISMOS DE DEFENSA DE LAS PLANTAS.

La presión selectiva que representan los mecanismos químicos y físicos de defensa de las plantas influye en los herbívoros la selección de características que le permiten evadir o enfrentarse a ellos de modo que su sobrevivencia, crecimiento y fecundidad no se vean reducidos. Se sugiere que los herbívoros pueden romper las defensas de las plantas de larga vida antes de que éstas puedan erigir nuevas (Whitham, 1981) y que los insectos presentan más cortos tiempos de generación y más altas tasas de recombinación que las plantas de las cuales se alimentan (Denno & McClure, 1983a). Es así como los herbívoros pueden desplegar diferentes características morfológicas, fisiológicas y conductuales contra las defensas de la planta.

Existe en la literatura diferentes ejemplos sobre la respuesta evolutiva de los herbívoros hacia compuestos secundarios de las plantas (Kircher et al., 1967; Krieger et al., 1971; Rothschild, 1972; Brattsen, 1979), la cual, según Southwood (1972) se da en tres niveles: a) resistencia, b) uso de los metabolitos como claves de reconocimiento, o bien c) como mecanismos de defensa propios.

Los insectos responden evolutivamente a los metabolitos secundarios con mecanismos de desintoxicación y sistemas quimiosensoriales que responden diferencialmente a los metabolitos para que el insecto sea capaz de localizar la planta a la cual está químicamente adaptado (Feeny, 1975), de lo cual derivan las diferentes estrategias (generalista o especialista) de alimentación de parte del herbívoro (Schoonhoven, 1972). Alston & Turner (1963, en Ehrlich & Raven, 1965) encontraron, por ejemplo, que las mariposas de la tribu *Buchloini* se alimentan solo de familias caracterizadas por contener tioglucósidos (p. ej. *Capparidaceae* y *Cruciferae*), los cuales son hidrolizados por la enzima *microsina* presente en las larvas de esta tribu. El áfido *Myzus persicae*, por su parte, al alimentarse únicamente de los tejidos del floema, evita absorber nicotina, compuesto altamente tóxico, el cual no se encuentra en ese tejido (Brattsen, 1979).

Los grandes mamíferos, como kudus, impalas y cabras utilizan los taninos condensados de las plantas leñosas a fin de que la fermentación microbiana de las paredes celulares de parte de su

flora intestinal se pueda llevar a cabo (Cooper & Owen-Smith, 1985).

Los herbívoros especializados en una especie o especies en particular desarrollan órganos de los sentidos para distinguir el color y forma foliar asociado a su planta huésped (Gilbert, 1975; Rausher, 1978). Por otra parte, Maugh II (1982) encontró que la conducta de las larvas de ciertos microlepidópteros que se alimentan de hojas de plantas compuestas enrolladas, previendo con esto la fotoactivación de los tóxicos que contienen las hojas.

Una etapa más avanzada de adaptación al tóxico de parte del herbívoro consiste en asimilar el compuesto y utilizarlo como defensa propia. La mariposa monarca, por ejemplo, metaboliza los glucósidos cardíacos de las asclepiádáceas para protegerse de sus depredadores (Brower, 1969).

Una contraadaptación contra las defensas inducidas de las plantas se ha demostrado en el coleóptero Epilachna borealis, el cual se alimenta de las hojas de Cucurbita pepo cortándolas de tal manera que forma un surco circular que evita la liberación de compuestos secundarios, lo cual le permite alimentarse de los tejidos foliares encerrados por el surco (Tallamy, 1985).

Por último, se ha encontrado una adaptación de los herbívoros contra barreras físicas tales como los tricomas y espinas, la cual ha sido demostrada en larvas de Mechanitis isthmia (Lepidoptera) quienes se reúnen en grupos de cuatro a seis formando una red de seda sobre las puntas de las espinas de Solanum (Solanaceae) (Rathcke & Poole, 1975).

EL PAPEL DE LA VARIABILIDAD VEGETAL SOBRE LAS POBLACIONES DE HERBÍVOROS.

Tomando en cuenta, por un lado, que los herbívoros pueden romper las defensas de las plantas debido a su gran potencial reproductivo y a la alta tasa de recombinación que presentan algunos de ellos, (como por ejemplo los insectos (Whitham, 1981)), y por otro, que las plantas a pesar de sus largos tiempos de generación y sus bajas tasas de recombinación (Denno & McClure, 1983b) han sido capaces de permanecer a pesar de los herbívoros (Hairston et al., 1960), surge una paradoja aparente, cuya solución se ha tratado de encontrar estudiando la variación espacial y temporal que presentan las poblaciones de plantas a diferentes niveles (Denno & McClure, 1983a), la cual parece tener un importante papel en la regulación natural de las poblaciones de herbívoros.

Existen varios trabajos que sugieren que la variabilidad de las plantas tiene un importante papel contra los herbívoros. Levin (1971) comenta que la mayoría de especies de plantas contienen mezclas complejas de fenoles, las cuales varían

cuantitativamente de un órgano a otro o con diferencias en la edad de la planta, estación o condiciones de crecimiento. Asimismo se ha encontrado que las hojas de maple, Acer saccharum, y del abedul, Betula allegheniensis, exhiben heterogeneidad en el contenido de taninos y fenoles, lo cual aunado con la heterogeneidad individual y con los cambios estacionales observados en nitrógeno, agua y dureza, sugiere que estas poblaciones de hojas son altamente variables en espacio y tiempo lo cual provoca que algunos insectos se especialicen a la edad de la hoja, o bien que haya un incremento en el tiempo de forrajeo de las larvas (Schultz et al., 1982). Este tipo de evidencias sostiene que las variaciones fisicoquímicas dentro de una planta hace difícil a los herbívoros encontrar áreas vulnerables (Maugh II, 1982).

Southwood (1972) hace hincapié en el papel que tiene el ambiente espacial y temporal sobre las variaciones en la composición bioquímica de las plantas; sin embargo no sino hasta el trabajo de Whitham (1981) que se reconoce que las plantas individuales son mosaicos de recursos que varían temporal y espacialmente en su disponibilidad como alimento para sus herbívoros, lo cual tiene tres grandes impactos sobre la población de herbívoros: a) la variación hace a la planta menos aparente a sus herbívoros incrementando la probabilidad de que asentamientos o desiciones alimenticias inapropiadas puedan llevarse a cabo, con lo cual se reduce la adecuación del herbívoro y su impacto sobre la planta, b) la variación puede incrementar el número de interacciones competitivas por los mejores recursos disponibles de la planta resultando una alta mortalidad de herbívoros, y c) el agrupamiento de herbívoros en sitios específicos los hace más aparentes y vulnerables a sus depredadores, que si ellos fueran capaces de dispersarse por toda la planta (ver también Schultz, 1983).

Trabajos más recientes revisan el papel de la variación de plantas sobre la distribución espacial y temporal de los herbívoros así como sobre la sobrevivencia, crecimiento y evolución de éstos. En ellos se ha encontrado que la distribución del daño entre individuos de una población depende de la variación intrapoblacional de los caracteres defensivos (Coley, 1983a), lo cual está correlacionado con las diferencias en los metabolitos secundarios, caracteres estructurales, densidad o dispersión de los herbívoros entre individuos de una población de plantas (Feeny, 1976; Denno & McClure, 1983b). Por otro lado, aun dentro de un mismo individuo se pueden detectar diferencias en cuanto a morfología y características químicas y nutricionales, lo cual puede ser un gran obstáculo para los herbívoros (Whitham, 1983; Schultz, 1983). Aun dentro de las mismas hojas se encuentra cierto grado de variabilidad. Zucker (1982, en Whitham, 1983) encontró que las hojas de Populus angustifolia presenta mayor concentración de fenoles en la base de la vena media que en su parte más distal.

Un elemento que complica más el mosaico de características de las poblaciones de las plantas es la variación temporal de

estas, tanto estacional (McNeill & Southwood, 1978; Schultz, 1983; Durzan, 1983a) como diurna (Durzan, 1968, b, c).

En vista de que la variación alcanza varios niveles, Jones (1983) propone la existencia de las siguientes escalas de variación que pueden presentarse en plantas.

1. Espaciales: a) variación estructural dentro de una clase bioquímica de compuestos, b) diferentes clases bioquímicas, c) distribución intracelular de estos compuestos, d) variación intraplantas (incluyendo células, tejidos y órganos), e) variación interplantas (incluyendo variación en respuesta al microhábitat), y f) variación dentro y entre poblaciones, variedades y subespecies (incluyendo variación inducida por micro y macrohábitat).

2. Temporales: a) volumen de biosíntesis a corto tiempo, b) variación diurna, c) variación estacional, d) variación entre años (por cambios ambientales), y e) variación en escala de tiempo evolutivo.

Este mismo autor al analizar la literatura para encontrar los niveles de variación en el helecho Pteridium aquilinum encontró que todas esas escalas de variación están comprobadas para esta especie.

El papel de la variación es bien conocida entre agrónomos quienes se han dado cuenta que al reducir la variabilidad interplantas se elevan algunos herbívoros al status de plagas, de modo que actualmente, en los cultivos económicamente importantes se ha incrementado la variación mezclando variedades en tiempo y en espacio (Benno & McClure, 1983a; Whitham, 1983).

Entre las consecuencias que provoca la variabilidad espacial y temporal de las plantas en las poblaciones de herbívoros se encuentran las siguientes: a) variación en el fenotipo (polimorfismo) (Mittler & Sutherland, 1969, en Southwood, 1972; Lubchenco & Cubitt, 1980, en Dirzo, 1984; Dirzo & Harper, 1982), b) conducta territorial contra el agrupamiento inducido por el mosaico (Whitham, 1983), c) adaptabilidad genética a una sola planta hospedera de alta longevidad (Whitham, 1983), y d) especialización sobre una sola especie que permita una mayor eficiencia en el ataque (Scriber & Feeny, 1979).

De esta manera el estudio del sistema U. urens-herbívoros visto bajo la perspectiva de la evolución y de la variabilidad vegetal puede aportar elementos para dilucidar las estrategias que cada elemento sigue al enfrentar al otro, en beneficio de su sobrevivencia y fecundidad.

CAPITULO II

OBJETIVOS

OBJETIVOS.

Wigandia urens es una planta que se caracteriza por la presencia de tricomas urticantes, los cuales varían de una hoja a otra, de modo que coexisten dentro de la población y aún en cada rama de cada individuo, tanto hojas hispidas como lisas. Por otro lado, la proporción de hojas hispidas presentes en la población varía estacionalmente bajo ciertas condiciones. A pesar de la presencia variable de los tricomas urticantes W. urens sostiene en el Pedregal de San Angel varias especies de herbívoros.

Considerando lo anterior y conociendo el contexto teórico vertido en la introducción general, los objetivos pretendidos por este trabajo son los siguientes.

1. Conocer la Historia Natural de los organismos involucrados dentro del sistema constituido por Wigandia urens (Hydrophyllaceae) y sus herbívoros en el Pedregal de San Angel, D.F. (México).
2. Conocer la influencia de las características del follaje de W. urens, y la variación de éstas (tales como la pubescencia urticante, contenido de agua, nutrientes y metabolitos secundarios) sobre las preferencias alimenticias, desarrollo, crecimiento y sobrevivencia de sus principales herbívoros.

Por consiguiente, este trabajo busca integrar la Ecología descriptiva (objetivo 1) con los aspectos funcionales de la interacción (objetivo 2), de modo que pueda obtenerse un panorama equilibrado de ambos enfoques para poder explicar los aspectos más relevantes de la relación entre esta planta y sus herbívoros dentro del Pedregal de San Angel.

El marco conceptual y las hipótesis involucradas en este trabajo se exponen de la siguiente manera.

1. La variabilidad de características físicas y químicas dentro de una planta individual determina que ésta se presente al herbívoro como un mosaico de recursos, lo cual dificulta el ataque.
2. Este mosaico de recursos se complica más si se considera una población de plantas, o bien, varias especies de plantas apetecibles simpátricas que cambian sus características físicas y químicas temporalmente.
3. Este mosaico espacial/temporal puede influir sobre la diversidad de los organismos que sustentan y puede determinar las diferentes "estrategias" de uso del alimento que sigue cada uno de sus herbívoros.
4. Si el mosaico de características físicas y químicas constituye

una presión importante sobre las "estrategias" de uso de los herbívoros, se pueden plantear entonces las siguientes preguntas. a) ¿Qué características físicas y químicas de la planta prefieren sus herbívoros? b) ¿Qué relación existe entre la especificidad de la relación que mantienen los herbívoros con esta planta y sus preferencias alimenticias? c) ¿Qué características de la planta influyen de manera positiva sobre los herbívoros? d) ¿Qué relación guardan las distintas características físicas y químicas en cada "bloque" dentro del mosaico?



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

CAPÍTULO III
SITIO DE ESTUDIO

SITIO DE ESTUDIO.

LOCALIZACION.

El Pedregal de San Angel se encuentra ubicado en la mitad meridional de la República Mexicana dentro de los límites del Distrito Federal, al SW del Valle de México y al S de Villa Alvaro Obregón (Figura 3.1). Su extensión original abarcaba aproximadamente 80 Km², pero debido al desmesurado crecimiento de la Ciudad de México, ésta se ha reducido considerablemente; de modo que, ya en 1982, solo quedaban 3.07 Km² de área ocupada por la asociación *Senecionetum praecosis* (Alvarez et al., 1982; sensu Rzedowski, 1954), que ocupaba originalmente 40.45 Km², de los cuales queda protegida una pequeña área de 1.24 Km² dentro de los terrenos de Ciudad Universitaria, de acuerdo a un decreto expedido en 1985 en el cual se instituye esta área como "zona ecológica inafectable" (Figura 3.2).

El área de estudio se encuentra ubicada dentro de la reserva ecológica, la cual alberga todo lo que queda de la asociación *Senecionetum praecosis*, a 2600 m.s.n.m. dentro de la zona III (al S de las instalaciones de la Dirección General de Servicios de Computo Académico) según zonación establecida en el trabajo de Alvarez et al. (1982; ver Figura 3.3).

DATOS GEOLOGICOS.

De acuerdo al método del carbono 14, se estima que la edad del Pedregal de San Angel es de aproximadamente 2500 años (Arnold & Libby en Rzedowski, 1954). Su origen se remonta a los derrames producto de la erupción de los cráteres adyacentes al volcán Xitle, de donde salieron varias corrientes de lava en direcciones diferentes. Al enfriarse la lava, se solidificó formando un sustrato muy heterogéneo caracterizado por promontorios rocosos, grietas, hondonadas, cuevas, etc.

Las lavas del Pedregal pueden clasificarse como basalto de olivino con microcristales (Ordóñez, 1980 en Rzedowski, 1954). El color de la lava es gris oscuro. El manto en sus superficies superior e inferior presenta un gran número de pequeñas quemaduras que son el resultado del desprendimiento de gases durante el enfriamiento. El espesor de la lava varía entre 6 y 10 m, aunque éste puede variar en algunos lugares. La superficie de la lava en la mayoría de los casos es fuertemente rugosa, hecho debido probablemente a su fluidez. La erosión de la superficie expuesta a la acción del aire es de poca cuantía (Rzedowski, 1954).

Los suelos del Pedregal de San Angel son principalmente de origen edáfico y orgánico, y en menor proporción son producto de la descomposición de la lava, así como de acarreos aluviales y

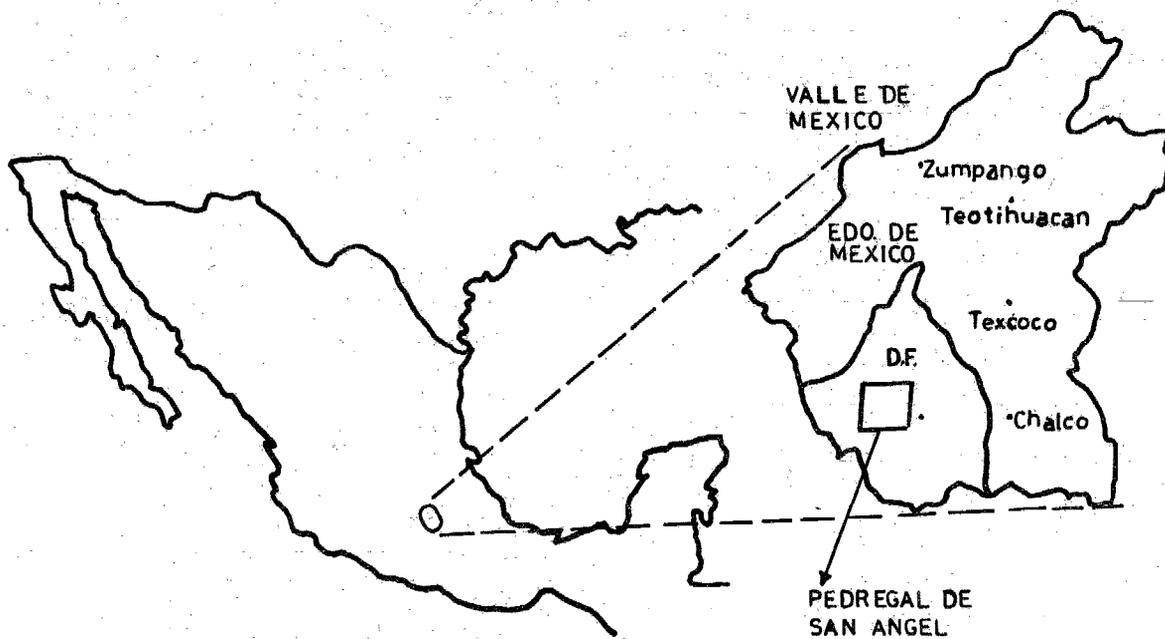


Figura 3.1. Ubicación del Pedregal de San Ángel.

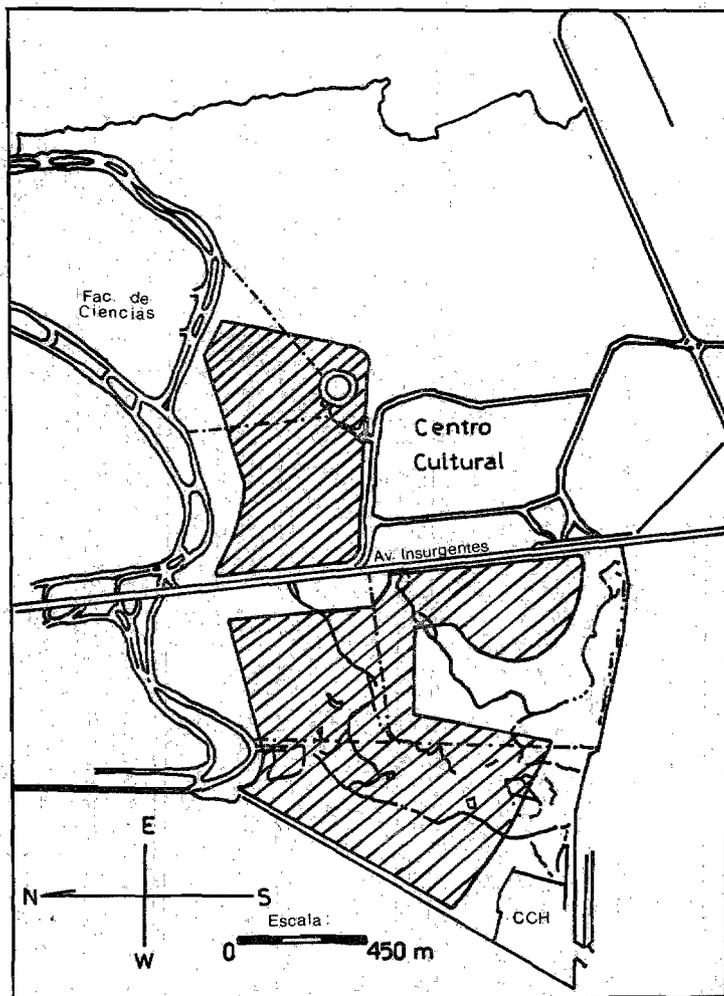


Figura 3.2. Ubicación de la Reserva del Pedregal de San -- Angel dentro de los terrenos de Ciudad Universitaria.

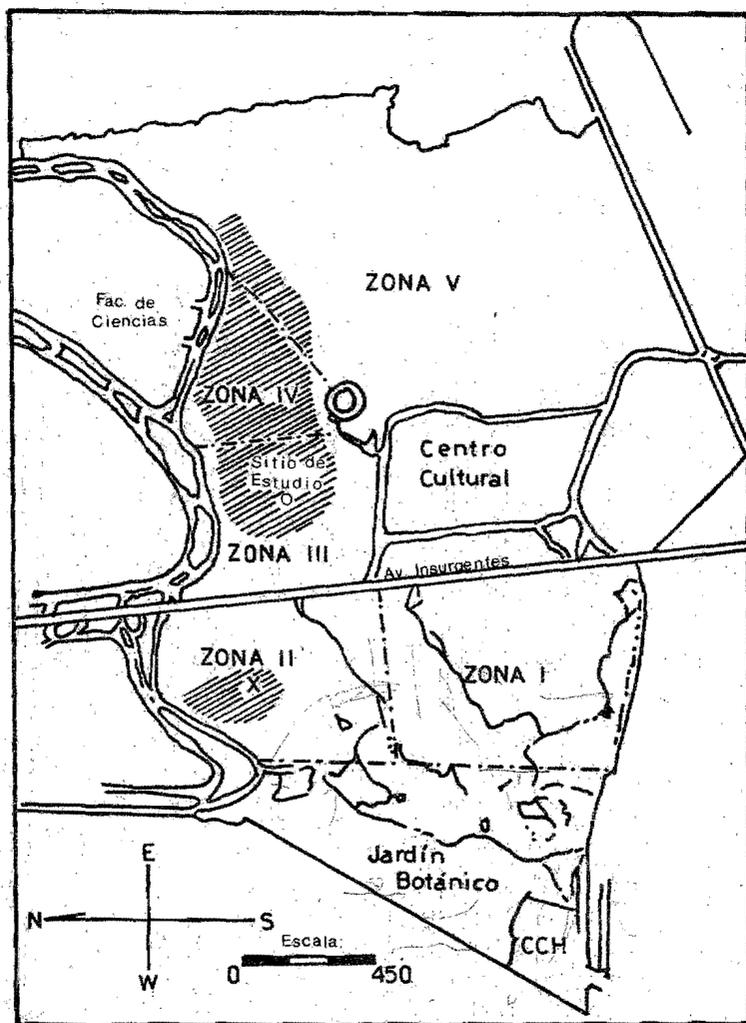


Figura 5.

Figura 3.3. Ubicación del sitio de estudio permanente, dentro de la propuesta por Alvarez et al. (1982) para el Pedregal de San Ángel. En la zona sombreada se realizaron las observaciones de campo, y el sitio indicado con " X " fué utilizado para conocer estructura de alturas de *W. urens* solamente.

posiblemente humanos. La acumulación de suelos ocurre en grietas, fisuras y depresiones de terreno. Su espesor es de pocos centímetros y, por tanto, es difícil distinguir horizontes edafológicos típicos. Los suelos del Pedregal son arenoso-limosos, moderadamente ácidos; poseen gran cantidad de materia orgánica, de potasio y de calcio, y son pobres en nitrógeno y fósforo aprovechables (Rzedowski, 1954).

2.3 CLIMA.

El Pedregal de San Angel, al encontrarse en el Valle de México, posee rasgos climáticos característicos de esta región. Tiene un clima templado sin estación fría pronunciada. La temperatura máxima del año corresponde al mes de mayo, y la mínima a enero. La variación diurna de la temperatura alcanza valores elevados, particularmente en los meses más fríos. La distribución de la precipitación es muy desigual, dividiéndose el año en temporada lluviosa (de junio a octubre) y otra seca (de noviembre a mayo) (Figura 3.4). Los vientos dominantes son del NNW, aunque los más fuertes provienen del NE. Por lo general, la humedad absoluta del aire es baja. De acuerdo a la clasificación de Koppen modificada por García (1964), el clima del Pedregal es del tipo C(wa)w(bi) (Carbajal, 1975).

FLORA Y VEGETACION.

El Pedregal de San Angel posee una riqueza florística enorme debida a dos causas principales: la primera de ellas es la heterogeneidad de la topografía que permite albergar una gran cantidad de macro y microambientes, los cuales han sido sitios ideales para el establecimiento de una gran cantidad de especies vegetales con diferentes requerimientos ambientales que conforman una flora muy variada. La segunda causa es la situación biogeográfica del Valle de México, ubicado cerca de la línea limitrofe entre los reinos biogeográficos Neártico y Neotropical, que hace de la zona meridional de la República Mexicana una de las regiones más ricas del mundo en cuanto a su flora (Rzedowski & Rzedowski, 1979). La vegetación del Pedregal de San Angel dentro de la asociación Senecionetum praecosis es clasificada dentro de los matorrales xerófilos, los cuales responden a condiciones de aridez, aunque se piensa que en este caso se trata de una aridez debida principalmente a la poca cantidad de suelo desarrollado (Rzedowski, 1983).

Se han reportado 319 especies para el Senecionetum praecosis abarcando solo Pteridofitas y Angiospermas (Rzedowski, 1954). El sitio de estudio permanente presenta todas las especies fisonómicamente importantes del Pedregal: Senecio praecox, Schinus molle, Bursera cuneata, B. fagaroides, Eysenhardtia polystachia, Buddleia cordata y Wigandia urens, además se

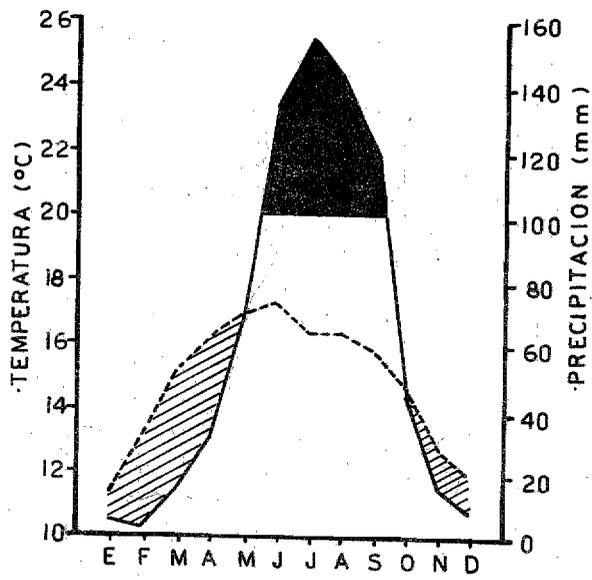


Figura 3.4. Climograma de la Estación Metereológica de Villa Obregón, D.F. (aproximadamente 2 km. al norte del Pedregal de San Angel). Las líneas continuas corresponden a la precipitación y las interrumpidas a la temperatura media (tomado de Rzedowski, 1954).

encuentra Stevia salicifolia, Verbesina virgata, Montanoa tomentosa e Iresine cassiniaeformis. Entre plantas herbáceas y trepadoras el sitio presenta principalmente Muhlenbergia robusta, Bouvardia ternifolia, Notholaena bonariensis, Tagetes peduncularis, Cynanchum kunthii, Cardiospermum halicacabum, Dioscorea galeottiana, Cissus sicyoides, Begonia gracilis, Dahlia merckii, Oxalis pringii y Salvia mexicana.

PERTURBACION.

Otra de las características que distingue al área cubierta por la asociación Senecionetum praecosis del Pedregal es el alto grado de perturbación que sufre. Los elementos que influyen en este efecto son múltiples, y la mayoría está íntimamente asociada con el acelerado crecimiento del área metropolitana de la Ciudad de México, como son reducción del área, contaminación, introducción de nuevas especies, iluminación artificial, saqueo de plantas de ornato y medicinales, caza de animales e incendios (Beutelspacher, 1972; Alvarez et al., 1982; Herrera, 1983; Pozo, datos no publicados).

De 1950 a 1982 el Pedregal se redujo en área hasta alcanzar solo un 13 % de su extensión original (Pozo, datos no publicados), en tanto que el alto grado de contaminación y deforestación en el Valle de México ha ocasionado que el régimen de lluvias varíe y que la temperatura manifieste cambios bruscos (Herrera, 1983). A principios de 1986, por ejemplo, la ciudad de México sufre repetidas veces el fenómeno meteorológico conocido como inversión térmica, el cual destruyó parcialmente el follaje de varias plantas perennes del Pedregal, incluyendo a Wigandia urens. La introducción de eucaliptos para reforestación así como la abundancia de basureros y la cercanía con circuitos viales y avenidas tienen efectos negativos para el desarrollo de las especies nativas (Alvarez et al., 1982), en tanto que la iluminación artificial altera el patrón de distribución de los insectos dispersándolos por toda la ciudad (Beutelspacher, 1972).

Los efectos que tienen los elementos que contribuyen a la perturbación del Pedregal sobre las poblaciones de organismos que este alberga son pobremente conocidos. Beutelspacher (1972), por ejemplo, encontró que más de la mitad de especies de esfingidos (Lepidoptera) registrados en el Pedregal en 1939 no aparecieron en muestreos llevados a cabo en los años 1967-1969. Alvarez et al. (1982), por su parte, sugieren que muchas poblaciones han decrecido o han desaparecido totalmente por la reducción del área en esta zona.

CAPITULO IV

HISTORIA NATURAL DE Wigandia urens

CARACTERISTICAS GENERALES.

Wigandia urens (Hydrphyllaceae) es una planta perenne, arbustiva o arborescente, que puede alcanzar hasta 6 m de altura, la cual presenta diversos tipos de pubescencia distribuida por todas partes; sus hojas son alternas, generalmente grandes, de 5.5 a 50 cm de largo y de 3.5 a 37 cm de ancho; las flores se encuentran en cimas escorpioideas terminales, presentan corolas moradas, violáceas, azules o lila-blancuecinas, dos estilos alargados y estigmas capitado-clavados; sus frutos son cápsulas con dehiscencia loculicida que contienen numerosas semillas más o menos aladas de 0.01 cm (Gibson, 1970; Ochoa, 1976, 1985).

Esta especie en el Valle de México es una especie característica de los pedregales como componente de la vegetación de matorral de Senecio praecox, de 2250 a 2600 m de altitud, con temperaturas medias anuales de 14 a 15°C, con suelo escaso (Ochoa, 1976), también se encuentra en zonas de marcado disturbio, en laderas secas y asoleadas, en terrenos baldíos, a las orillas de las carreteras, en taludes y en grietas y orificios de paredes de casas (Ochoa, 1976, 1985). Esta distribuida dentro de la República Mexicana en los estados de Durango, San Luis Potosí y Sinaloa (Ochoa, 1976, 1985), así como Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla y Veracruz (de acuerdo a datos obtenidos del Herbario Nacional del Instituto de Biología, mediante revisión de ejemplares). Dentro del Valle de México esta planta está mejor representada al SW, de 2250 a 2600 m, y se extiende por La Paz y Teoloyucan, en el Estado de México, y Alvaro Obregón, Contreras, Coyoacán, Tlalpan y Xochimilco, dentro del Distrito Federal (Ochoa, 1976, 1985). Esta especie se extiende hasta Panamá, Ecuador, Perú, Colombia y Venezuela (Ochoa, 1976; Nash, 1979). La floración de W. urens ocurre de octubre a fines de mayo en el Valle de México (Ochoa, 1976), y de febrero a octubre en Veracruz (Nash, 1979). Se le conoce comúnmente como tabaquillo, ortiga de tierra caliente, tabaco cimarrón, ortiga grande, quemadora, suelda con suelda y tabacón; se utiliza como remedio para el reumatismo, la sífilis y el insomnio (Martínez, 1959; Ochoa, 1976; Nash, 1979).

PROBLEMAS TAXONOMICOS CON LA ESPECIE.

Esta especie ha caído constantemente en sinonimia de modo que, para el Valle de México, varios autores citan dentro del área a Wigandia kunthii y W. caracasana (Sánchez, 1968; Alvarez et al., 1982), así como a W. scorpioides (Martínez, 1957). Ochoa, (1976) encontro en la revisión de la literatura, que diversos autores utilizan diferentes criterios para delimitar las especies del género, varios de ellos distinguen a W. kunthii de W.

caracasana utilizando diferentes criterios morfológicos. Nash (1979), en su trabajo de revisión de las hidrofíláceas de Veracruz cita también varios nombres en sinonimia, y reconoce, para este estado, sólo una especie y dos variedades de *Wigandia*, *W. urens* var. *urens* y *W. urens* var. *caracasana*, a las cuales distingue por la presencia o ausencia de tricomas urticantes (=setas) en tallos, peciolo y hojas, lo cual, al parecer, es incorrecto dado el carácter variable de la presencia de este tipo de tricomas.

Ochoa (1976) para resolver el problema de sinonimia, realizó un análisis detallado, principalmente de hojas y flores, de 35 ejemplares de *Wigandia* procedentes de muchas localidades de la República Mexicana depositados en el Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, encontrando que los rasgos mencionados como diferenciables entre especies no eran constantes y a menudo se encontraban entremezclados. Asimismo notó que no había diferencias en la distribución geográfica, por lo cual concluye que se trata de un sólo taxón variable cuyo nombre más antiguo es *Wigandia urens* (Ruiz & Pavón) H.B.K.

CARACTER DE LA PUBESCENCIA FOLIAR.

W. urens se caracteriza por la pubescencia de todas sus partes. Los tricomas de las hojas son de dos tipos: urticantes y glandulares.

Los tricomas urticantes son largos (3-6 mm), duros y puntiagudos que al tocarlos en su punta liberan hipodérmicamente un líquido que produce dolor y escosor. Los tricomas glandulares, por su parte, son pequeños (0.7-1.0 mm de largo), con un pedicelo compuesto por 4 o 5 células y una cabezuela multicelular que produce una secreción viscosa. Un indicador de la edad foliar es la coloración que las cabezuelas de estos tricomas dan a las hojas, las cuales se oscurecen conforme avanza la edad de éstas, dándoles un ligero color café sobre todo en el haz.

Para conocer de manera preliminar la variación individual de la pubescencia en las hojas de *W. urens*, se llevó a cabo un censo de las hojas de las plantas en el sitio de estudio, dentro de un cuadro de 20 por 30 m, durante el mes de abril de 1985. Las hojas censadas pertenecían a cada una de las ramas de las 125 plantas del sitio, y por cada una se escogió la primera hoja joven, intermedia y madura partiendo de la parte distal. A cada hoja censada se registraba presencia o ausencia de tricomas urticantes y glandulares.

Los resultados de tal censo mostraron que de 893 hojas muestreadas el 100 % poseía tricomas glandulares, y sólo el 56.8% tricomas urticantes, lo cual permite distinguir dos categorías de hojas: hispidas y lisas (con y sin tricomas urticantes respectivamente).

Observaciones de campo llevadas a cabo durante el censo, permitieron detectar plantas que presentaban en el mes de abril un sólo tipo de hojas en todas sus ramas, las cuales, sin embargo, al ser visitadas con frecuencia durante los siguientes 8 meses, llegaron a presentar simultáneamente los dos tipos de hojas. Muestreos de campo llevados cabo en los meses de octubre y noviembre, junto con las observaciones de campo permiten afirmar que este tipo de pubescencia tiene un carácter estacional fuertemente ligado a la temporada seca en el Pedregal (ver Capítulo VI). El grado de pubescencia, en cuanto a tricomas urticantes se refiere, varía de una hoja a otra, ya que algunas sólo presentan tricomas en el haz y otras tanto en el haz como en el envés y pecíolo. La densidad, por su parte, puede ser hasta de 85.0 tricomas por cm² en el haz y de 81.6 en el envés en hojas jóvenes de 10 cm de largo, mientras que en hojas intermedias de 16 cm, ésta puede ser hasta de 33.6 en el haz por 27.4 en el envés. Es seguro que la pubescencia se diluye conforme avanza la edad debido a que las hojas crecen, siendo ésta frecuentemente mayor en el haz. Ambos tipos de tricomas nacen de las nervaduras de las hojas, y mientras los tricomas urticantes son más abundantes en el haz, los glandulares lo son por el envés.

VARIABILIDAD MORFOLOGICA.

Como ya se expuso anteriormente, *W. urens* es una especie muy variable morfológicamente, de ahí que existan problemas para la denominación taxonómica de la especie (Ochoa, 1976). Las características variables que son detectadas en esta especie, de acuerdo a su descripción taxonómica (Gibson, 1970; Ochoa, 1976, 1985) son las siguientes: a) tamaño de las hojas (de 5.5 a 50 cm de largo), b) densidad de tricomas urticantes en flores y frutos, c) coloración de las flores (morado, violeta, azul, lila-blanquecino), d) forma de las semillas (poliédricas, cilíndricas, tricútras). Por otro lado, Macbride (1917) establece que la variación en la longitud del estilo, sobre la cual varios botánicos diferenciaban especies del género *Wigandia* (p. ej. Standley, 1924), realmente representa una variación individual sin validez para discriminar especies. Asimismo existen otras características que varían estacional e individualmente como es la coloración de las hojas jóvenes las cuales a veces presentan una coloración rojiza que varía de tonalidad y que en algunas no existe. Por último, el número de hojas por rama puede variar de acuerdo a la disponibilidad de agua, de modo que la arquitectura de la planta varía tanto espacial como temporalmente según las condiciones del microhábitat. Se ha observado que las plantas de esta especie que crecen en un lugar con un suelo desarrollado son más frondosas, que aquellas que crecen en un suelo con poca profundidad.

Por otro lado también se pueden considerar las variaciones morfológicas que presentan las hojas de *W. urens* de acuerdo a su edad. Las hojas jóvenes, por ejemplo, son suaves y de color claro, al igual que las cabezuelas de sus tricomas glandulares,

en tanto que las hojas maduras son duras y presentan un color verde oscuro cubierto por el café oscuro de las cabezuelas de sus tricomas. Las hojas en edad intermedia, por su parte, son menos duras que las maduras, de color verde claro, siendo las cabezuelas de sus tricomas de color café claro.

Las causas de la variación morfológica en W. urens no han sido estudiadas, aunque posiblemente, los factores físicos (humedad, temperatura y viento) pueden ser importantes presiones que actúan en la variabilidad morfológica de algunas estructuras de esta especie. W. urens es una planta típica de vegetaciones sucesionales o secundarias que se enfrenta a un ambiente cambiante. La variabilidad morfológica probablemente representa una forma de respuesta frente a un medio impredecible en tiempo y espacio, lo cual permite a esta especie sobrevivir en lugares muy perturbados.

DENSIDAD POBLACIONAL Y ESTRUCTURA DE TAMAÑOS.

Para estudiar la densidad poblacional y la estructura de tamaños de W. urens se utilizó un cuadro de 20 por 30 m en dos zonas del Pedregal de San Angel, seleccionando los lugares menos perturbados y con mayor densidad dentro de la zona, tomando en cuenta sólo a los individuos mayores a los 10 cm.

Los resultados obtenidos se encuentran señalados en la Figura 4.2. El sitio de estudio permanente está designado con el número 1 (n=125), mientras que el sitio 2, con el doble de densidad (n=249), está ubicado al E del Jardín Botánico Exterior dentro de la zona II del Pedregal (cf. Figura 3.3) y sólo fue utilizado para este objeto.

En ambos sitios es posible observar que existen dos categorías de tamaño predominantes. La primera de 10 cm a 1.2 m y la segunda de 1.2 m en adelante. Dentro de la primera categoría se encuentran alrededor del 65 % del total de plantas, en tanto que los individuos mayores a los 2.6 m son muy escasos. Las dos categorías corresponden dentro de una posible curva de sobrevivencia a dos fases. La primera de ellas, crítica, donde la mortalidad es muy acelerada, y la segunda fase, más o menos estable posterior a los 1.2 m, donde las probabilidades de sobrevivencia son más altas. Esta última tendencia se observa más estable en el sitio 1, puesto que en el 2 existe una reducción constante en la frecuencia al pasar de una categoría de tamaños a otra. Datos adicionales señalan que el tamaño mínimo al cual un individuo de W. urens es capaz de reproducirse es de 1.3 m.

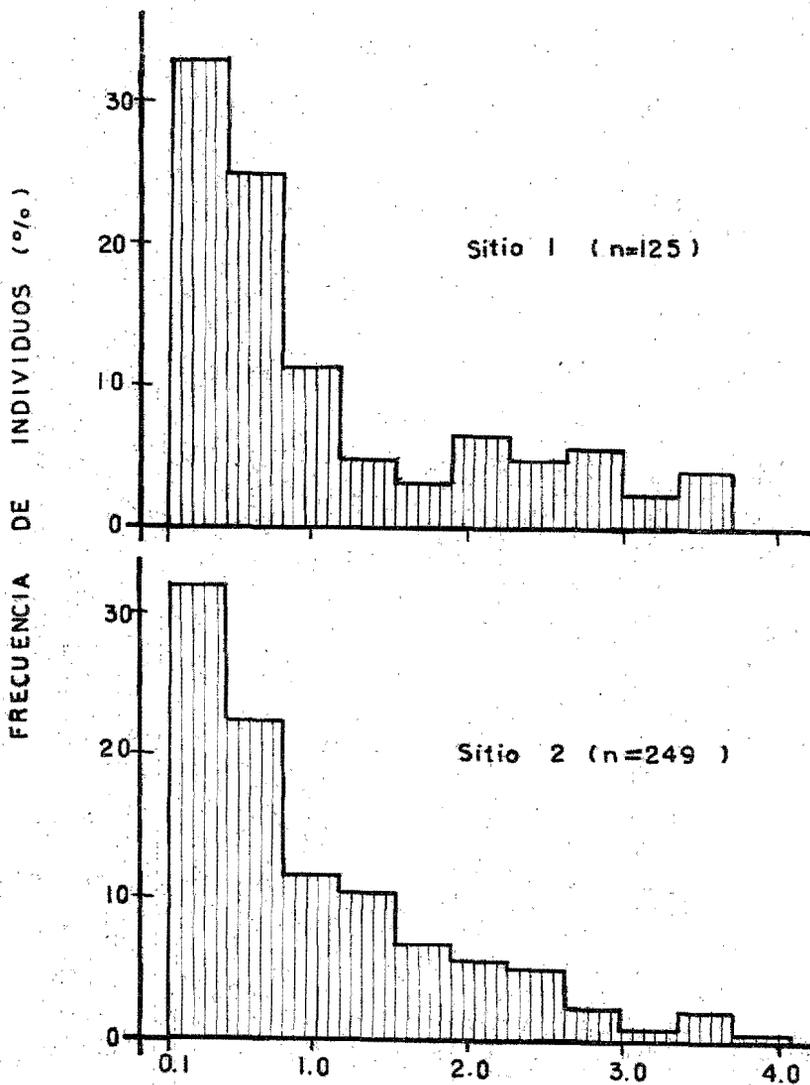


Figura 4.1. Distribución de frecuencias de tamaños de los individuos de *W. urens* con una altura mínima de 10 cm , en dos sitios del Fedregal de San Angel.

CAPITULO V
HISTORIA NATURAL DE LOS
HERBIVOROS DE w. urens.

HISTORIA NATURAL DE LOS INSECTOS HERBIVOROS DE Wigandia urens

W. urens es un recurso utilizado por varias especies de insectos dentro del Pedregal de San Angel, ya sea como alimento de todos o de alguno de sus estados de desarrollo, o como espacio físico donde encuentran alimento o abrigo (p. ej. depredadores o visitantes ocasionales). Excluyendo a los insectos asociados a sus flores, frutos y raíces, en esta planta se han registrado 17 especies en sus hojas (Carbajal, 1975), sin embargo, en base a observaciones de campo llevadas a cabo en el periodo comprendido entre abril y diciembre de 1985, este espectro resultó ser más amplio. Varias especies más de insectos se encontraron sobre las hojas en determinada estación del año, entre las que se encuentran tres especies de Orthoptera y varias especies no identificadas de Lepidoptera y Homoptera, sin considerar los parasitoides de las larvas de los lepidópteros, todo lo cual refleja un panorama complejo de las interacciones que tienen como base a W. urens.

En la Tabla 5.1 se enlistan los herbivoros que atacan a esta especie dentro del Pedregal de San Angel, todos los los cuales son insectos. De acuerdo a los niveles de daño que provocan a la planta, así como a su abundancia y relación que guardan con esta, los herbivoros más importantes de esta especie son: Sphenarium histrio Gerstaecker (Orthoptera: Acrididae, Acridinae), Lophoceramia pyrha (Druce) (Lepidoptera: Noctuidae, Noctuinae), Collaria sp. (Hemiptera: Miridae), Sphinx lugens Walk. (Lepidoptera: Sphingidae), Autographa biloba (Steph.) (Lepidoptera: Noctuidae, Phytometrinae), Baratra configurata Walker (Lepidoptera: Noctuidae, Hadeninae), Myzus persicae (Sulzer) (Homoptera: Membracidae), Ichthyotettix mexicanus (Saussure) (Orthoptera: Acrididae, Acridinae) y Liriomyza sp. (Diptera: Agromyzidae) en ese orden de importancia, cuya estacionalidad está señalada en la Figura 5.1. Los datos de la historia natural de estas especies basados en observaciones de campo realizadas mediante visitas continuas al sitio de estudio en el periodo comprendido entre abril y diciembre de 1985, y en la literatura disponible se exponen a continuación y tienen por objeto el conocimiento básico de su biología, conducta y estacionalidad que facilite el estudio de estos organismos en investigaciones posteriores.

Sphenarium histrio GERSTAECKER.

S. histrio es un ortoptero acridido aptero que presenta gran variación individual en el tamaño y la cantidad de marcas (Hebard, 1932), así como en el patrón de coloración, puesto que puede ser de color verde, negro o café. Presenta dimorfismo sexual incipiente. Las hembras miden 2.0-2.7 cm de largo, incluyendo la cabeza, por 0.75-0.98 cm en la parte más ancha del abdomen, mientras que los machos miden 2.2 cm de largo por 0.7 cm

Tabla 5.1 Lista taxonómica de los herbívoros de W. urens en el Pedregal de San Angel.

ORDEN	ESPECIES
ORTHOPTERA	<u>Sphenarium histrio</u> Gerstaecker (Acrididae, Acridinae)
	<u>Ichthyotettix mexicanus</u> Saussure (Acrididae, Acridinae)
	<u>Oecanthus pos. niveus</u> (DeGeer) (Grillidae, Oecanthinae)
HEMIPTERA	<u>Collaria</u> sp. (Miridae)
HOMOPTERA	<u>Aconopora pallescens</u> Stal. (Membracidae)
	<u>Graphocephala</u> sp. (Cicadellidae) *
	<u>Myzus persicae</u> (Sulzer) (Aphididae)
	<u>Aphis gossypii</u> (Glover) (Aphididae) **
LEPIDOPTERA	<u>Sphinx lugens</u> Walk. (Sphingidae)
	<u>Baratra configurata</u> Walker (Noctuidae, Hadeninae)
	<u>Autographa biloba</u> (Steph.) (Noctuidae, Phytometrinae)
	<u>Lophoceramia pyrrrha</u> (Druce) (Noctuidae, Noctuinae)
LEPIDOPTERA	<u>Sabulodes matrona</u> Bruce (Geometridae)
DIPTERA	<u>Liriomyza</u> sp. (Agromyzidae)

* Registrado por Carbajal (1975)

** R. Peña (com. pers.)

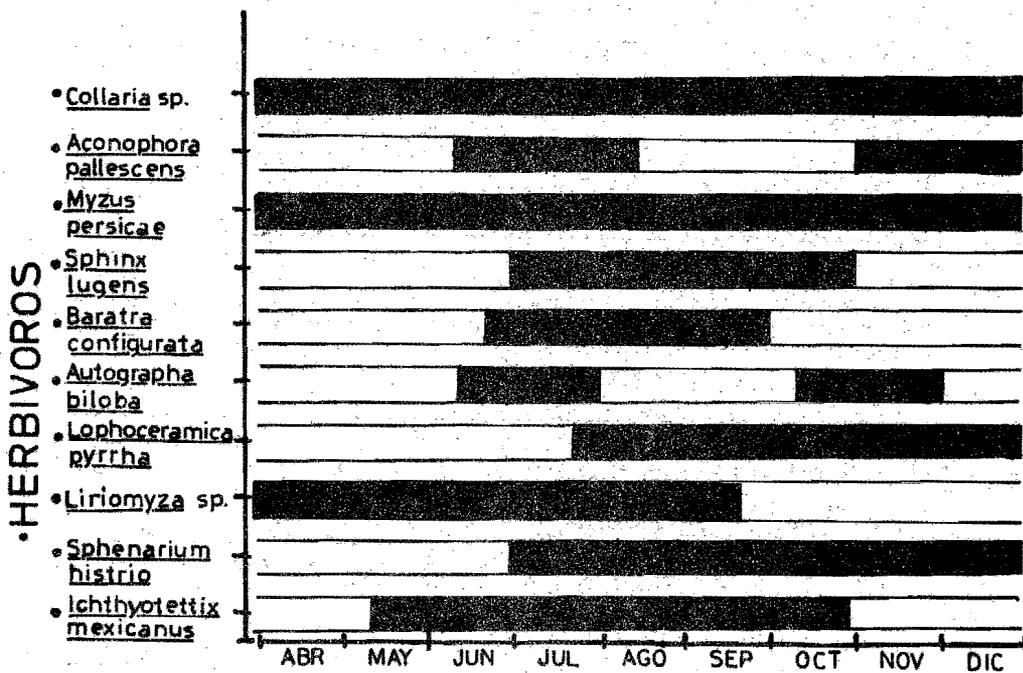


Figura 5.1. Periodos de actividad de los herbívoros de *W. urens* registrados en el Pedregal de San Angel durante 1985.

en la parte más ancha del abdomen.

Esta especie pudiera ser el herbívoro más importante dentro del Pedregal de San Angel dado su gran tamaño poblacional y el amplio rango de especies de las cuales se alimenta (más de doce especies de plantas en el Pedregal).

Las ninfas aparecen a principios de Julio, las cuales se desarrollan lentamente, en tanto los adultos desaparecen hasta finales de diciembre (Figura 5.1), no sin antes haber depositado sus huevecillos en el suelo, de los cuales emergen las ninfas hasta el siguiente verano.

Sus principales enemigos son las arañas que construyen sus trampas entre el follaje del Pedregal.

Ichthyotettix mexicanus (SAUSSURE).

I. mexicanus es un acridido poco abundante en el Pedregal de San Angel, el cual parece mantener una estrecha relación con W. urens. La mayoría de individuos encontrados dentro del Pedregal se encontraron mudando, descansando, copulando o alimentándose de esta planta. Son ortópteros de cuerpo suave, ápteros que presentan un marcado dimorfismo sexual. Las hembras miden 2.8-3.2 cm de largo por 0.45 cm de ancho, son de color verde claro y su abdomen está engrosado en la parte media del cuerpo y es angosto en su parte terminal donde destacan sus grandes valvas del ovipositor. Los machos son pequeños, miden 1.7-2.0 cm de largo por 0.27-0.31 cm de ancho, son de color café siendo la parte más notoria de su cuerpo el abultamiento en la parte terminal del abdomen.

Estos insectos son muy lentos, su salto es débil y torpe, por lo cual son capturados con facilidad. Individuos de esta especie se encontraron en mayo, junio, julio, agosto y octubre. Posiblemente su período de actividad abarque totalmente la temporada de lluvias (Figura 5.1). En cautiverio, las hembras de esta especie adhieren sus huevecillos sobre las paredes lisas de las cajas de plástico, por lo cual se sugiere que esta conducta también la pueden presentar en el campo, ovipositando en las superficies duras como tallos y rocas.

Collaria sp.

La especie de chinches del género Collaria que se encuentra viviendo y alimentándose sobre W. urens se caracteriza por su pequeño tamaño (4 mm de longitud como máximo), la coloración verde claro en todo su cuerpo, sus largas antenas y sus ojos de color rojo. Como todos los miridos, presentan cuneus, antenas y pico de cuatro artejos, así como hemielitros y alas posteriores más grandes que el resto del cuerpo (Borrór et al., 1976).

Collaria sp. se alimenta de los jugos de las hojas, las hembras ovipositan en el envés de éstas insertando sus huevecillos en el parénquima, muy cerca de las nervaduras central y secundarias (Carbajal, 1975). Se presentan todo el año, pero su mayor abundancia ocurre entre los meses de julio y octubre. Como ya se ha registrado, no se observaron ejemplares de esta especie en otras plantas a pesar que los adultos tienen la capacidad de volar. Tanto ninfas como adultos presentan gran movilidad, por lo que pueden pasar con gran rapidez de una hoja a otra a lo largo de toda la planta. Las observaciones de campo sugieren que prefieren a las hojas jóvenes más que a las maduras, encontrándoseles difícilmente en plantas jóvenes con menos de 0.5 m de altura.

Estos miridos son atacados por una chinche depredadora estrechamente relacionada con la planta, Metapterus sp. (Hemiptera: Ploiaridae), la cual se presenta en casi todo el año.

Aconophora pallescens STAL.

A. pallescens, como todos los membrácidos, se distingue por su cabeza en posición vertical, las antenas por debajo de los ojos, su gran pronotum que cubre la cabeza y que se extiende hacia atrás cubriendo gran parte de sus alas (Borrer et al., 1976). Esta especie mide 7 mm de longitud desde el vértice del pronotum hasta la punta de sus alas, es de color café y su pronotum es de forma cónica con el vértice dirigido hacia adelante, sobrepasando la cabeza, y hacia atrás cubriendo tres cuartas partes del abdomen. Presenta dos generaciones al año, que en 1985 abarcaron, la primera de junio a agosto, y la siguiente, de noviembre a enero del siguiente año (Figura 5.1). Las hembras depositan sus huevecillos en grupos de 50 a 60 en el pecíolo, nervadura central de las hojas y de los tallos, cubriéndolos con una sustancia blanca espumosa (Carbajal, 1975).

El daño producido por A. pallescens a las hojas de W. urens es reconocido por las manchas café a manera de costras, que se presentan en las nervaduras. Este membrácido se ha encontrado alimentándose únicamente de individuos de W. urens mayores a 1.5 m de altura, llegando a constituir grandes colonias en un sólo individuo.

Myzus persicae (SULZER).

Los áfidos son reconocidos por su cuerpo pequeño, suave y en forma de pera, con su cabeza pequeña con delgadas y largas antenas; presentan un par de tubos proyectados por detrás del abdomen llamados cornículos (Borrer et al., 1976). M. persicae es un áfido que en el Pedregal de San Angel se alimenta de las hojas de W. urens, aunque es ampliamente conocida su naturaleza polífaga, pues se ha encontrado alimentándose de plantas de más

de veinte familias, siendo una especie importante por ser transmisor de aproximadamente 120 tipos de virus diferentes a las plantas cultivadas (R. Peña, comunicación personal). Las características distintivas de esta especie son la frente acanalada con tubérculos antenales convergentes, sus cornículos ligeramente ensanchados en su tercio apical, y una placa central esclerotizada en el dorso abdominal de las formas aladas (R. Peña, comunicación personal). Hiden 1.8-2.5 mm de largo en su forma adulta, son de color verde, café claro o café oscuro, con cornículos tan largos como la quinta parte de la longitud de su cuerpo.

Los áfidos de esta especie se presentaron en el Pedregal los nueve meses de estudio (ver Figura 5.1), encontrándose tanto en individuos jóvenes como adultos de W. urens.

En enero y febrero de 1981 R. Peña (comunicación personal) encontró varias plantas de W. urens dentro del Pedregal cubiertas por una densa infestación de Aphis gossypii (Glover), la cual es una especie de afido asociada con hormigas, sin embargo, ningún insecto de esta especie fue colectado durante las visitas al sitio durante 1985.

Los depredadores principales de M. persicae dentro del Pedregal son larvas y adultos de una especie no identificada de neuropteros (observación personal) y de larvas de una especie de dípteros del género Baccha (Syrphidae) (Carbajal, 1975).

Sphinx lugens WALK.

Las larvas de Sphinx lugens, como las de todos los esfingidos, son reconocidas fácilmente por la presencia de un cuerno conspicuo sobre la superficie dorsal del octavo segmento abdominal; sus larvas pupan en la tierra, formando una pupa parecida a un "Jarro" cuya proboscis asemeja a un asa. Los huevos de esta especie son depositados de manera aislada, generalmente en el envés de las hojas, son de forma esférica de 1.5 mm de diámetro y de color verde claro. El color verde de las larvas de los tres primeros estadios y de los huevecillos parece cumplir una función de escape, al confundir su color con el de las hojas de la planta, en tanto que las larvas de los dos estadios restantes presentan una mancha circular en el dorso que cubre los segmentos del tórax que posiblemente ahuyenta a las aves depredadoras. El papel de estas manchas ya ha sido discutida por varios autores en algunos insectos (p. ej. Tinbergen, 1977).

S. lugens pasa todo su desarrollo larvario sobre las hojas de W. urens, sus larvas en el campo se alimentan únicamente de esta planta (Beutelpacher, 1972), por lo que es seguro que es monófaga, tal como parece ser la característica de toda la familia Sphingidae (Janzen, 1983). Las larvas de esta especie se encuentran la mayor parte del tiempo descansando sobre la nervadura central en el envés de las hojas de las plantas adultas de más de 1.0 m de altura, hallándoseles en el campo desde junio

hasta octubre (Figura 5.1). Aparentemente no tienen problemas al encontrarse con hojas hispidas, pues su cutícula es tan rígida que los tricomas urticantes no penetran en su cuerpo. Sin embargo, las secreciones de estos tricomas son letales para Sphinx lugens, pues al pinchar artificialmente el cuerpo de una larva del cuarto estadio con un tricoma, ésta dejó de comer y murió a los dos días.

Las larvas de esta especie son muy voraces dado el tamaño que presentan en los últimos estadios, que va de los 4 a los 7 cm de longitud.

Baratra configurata WALKER.

Las larvas de B. configurata son de color verde el cual adquiere diferentes matices de acuerdo al estadio de desarrollo en el que se encuentre, pudiendo presentar líneas dorsales y laterales de color blanco, gris, café o verde, y alcanzar una longitud de 3.5 cm durante el quinto estadio. Los huevecillos de esta especie tienen forma de cúpula y miden cerca de 0.5 mm tanto de altura como de diámetro en su base presentando un color verde blanquecino con dos anillos de color café rojizo. Las mariposas los depositan en grupos sobre el haz de las hojas, por lo que las larvas del primer estadio se encuentran reunidas en la misma hoja de la que se alimentan, pero posteriormente se distribuyen por todas las hojas de la planta (Carbajal, 1975). Esta conducta parece estar asociada con la voracidad de las larvas de estadios posteriores, pues si dos larvas se encuentran en la misma hoja una de ellas puede devorar a la otra, tal como se ha visto en laboratorio. En el campo, la mayoría de las larvas de B. configurata se encontraron alimentándose sólo de las hojas jóvenes y yemas foliares de individuos de W. urens con una altura menor a 1.5 m, generalmente en los sitios más perturbados del Pedregal, durante la temporada comprendida entre los meses de junio a septiembre (Figura 5.1).

Autographa biloba (STEPHENS).

Las larvas de A. biloba son de color verde transparente, con cabeza cuyo patrón de coloración varía de un estadio a otro, siendo de color negro en el primer estadio, verde claro en el segundo, con manchas grises en el tercero, y con genas de color oscuro en los dos últimos estadios. Llegan a alcanzar hasta 2.7 cm de longitud como máximo. Los huevecillos son de color verde con costillas que van desde la base al micropilo y tienen un tamaño de 0.5 mm de diámetro por 0.3 mm de altura (Carbajal, 1975). Las pupas de esta especie se les encuentra en el haz o envés de las hojas de W. urens, cubiertas por un capullo.

A. biloba presenta dos generaciones al año, una de junio hasta principios de agosto y otra que cubre los meses de octubre

y noviembre (Figura 5.1). Las mariposas de esta especie depositan sus huevecillos de una forma aislada en el envés de las hojas. Las larvas permanecen en la planta durante todo su desarrollo y, en el campo, sólo se les encontró alimentándose en el envés de hojas jóvenes hispidas de individuos de W. urens menores a los 0.6 m de altura en las partes más perturbadas del Pedregal, conviviendo a veces con B. configurata.

A. biloba es atacada por dos especies de parasitoides no identificados que se observaron pupando en larvas del quinto estadio de la segunda generación, un díptero de la familia Tachinidae de 1.2 cm de largo, cuya pupa se alberga dentro de la larva huésped, y una avispa de la familia Braconidae de 1 mm de largo, la cual en número de 400 a 500 individuos, ocupan todo el volumen de la larva huésped.

Lophoceramica pyrrha (DRUCH).

Las larvas de todos los estadios de L. pyrrha presentan un cuerpo de color café claro con líneas blancas delgadas en posición dorsal, laterodorsal y lateroventral, así como franjas de color naranja en posición laterodorsal y lateroventral con una cabeza lisa de color café. Se han registrado cinco estadios para esta especie (Carbajal, 1975), aunque al parecer, bajo diferentes circunstancias el número de estadios puede oscilar entre tres y siete. Los huevos de esta especie son depositados en número de 125 a 160 cubiertos por un material de apariencia de algodón en el envés de las hojas, cubriendo un área de 1.0-1.2 cm de diámetro, cuando eclosionan se mantienen reunidas durante casi todo el desarrollo larvario.

L. pyrrha presenta posiblemente dos generaciones al año, las cuales se sobrelapan a finales de septiembre. Su ciclo en 1985 inició a finales de Julio y terminó a principios de diciembre (Figura 5.1).

Las larvas se caracterizan por vivir durante el día en el interior de las hojas enrolladas con seda, y no es sino hasta la noche que salen a alimentarse del follaje, pues siempre prefieren estar lejos de la luz. Se alimentan de los meristemas y del tejido de las hojas, dejando intactas las nervaduras, haciéndolo generalmente por el haz de las hojas. La capacidad de producir seda, sobre todo en las larvas de los primeros estadios, les permite formar una cama de seda sobre los tricomas glandulares del envés de las hojas, evitando así el contacto con las sustancias mucilaginosas que éstos producen.

Esta especie es muy abundante en el Pedregal, y en ocasiones, cuando varias colonias se encuentran sobre un individuo adulto de W. urens, las larvas pueden consumir todas sus hojas. En 1969 y 1970 las posturas de L. pyrrha no eran abundantes en el Pedregal de San Angel (Carbajal, 1975), sin embargo, actualmente éstas no son escasas y son fácilmente

distinguibles por su color blanco que contrasta con el fondo verde de la hoja y por su tamaño. Esto sugiere un incremento en la población de esta especie desde esos años a la fecha.

Las larvas de esta especie en el campo se encuentran casi exclusivamente sobre W. urens, aunque en el período de estudio se pudieron observar sus larvas sobre plantas adultas de Buddleia cordata (Loganiaceae). Se encuentran en plantas de todos tamaños, excepto en plantas con una talla menor a 0.5 m.

Las larvas de L. pyrrha son atacadas por un himenóptero parasitoide de la familia Braconidae dentro del Pedregal.

Liriomyza sp.

Las larvas de una especie de moscas del género Liriomyza son los únicos minadores de las hojas de W. urens dentro del Pedregal de San Angel. El adulto mide 1.8 mm de longitud, es de color oscuro, tiene una cabeza de color negro con antenas negras y ojos de color gris oscuro; el tórax y el abdomen presentan lateralmente una franja angosta de color amarillo limón, las alas son transparentes con pelos en los bordes superiores, los balancines son de color amarillo limón. Las larvas del último estadio miden 3 mm de largo, son ápodas y acéfalas, de cuerpo vermiforme de color blanco amarillento con el aparato bucal de color negro.

Probablemente esta mosca presenta más de dos generaciones al año (Carbajal, 1975). Las minas provocadas por sus larvas se observaron los primeros cinco meses de observaciones (abril a agosto), siendo raras a partir de la segunda mitad de septiembre (Figura 5.1). Las hembras depositan sus huevecillos en el parénquima de la planta, insertando su aparato ovipositor. Las larvas se nutren del tejido foliar dejando a su paso los túneles o minas, los cuales se aprecian fácilmente en las hojas. Se ignora el grado de especificidad de esta especie hacia W. urens, aunque se conoce una especie de Liriomyza minadora de Senecio praecox (Compositae) (Lechuga, 1971) y otra de Echeverria (Crassulaceae) (L. munda; J. Soberón, comunicación personal), las cuales posiblemente sean especies diferentes.

CAPITULO VI

VARIABILIDAD DE LAS CARACTERISTICAS FOLIARES
DE W. urens Y SU RELACION CON LA DIVERSIDAD DE
HERBIVOROS Y LAS TASAS DE HERBIVORIA.

VARIABILIDAD DE LAS CARACTERISTICAS FOLIARES
DE Wigandia urens Y SU RELACION CON LA DIVERSIDAD
DE HERBIVOROS Y LAS TASAS DE HERBIVORIA.

INTRODUCCION.

En los estudios sobre interacciones entre herbivoros y plantas se han documentado diferentes mecanismos de defensa que juegan el papel de conformar barreras en contra de los herbivoros, favoreciendo la sobrevivencia o reproduccion de las plantas. Entre estos mecanismos se pueden mencionar mecanismos de defensa quimicos (por metabolitos secundarios), fisicos (tricomas, dureza foliar, espinas, etc.) y biologicos (p. ej. asociaciones mutualisticas).

La pubescencia puede asociarse como un tipo efectivo de defensa antiherbivoro (Levin, 1973), aunque ciertos estudios muestran que en algunos casos, puede estar correlacionada con un mayor dafio, de modo que se ha sugerido que la pubescencia puede ser una caracteristica para identificar hojas y plantas pobremente defendidas (Coley, 1983a).

Becerra & Ezcurra (1986), a partir de estudios biogeograficos y muestreos en el campo, encontraron que dentro del genero Arbutus (Ericaceae) existen formas con tricomas glandulares y no glandulares, pertenecientes a una sola especie polimorfica en el cual el caracter glandular es mantenido por herbivorfa diferencial.

Por otra parte, la edad de la hoja es uno de los atributos más importantes que afecta el uso de las plantas por herbivoros, ya que con la edad las hojas cambian área, color, dureza superficial, espesor, concentración de nitrógeno, taninos y algunos aminoácidos, así como sustancias quimicas que actúan como atrayentes, toxinas, fagoestimulantes o repelentes (Feeny, 1976; Rhoades & Cates, 1976; Rhoades, 1979; Scriber & Slansky, 1981; Crawley, 1983). En general, las hojas jóvenes y yemas presentan una mayor concentración de ciertos nutrimentos (nitrógeno, por ejemplo) que las maduras (Feeny, 1976) y se encuentran menos defendidas quimica y fisicamente que las de mayor edad (Rhoades & Cates, 1976). Estas diferencias determinan que la mayoría de los herbivoros prefieran hojas jóvenes (Feeny, 1970; Cates & Rhoades, 1977; Coley, 1980, 1982, 1983a, b; Wint, 1983; Dirzo, 1984; Lowman, 1985; Bryant et al., 1985) ya que estas favorecen una mayor sobrevivencia, un mayor crecimiento y un potencial reproductivo más alto (Raupp & Denno, 1983).

Entre los factores que influyen en la calidad del alimento para los herbivoros se encuentran las proteínas (nitrógeno) y agua, de los cuales el primero parece ser el factor más

importante, ya que éste es un elemento crítico en el crecimiento de todos los organismos debido al papel central que éste tiene tanto en la estructura celular como en el material genético (White, 1978; Mattson, 1980), pero debido a su escasez en las plantas, los herbívoros han evolucionado adaptaciones conductuales, morfológicas y fisiológicas para utilizar el nitrógeno disponible en sus plantas huéspedes (Mattson, 1980). Se sabe que un amplio rango de insectos fitófagos y ácaros sobreviven mejor, se desarrollan más rápido o presentan una alta fecundidad con altos niveles de nitrógeno (Slansky & Feeny, 1977; Scriber & Feeny, 1979; McClure, 1980), además el contenido de éste en las hojas está correlacionado con la selección del alimento de los herbívoros en el campo (Milton, 1979; McClure, 1980).

El agua es otro factor importante que influye en la calidad del alimento para los herbívoros (Scriber, 1977; Reese & Beck, 1978). Scriber (1977) demostró que la desecación sufrida por las hojas de un árbol puede reducir marcadamente el crecimiento larvario. Sin embargo, en la mayoría de los casos es difícil distinguir el efecto del nitrógeno y del agua por separado debido a que en muchos casos existe una correlación positiva entre ambos factores (Slansky & Feeny, 1977; Scriber & Feeny, 1979; McClure, 1980) así como con las tasas de crecimiento larvario para varios órdenes de insectos (Slansky & Feeny, 1977; Scriber & Feeny, 1979; McClure, 1980) y los niveles de daño en árboles tropicales (Coley, 1980a).

El fósforo es otro factor que influye en la calidad del alimento. Sweetman (1938, en Wigglesworth, 1972) encontró que el crecimiento de las larvas de Tribolium (Coleoptera) decae si el contenido de fósforo en el folio es menor al 0.1%.

Por otra parte se sabe que los compuestos secundarios afectan la disponibilidad de nitrógeno para los herbívoros, ya que algunos de éstos pueden formar complejos químicos con proteínas que reducen las posibilidades de utilización para los insectos herbívoros (Rhoades & Cates, 1976; Cates & Rhoades, 1977; Rosenthal & Janzen, 1979). Este tipo de compuestos y otros que reducen la digestibilidad del follaje, tales como sílice, lignina, resinas, taninos, ceras y fibras, se incrementan con la edad foliar, de modo que cuando las hojas maduran presentan menor contenido de proteínas (Scriber & Slansky, 1981).

Al parecer, la selectividad que tienen los herbívoros sobre las características de las plantas que varían en tiempo y en espacio es demostrado por la distribución que éstos presentan sobre su planta huésped (Raupp & Denno, 1983). El contenido de nutrimentos y metabolitos secundarios puede variar en vías predecibles, y para muchos herbívoros su distribución espacial y temporal refleja los patrones de distribución de nutrimentos y compuestos secundarios del huésped (Feeny, 1970, 1976; Ikeda et al., 1977; Denno et al., 1980; Haukioja, 1980; Rhoades, 1983).

Por otra parte, las características foliares pueden estar

estrechamente relacionadas con una respuesta de la planta frente a las condiciones del medio ambiente físico. Se ha visto que la fertilidad, textura, composición y humedad del suelo influye en la adecuación de las poblaciones de *Diaspididae* que se alimentan de la cicuta (McClure, 1980). Por otra parte la pubescencia, independientemente de su función antiherbívoro, puede tener una función termorregulatoria en plantas que crecen en un ambiente totalmente seco, evitando la pérdida de agua de modo que la fotosíntesis se lleve a cabo dentro de los niveles óptimos para estas (Ehleringer, 1982).

De esta manera uno de los aspectos más importantes para establecer las características de la interacción entre *W. urens* y sus herbívoros defoliadores es conocer la variabilidad espacial y temporal de las características tanto físicas como químicas de las hojas de la planta y la relación que guarda ésta con la diversidad de herbívoros y las tasas de herbivoría detectadas en el campo. Estas relaciones pueden reflejar las preferencias alimenticias de los herbívoros en el medio natural.

W. urens presenta tricomas urticantes en sus hojas bajo ciertas condiciones, cuya densidad varía de una a otra, de modo que coexisten dentro de una población y aún en un mismo individuo tanto hojas hispidas como lisas, por lo que en este capítulo se pretende conocer el papel de la edad y de las características físicas (pubescencia) y químicas (bromatológicas y de compuestos secundarios) de las hojas en la dinámica de la interacción entre W. urens y sus herbívoros.

MATERIALES Y METODOS.

1. Variación en la pubescencia y en la diversidad de herbívoros.

Con el fin de determinar el grado de variación en la proporción hojas hispidas y lisas en la población de *W. urens*, se evaluó la razón existente entre ambos tipos de hojas calculado de la siguiente manera:

RAZON H/L = (número de hojas hispidas)/(número de hojas lisas)

Para ello se realizó de manera preliminar un censo en el sitio de observación permanente el 25 de abril de 1985, registrando la pubescencia (hispida o lisa) de la primera hoja joven intermedia y madura, partiendo de la parte distal, de todas las ramas de los individuos mayores a 10 cm de *W. urens* presentes en un cuadro de 20 X 30 m. Siete meses después, el 1 de octubre y el 14 de noviembre, se volvió a evaluar la razón H/L. Adicionalmente se determinaron las preferencias de "asentamiento" que tienen los herbívoros de esta planta por diferentes tipos de hojas en función de la edad y pubescencia de éstas de acuerdo a la siguiente fórmula:

Preferencia relativa por la hoja tipo A = (número de registros de presencia del herbívoro en la hoja tipo A)/(disponibilidad relativa de la hoja tipo A)

siendo la disponibilidad relativa el número de hojas de un tipo encontradas en el campo con base en un muestreo aleatorio.

Con el objeto de evaluar también la variación espacial y temporal de la razón H/L y de la diversidad de herbívoros asociada a ésta, se realizaron muestreos aleatorios de hojas de *W. urens* tanto en el interior del Pedregal como en sus límites (i.e. el borde), ya que estos sitios tienen entre sí diferencias físicas muy notorias, entre los que se cuenta la mayor profundidad de suelo y un mayor nivel de perturbación en los límites. Para el muestreo de cada una de estas dos temporadas (1 de octubre y 14 de noviembre) se trazaron tres transectos de 25 m en cada zona (interior y borde) tomándose en cada uno de ellos cuatro puntos al azar a partir de los cuales se escogieron los individuos más cercanos en cada cuadrante (es decir, cuatro por punto). A cada individuo seleccionado se le tomó al azar una rama donde se escogieron, a su vez, seis hojas aleatoriamente. Por cada hoja muestreada se registró edad, pubescencia y presencia de cada especie de herbívoro presente en la hoja. Los muestreos se llevaron a cabo en las dos temporadas sobre los mismos transectos trazados para evitar un efecto diferencial del ambiente circundante. Los datos fueron procesados para obtener la razón H/L para cada zona, temporada y edad de hoja, relacionándolos con los datos de precipitación pluvial (registrados en el Observatorio Meteorológico del Colegio de Geografía, dependiente de la Facultad de Filosofía y Letras de la U.N.A.M., ubicado a 1 Km al N del Pedregal de San Angel), y la

diversidad de herbívoros asociados, calculada por el índice de Shannon-Wiener (Zar, 1974; Krebs, 1978). Por otro lado, se calcularon las preferencias de alimentación de los herbívoros en el campo para hojas con diferente pubescencia y edad, controlando la disponibilidad de cada tipo de hoja en el Pedregal (ver Cates & Rhoades, 1977). Los índices de diversidad fueron comparados con una prueba de t para comparar dos muestras (Zar, 1974).

2. Tasas de herbivoría y producción foliar.

Para determinar las tasas de herbivoría en hojas tanto hispidas como lisas de *W. urens* y la producción foliar de esta planta, se marcaron cuatro cohortes de hojas de cada tipo constituidas, de acuerdo a su disponibilidad por 36-61 hojas seleccionadas al azar dentro del sitio de estudio permanente, durante el período de julio a diciembre de 1985. Las hojas marcadas debían de ser jóvenes (de 7 cm de longitud aproximadamente) y completamente extendidas (excepto cohorte D), y encontrarse sin daño previo alguno. Las cohortes fueron marcadas en las siguientes fechas: cohorte A, 24 de Julio; B, 3 de octubre; y C y D, 10 y 11 de noviembre respectivamente. Las hojas de la cohorte D fueron marcadas antes de que se extendieran completamente (de 3 cm de largo aproximadamente). Otra cohorte, la 0, fue marcada el 25 de abril y fue utilizada únicamente para conocer de manera preliminar producción foliar, y estuvo constituida por una muestra de 144 hojas.

El daño fue medido cada 8-30 días, para lo cual se utilizó un acetato con puntos marcados regularmente cada 5 mm simulando un medidor de áreas foliares con el cual se obtuvo un porcentaje de daño de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$\% \text{ DAÑO} = (\text{número de puntos localizados en área dañada}) / (\text{número de puntos cubiertos por la hoja completa}) \times 100$$

A partir de la cual se obtuvieron las tasas de herbivoría (T.H.) con:

$$T.H. = (\% \text{ DAÑO}) / (\text{período de tiempo en días})$$

La producción foliar se midió contando el número de hojas completamente extendidas presentes después de la hoja marcada dentro de una rama.

3. Composición nutricional y aleloquímica de las hojas.

A. Compuestos secundarios.

En el análisis de metabolitos secundarios se siguieron técnicas estándar cualitativas (basadas en Domínguez, 1973) para detectar presencia o ausencia de éstos (terpenos y esteroides, flavonoides, fenoles, glucósidos, alcaloides y saponinas)

en extractos hexánico y metanólico de una muestra homogénea de varias hojas de edad intermedia por cada categoría de pubescencia (hispidas y lisas) colectadas en

diciembre de 1985 y enero de 1986 (ver Apéndice A para consultar las técnicas específicas para cada metabolito secundario).

Los extractos se obtuvieron por arrastre utilizando dos disolventes con diferente polaridad (hexano y alcohol metílico), los cuales disuelven compuestos diferentes de acuerdo a su naturaleza química. Para este fin 50 g de hojas secas y molidas de cada tipo se sometieron a extracción por arrastre de vapor durante 24 horas, primero con hexano y posteriormente con alcohol metílico, dentro de un extractor de Soxhlet conectado a una columna refrigerante. Se hicieron tres cambios de disolvente en un rotavapor, los cuales una vez secos se pesaron para obtener el rendimiento como una estimación de la concentración de los compuestos.

B. Contenido de agua.

Para la determinación del contenido absoluto (CAA) y relativo de agua, éste último también llamado turgencia relativa (TR), se colectaron 12 hojas completas y sin pecíolos de cada una de las siguientes categorías: jóvenes lisas, intermedias lisas, maduras lisas e intermedias hispidas. Se les pesó en fresco y después se sometieron a hidratación hasta saturación durante 9 horas para pesarlas nuevamente. Por último se obtuvo su peso seco después de someterlas a 40°C durante 48 horas. La TR se obtuvo con la siguiente fórmula (Barrs & Weatherley, 1962; Hellmuth, 1970):

$$RT = (pf - ps)(100) / (psat - ps)$$

En tanto, el CAA se calculó con:

$$CAA = (pf - ps)(100) / (pf)$$

donde pf es peso fresco inicial, ps es peso fresco, y psat es peso fresco saturado.

Para completar la información del CAA en hojas intermedias hispidas y lisas de W. urens, se utilizaron muestras de hojas intermedias colectadas cada 3-7 días, durante el período comprendido entre el 7 de diciembre de 1985 y el 27 de enero de 1986 (paralelamente a los cultivos individuales de L. pyrrha; ver capítulo VIII).

C. Nitrógeno y fósforo.

El contenido de nitrógeno (como estimación del contenido proteínico de la planta) y de fósforo, se determinó en las muestras de hojas de edad intermedia hispidas y lisas colectadas cada 3-7 días durante el período comprendido entre el 7 de diciembre de 1985 y el 27 de enero de 1986 (paralelo a los cultivos individuales de L. pyrrha; ver capítulo VIII). Para ello se tomaron muestras de hojas secas y molidas para cada determinación midiendo nitrógeno y fósforo total por duplicado

usando el autoanalizador automático de nitrógeno de Technicon-II (1977a, b), cuya determinación de nitrógeno se basa en la técnica de Kjeldahl (ver McKenzie & Wallace, 1954).

RESULTADOS.

1. Variación en la pubescencia foliar.

En la Tabla 6.1 se muestra la variación de la razón H/L en cada categoría de edad foliar y en cada zona. Se encontró que este parámetro no es constante a lo largo del año, sino que varía estacionalmente ($x^2=266.82$, $P<0.001$, g.l.=2, en el interior; $x^2=154.88$, $P<0.001$, g.l.=1, en el borde, existiendo mayor número de hojas hispidas en los periodos de menor precipitación (Figura 6.1). Además se observa que sólo durante el muestreo del 14 de noviembre esta medida varía también de una zona a otra ($x^2=2.58$, $P>0.1$, g.l.=1, el 1 de octubre; $x^2=16.99$, $P<0.001$, g.l.=1, el 14 de noviembre) siendo este índice mayor en el borde del Pedregal.

Asimismo se muestra que la proporción de hojas hispidas varía diferencialmente de acuerdo a la edad foliar, siendo esta en el muestreo del 25 de abril mayor en hojas maduras, y en los muestreos del 14 de noviembre y 1 de octubre mayor en hojas jóvenes, debido probablemente a que el 25 de abril las hojas jóvenes aparecieron con las primeras lluvias y a que en los muestreos posteriores, fueron las jóvenes las que aparecieron en plena temporada seca (ver Figura 6.1).

Para explicar la variación en la razón H/L en función de la edad foliar, se puede considerar que las hojas jóvenes tienen 2-3 semanas de edad, las intermedias 4-5 y las maduras entre 6-8 semanas. Al relacionar la precipitación diaria promedio (ocurrida cuando las hojas muestreadas en las tres temporadas probablemente eran meristemáticas) con su H/L correspondiente (Tabla 6.2) se observa que cuando esta medida es mayor a 1.0, la precipitación promedio asociada es siempre menor a 0.2 mm/día, y cuando ésta es menor a 0.25, la precipitación promedio asociada es siempre mayor a 2.5 mm/día, siendo $r = -0.6851$ ($t=3.488$; $P<0.001$; $n = 9$) en el interior del Pedregal y $r = -0.8377$ ($t=3.046$; $P<0.001$; $n = 6$) en sus límites, con lo cual se establece más firmemente la relación inversa entre precipitación y razón H/L.

2. Variación en la diversidad de herbívoros.

En la Tabla 6.3 se presentan las especies de herbívoros más abundantes en el período octubre-noviembre de 1985, las cuales son Collaria sp., Sphenarium histrio, Myzus persicae y Lophoceramica pyrrha. Señala además que la diversidad de herbívoros varía espacialmente, siendo ésta mayor en los límites del Pedregal, aunque sólo se presentaron diferencias significativas en el muestreo realizado el 14 de noviembre ($t=5.637$; $P<0.001$; g.l.=290). Asimismo esta diversidad varía estacionalmente, siendo mayor en la temporada más húmeda (1 de octubre), aunque esta variación estacional sólo se presenta en el interior del Pedregal ($t=2.264$; $P<0.05$; g.l.=161), sin embargo se aprecia como en ambas zonas desaparecen varias especies registradas el 1 de octubre durante el muestreo del 14 de noviembre, como es el caso de Sphinx lugens y de los herbívoros

Tabla 6.1. Relación entre la precipitación acumulada en 8 semanas previas y la razón de hojas hispidas y lisas (H/L) de *Wigandia urens* en dos zonas (interior y borde) del Pedregal de San Angel, D.F. durante 1985. Los números entre paréntesis indican el tamaño de la muestra.

Precipitación* (mm)	Fecha del muestreo	INTERIOR					BORDE				
		J	I	M**	Σ	P	J	I	M	Σ	P
46.2	25 abril	0.91 (214)	1.61 (305)	1.39 (374)	1.31 (893)	<0.001	-	-	-	-	-
71.9	14 nov.	0.92 (54)	0.29 (74)	0.11 (160)	0.31 (288)	<0.001	3.00 (75)	1.75 (90)	0.72 (123)	1.53 (288)	<0.001
247.9	1 oct.	0.17 (69)	0.10 (106)	0.03 (113)	0.07 (288)	<0.01	0.09 (96)	0.11 (99)	0.25 (93)	0.12 (288)	n.s.

* Precipitación acumulada en las 8 semanas previas a la medición (corresponde a la edad de las hojas aproximadamente).

** Edad de las hojas: J = jóvenes; I = intermedias y M = maduras.

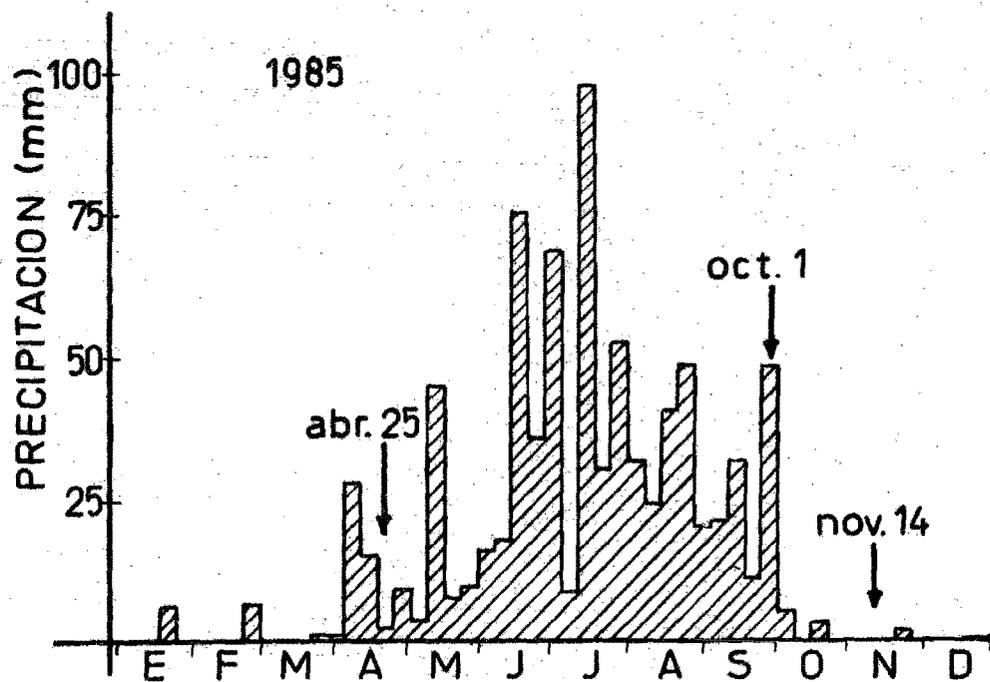


Figura 6.1. Precipitación semanal en el Pedregal de San Ángel durante 1985. Las flechas señalan los días de los cuales se llevaron a cabo los muestreos.

Tabla 6.2. Relación entre la precipitación diaria promedio y la razón entre hojas hispidas y lisas (H/L) en hojas de diferentes edades de Wigandia urens en dos zonas del Pedregal de San Angel. Los registros corresponden al año de 1985. Los números entre paréntesis indican el número de hojas muestreadas.

Período estimado*	Edad de las hojas	PDP**	H/L	
			Interior	Borde
CENSO 25 abril				
4 abril - 18 abril	Jóvenes	3.08 (14)	0.91 (214)	-
21 marzo - 4 abril	Intermedias	0.14 (14)	1.61 (305)	-
28 feb. - 21 marzo	Maduras	0.00 (21)	1.39 (374)	-
CENSO 1 octubre				
10 sept. - 24 sept.	Jóvenes	3.35 (14)	0.17 (54)	0.09 (75)
27 agos. - 10 sept.	Intermedias	2.50 (14)	0.10 (74)	0.11 (90)
13 agos. - 27 agos.	Maduras	5.12 (21)	0.03 (160)	0.25 (123)
CENSO 14 noviembre				
24 oct. - 7 nov.	Jóvenes	0.00 (14)	0.92 (69)	3.00 (96)
10 oct. - 24 oct.	Intermedias	0.17 (14)	0.29 (106)	1.75 (99)
19 sept. - 10 oct.	Maduras	3.03 (21)	0.11 (113)	0.72 (93)

* Es el período de tiempo en el cual las hojas probablemente iniciaban su desarrollo considerando una edad de 2 a 3 semanas para las hojas jóvenes, 4 a 5 para las hojas intermedias y de 6 a 8 semanas para las hojas maduras.

** Precipitación diaria promedio; ver Figura 6.1.

Tabla 6.3. Comparación de la diversidad de herbívoros de *Wigandia urens* en dos temporadas (1 de octubre y 14 de noviembre) y dos zonas (interior y borde) del Pedregal de San Angel en el año de 1985.

Especie	NUMERO DE REGISTROS			
	1 octubre		14 noviembre	
	Interior (n=288)	Borde (n=288)	Interior (n=288)	Borde (n=288)
<u>Collaria</u> sp.	83	127	142	90
<u>Sphenarium histrio</u>	5	44	8	25
<u>Myzus persicae</u>	4	1	7	19
<u>Lophoceramica pyrria</u>	4	10	-	1
Especie 1 (Homoptera)*	1	3	-	-
Especie 2 (Lepidoptera)	1	-	-	-
Especie 3 (Lepidoptera)	1	-	-	-
<u>Aconophora pallescens</u>	-	1	-	1
<u>Sphinx lugens</u>	-	1	-	-
Especie 4 (Homoptera)	-	1	-	-
TOTAL	99	188	157	136
Indice de diversidad**	0.303	0.408	0.166	0.405

* Especies desconocidas.

** Indice de Shannon-Wiener.

no identificados.

Al evaluar las preferencias de "asentamiento" en el campo de dos de los herbívoros más abundantes en el muestreo, se encontró que Collaria sp. prefiere asentarse sobre las hojas lisas de W. urens, así como también presenta mayor preferencia por las hojas jóvenes e intermedias que por las hojas maduras ($\chi^2=73.72$; $P<0.001$; g.l.=2; Figura 6.2), en tanto que M. persicae no presenta preferencias para asentarse en ningún tipo de hojas de diferente edad ($\chi^2=4.72$; $P>0.05$; g.l.=2) ni por hojas con diferente pubescencia ($\chi^2=1.73$; $P>0.1$; g.l.=1) (Figura 6.3).

Las preferencias de S. histrio no se estimaron debido a que la presencia de este herbívoro en una hoja no necesariamente refleja preferencia de alimentación, dada su gran movilidad por todas las hojas, y en el hecho de que gran parte de su tiempo lo utiliza en descansar, copular y asolearse.

3. Tasas de herbivoría y producción foliar.

Los resultados de los niveles de daño de diferentes cohortes de hojas de W. urens, cada una de las cuales está constituida por varias hojas que presentan aproximadamente la misma edad durante un periodo dado, muestran lo siguiente.

En general no existen diferencias significativas en el daño acumulado entre hojas hispidas y lisas, con la excepción de que en la cohorte A este parámetro es significativamente mayor en hojas hispidas ($t=2.99$; $P<0.01$; g.l.=82). En las cohortes restantes se observa que en cinco de siete casos posibles el daño acumulado tiende a ser mayor en hojas hispidas (Tabla 6.4).

En la Figura 6.4 se presentan las tasas de herbivoría presentes en las cuatro cohortes. En esta se encuentra que: a) las tasas de herbivoría son generalmente mayores en hojas hispidas cuando estas son jóvenes, excepto para la cohorte C, donde tal diferencia ocurre cuando las hojas son intermedias; b) cuando las hojas apenas son yemas foliares las tasas de herbivoría son muy bajas (0.01% de área foliar/día), tanto en hojas hispidas como lisas; c) de acuerdo con los datos de la cohorte B, las tasas de herbivoría de las hojas hispidas permanecen más o menos constantes después de pasar la etapa de yema, en tanto que en las hojas hispidas se incrementan ligeramente las tasas de herbivoría de acuerdo a su edad.

De acuerdo a la Figura 6.5 la tasa de producción foliar no guarda una relación clara con la tasa de herbivoría, puesto que del 10 al 25 de noviembre, mientras que la producción foliar aumenta, la tasa de herbivoría disminuye; sin embargo, del 24 de Julio al 8 de agosto W. urens presenta simultáneamente una tasa de producción foliar (Tabla 6.5) y de herbivoría relativamente altas (0.256% de área foliar/día).

Por otro lado, al comparar la producción foliar (Tabla 6.5)

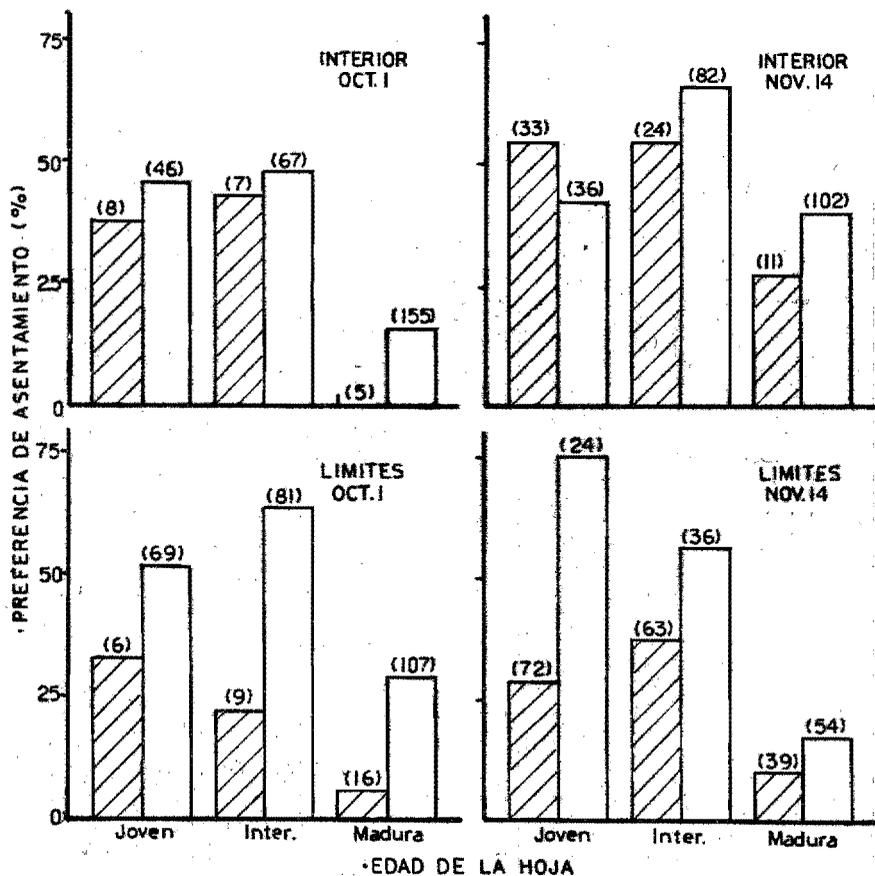


Figura 6.2. Preferencias de asentamiento de *Collaria* sp. en hojas hispadas (▨) y lisas (□) de diferente edad de *W. urens* según muestreos realizados en dos temporadas diferentes en el interior y límites del Pedregal de San Ángel durante 1985. Los números entre paréntesis indican el número de hojas muestreadas en cada categoría.



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

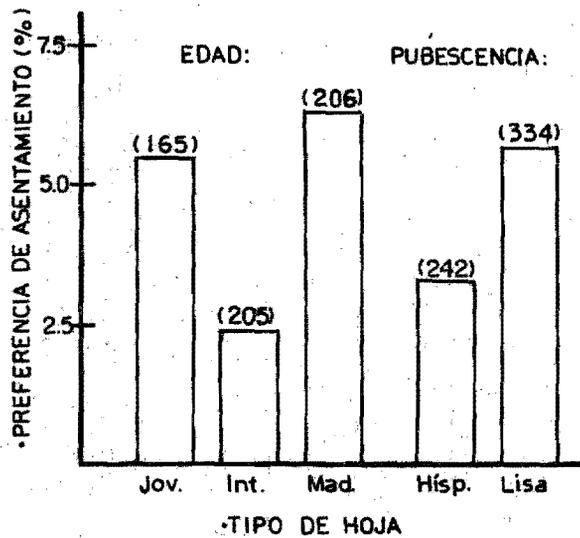


Figura 6.3. Preferencias de asentamiento de *Myzus persicae* en hojas con diferente edad y pubescencia de *W. urens* según muestreo realizado en Noviembre de 1985. Los números entre paréntesis indican la cantidad de hojas muestreadas en cada categoría.

Tabla 6.4. Comparación del daño foliar acumulado porcentual en hojas hispidas y lisas de *Wigandia urens*. Se presenta el valor promedio + un error estándar. Los números entre paréntesis indican el tamaño de la muestra. La comparación se realizó con una prueba de "t" a partir del arcoseno de los datos originales.

Cohorte	Edad de las hojas	Tiempo (días)	Area foliar consumida		P
			Hispidas	Lisas	
A	J	15	6.12 ± 1.28 (36)	2.14 ± 0.47 (48)	A 0.01
B	J	22	3.38 ± 1.22 (50)	1.65 ± 0.32 (53)	n.s.
	I	38	4.78 ± 1.64 (47)	3.34 ± 0.81 (49)	n.s.
	M	56	5.32 ± 1.25 (33)	6.08 ± 1.45 (36)	n.s.
C	J	18	1.24 ± 0.85 (61)	0.74 ± 0.32 (51)	n.s.
	I	31	2.11 ± 0.82 (61)	0.94 ± 0.33 (47)	n.s.
D	J	15	0.15 ± 0.11 (52)	0.19 ± 0.17 (50)	n.s.
	I	30	2.90 ± 1.12 (51)	0.68 ± 0.34 (50)	n.s.

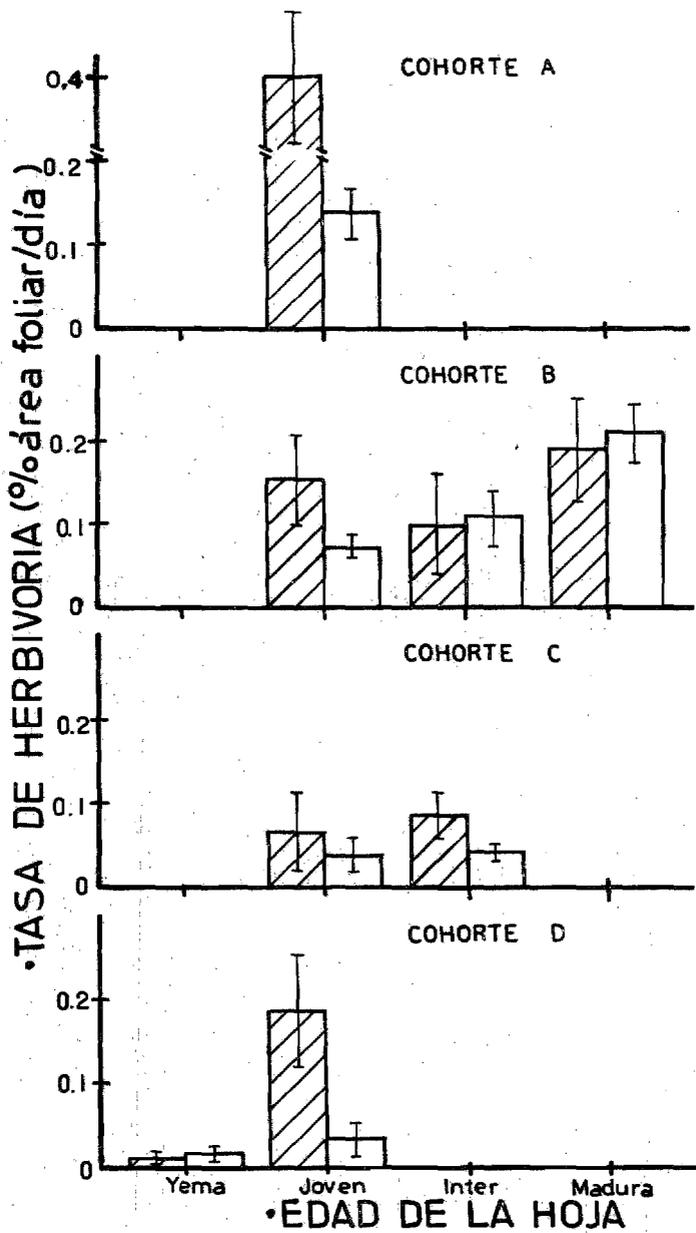


Figura 6.4. Comparación de las tasas de herbivoría en hojas híspidas (▨) y lisas (□) de diferente edad en *W. urens*. Las barras indican el error estándar asociado al promedio.

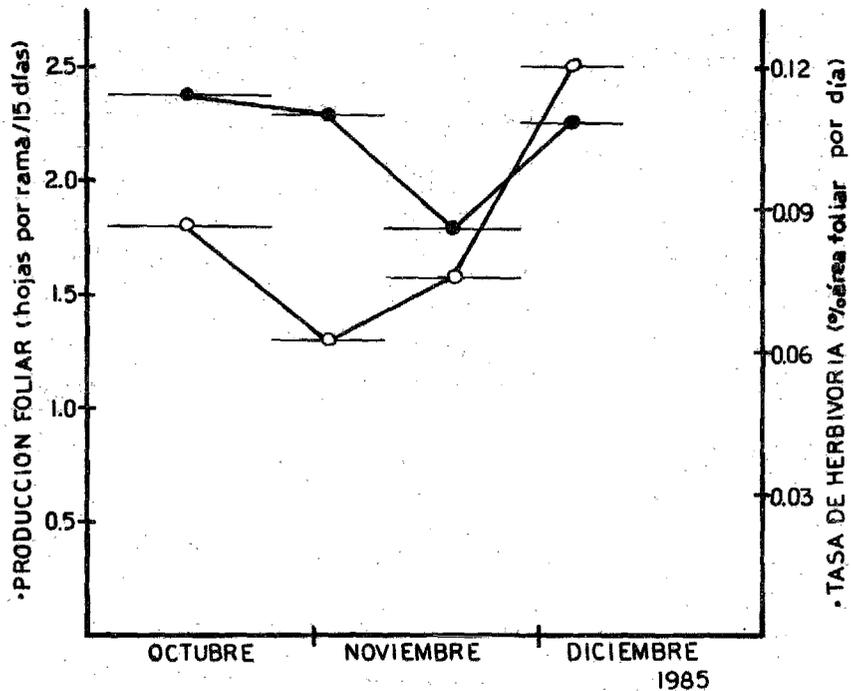


Figura 6.5. Relación entre Producción Foliar (—○—) y Tasa de Herbivoria Global (—●—) en *W. urens*. Las barras indican el período considerado para las mediciones.

con la precipitación semanal (Figura 6.1), se observa que tampoco hay una correlación clara entre ambos factores, pues aunque la máxima producción foliar se registra entre los días de máxima precipitación (del 24 de Julio al 8 de agosto), existe una mínima producción foliar en una temporada con lluvias constantes (del 25 de abril al 5 de Julio) y una moderadamente alta en una temporada prácticamente sin lluvias (del 28 de noviembre al 11 de diciembre).

4. Composición nutricional y aleloquímica de las hojas.

Durante la determinación de compuestos secundarios se encontró que el rendimiento del extracto hexánico fue de 3.38% en hojas hispidas y de 3.11% en hojas lisas, en tanto que el del extracto metanólico fue de 27.41% en hojas hispidas y de 30.67% en las lisas, lo cual sugiere que no existen diferencias considerables en éstos. Las pruebas llevadas a cabo para conocer el contenido de metabolitos secundarios indicaron que las hojas de U. urens carecen de alcaloides y saponinas, al tiempo que presentan esteroides, fenoles, flavonoides y glucósidos (Tabla 6.6). La prueba de Liebermann-Burchard fue positiva en el extracto hexánico y negativa en el metanólico debido probablemente a que los esteroides fueron extraídos totalmente por el hexano. Por otro lado, las pruebas indican que las hojas hispidas presentan ligeramente mayor contenido de fenoles y flavonoides que las hojas lisas.

La Tabla 6.7 muestra que no existen diferencias significativas en el contenido relativo de agua (TR) en hojas con diferente edad y pubescencia, sin embargo se encuentra que el contenido absoluto de agua (CAA) en las hojas maduras lisas es significativamente menor que en las demás categorías foliares consideradas ($P < 0.01$; análisis de varianza de una vía), además se nota una ligera correlación negativa entre contenido de agua y la edad foliar. Asimismo la Figura 6.6a por su parte muestra como, de manera constante, las hojas intermedias hispidas presentan significativamente mayor CAA que las hojas lisas ($t=9.95$; $P < 0.001$; g.l.=15).

Las Figuras 6.6b y 6.6c muestran que las hojas intermedias hispidas presentan significativamente mayor contenido de nitrógeno ($t=5.34$; $P < 0.001$; g.l.=9) y fósforo ($t=4.85$; $P < 0.001$; g.l.=9) que las hojas lisas de la misma edad. Además se observa que a pesar de las variaciones considerables de estos nutrimentos en el tiempo los contenidos promedio de éstos en las hojas hispidas son siempre mayores.

Tabla 6.5 Tasa de producción foliar por rama en *W. urens*. El número entre paréntesis indica la cantidad de hojas muestreadas.

Período	hojas producidas/rama por 15 días ± EE.	
abr. 25-jul. 5	1.2 ± 0.04	(144)
jul. 24-ago. 8	3.5 ± 0.1	(124)
ago. 8-sep. 7	1.6 ± 0.11	(25)
oct. 3-oct. 25	1.8 ± 0.07	(95)
oct. 25-nov. 10	1.3 ± 0.15	(76)
nov. 10-nov. 28	1.7 ± 0.08	(92)
nov. 28-dic. 11	2.5 ± 0.16	(73)

Tabla 6.6. Comparación de la determinación de compuestos secundarios en extractos hexánicos y metanólicos de hojas de edad intermedia hispadas y lisas de Wigandia urens.

Compuesto secundario	Tipo de prueba	Tipo de hoja	
		Hispida	Lisa
EXTRACTO HEXANICO.			
Esteroides	LiebermannBurchard	-	-
Flavonoides	Shinoda	+++	++
EXTRACTO METANOLICO.			
Alcaloides	Draggendorf	-	-
	Silico-tungstico	-	-
Fenoles	Cloruro férrico	+++	++
Flavonoides	Shinoda	++	+
Esteroides	Liebermann-Burchard	++	++
Glucósidos	Mölish	+++	+++
Saponinas	Espuma	-	-

"-" = prueba negativa.

+, ++, +++ = prueba ligeramente positiva, positiva y positiva intensa respectivamente.

Tabla 6.7. Contenido de agua en diferentes tipos de hojas de Wigandia urens. Se presentan los valores promedio + un error estándar. Las líneas continuas unen valores que no difieren significativamente.

Tipo de hoja	CONTENIDO DE AGUA	
	Relativo (n=12)	Absoluto (n=12)
Jóvenes lisas	58.06 ± 1.49	78.09 ± 0.82
Intermedias lisas	56.88 ± 1.49	78.22 ± 0.81
Maduras lisas	54.68 ± 2.32	72.55 ± 0.80
Intermedias hispidas	54.35 ± 2.22	81.94 ± 0.93

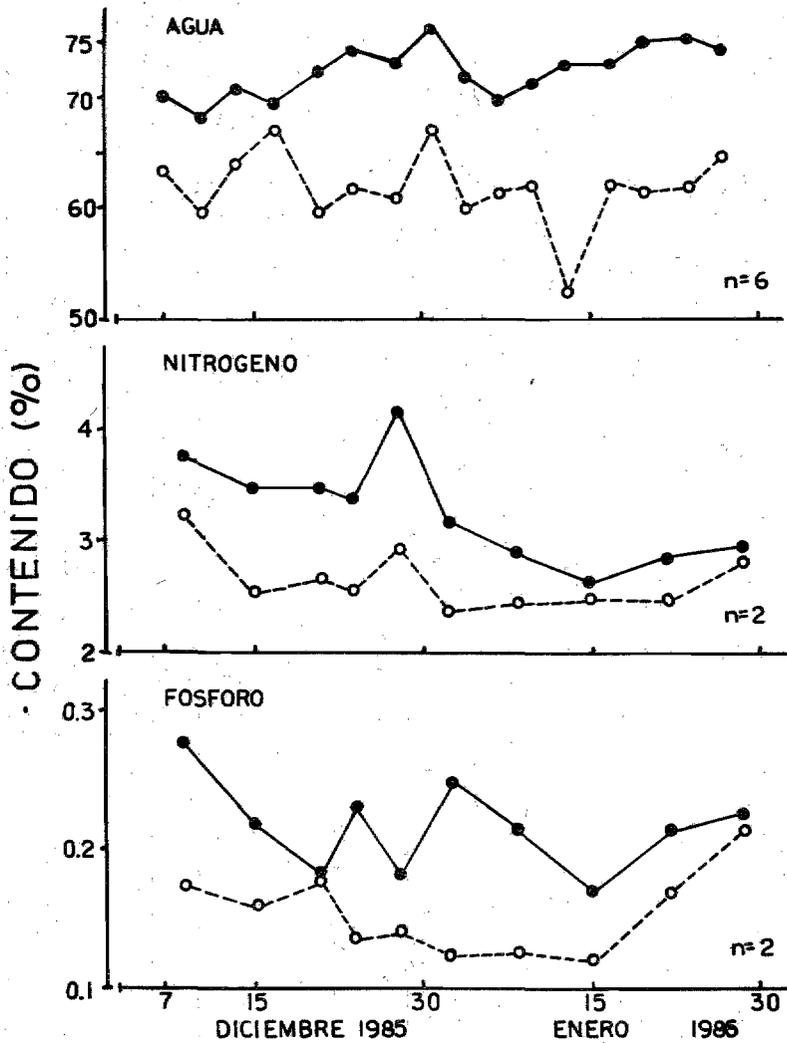


Figura 6.6. Contenido de agua, nitrógeno y fósforo en hojas intermedias hispídas (●—●) y lisas (○---○) de *W. urens*. El contenido de agua es en peso fresco, en tanto que el de N y P es en peso seco.

DISCUSION.

El grado de pubescencia de las hojas de W. urens, varía considerablemente tanto espacial como temporalmente. Al parecer, la cantidad de humedad disponible en el ambiente se encuentra estrechamente correlacionada con la cantidad de hojas hispidas tanto en una sola planta como de un individuo a otro dentro de la localidad estudiada, explicando con ello la variabilidad temporal de la pubescencia.

La variabilidad espacial, por su parte, puede ser explicada por las diferencias ambientales en el Pedregal, tal como se refleja al comparar la razón H/L entre las plantas del interior y del borde de éste, siendo en el borde donde W. urens suele presentar mayor proporción de hojas hispidas, sobre todo en los periodos secos del año. En el caso hipotético de que el factor que determinara la pubescencia estuviera asociado con la disponibilidad de agua (puesto que con los datos obtenidos no se demuestra una relación de causalidad), ésta podría estar determinada por la acumulación de suelo, la cual es diferente en grietas, cuevas, hondonadas y superficies planas en el Pedregal de San Angel, así como posiblemente por la competencia por agua con otras plantas, la cual se hace más intensa en la temporada seca del año.

La variabilidad en la razón H/L en hojas de diferente edad puede ser explicada también por la disponibilidad de agua cuando las hojas están presentes en forma de yemas, tal como ya se ha registrado en Encelia farinosa (Compositae) (Ehleringer & Bjorkman, 1978; Ehleringer, 1982), en donde se sugiere que la presencia de tricomas se encuentra en función de una baja disponibilidad de agua cuando las hojas presentan este estado de desarrollo.

Los resultados obtenidos de los análisis químicos muestran sólo parcialmente las diferencias existentes en este aspecto entre algunas categorías de hojas. Se encontró que las hojas lisas de edad intermedia presentan menor contenido de nutrimentos importantes, tales como agua, nitrógeno y fósforo que las hojas lisas de la misma edad (Tabla 6.7 y Figura 6.6); asimismo se encontró que éstas últimas presentan ligeramente mayor concentración de fenoles y flavonoides que las lisas (Tabla 6.6), aunque se necesitan más ensayos para probar inequívocamente este hecho. Sin embargo, en caso de probarse, esta asociación entre nutrimentos y metabolitos secundarios estaría acorde con la teoría de la apariencia, en la cual se establece que las partes más nutritivas de las plantas (y por tanto las más valiosas) son también las más defendidas con metabolitos secundarios de tipo cualitativo (Feeny, 1976; Rhoades & Cates, 1976). Los nutrimentos considerados en este estudio (nitrógeno y fósforo) y el agua tienen importancia particular en este estudio, ya que el suelo del Pedregal de San Angel es pobre en éstos (Rzedowski, 1954).

Por otro lado, se sugiere que el contenido de agua de las

hojas disminuye conforme avanza la edad foliar (Tabla 6.7), hecho que posiblemente también está relacionado directamente con el contenido nutricional y aleloquímico de las hojas, los cuales podrían disminuir de acuerdo con la edad foliar (Fenny, 1976; Rhoades & Cates, 1976; Rhoades, 1979; Sciber & Slansky, 1981; Coley, 1983a).

En general, se puede concluir que existe una relación estrecha entre estrés hídrico, pubescencia, contenido nutricional y contenido de metabolitos secundarios (ver Figura 6.7), lo cual tiene gran relevancia en las posibilidades de ataque de los herbívoros, algunos de los cuales tratarán de eludir los compuestos secundarios de las hojas hispidas (posiblemente presentes en mayor concentración), mientras que otros buscarán sus nutrimentos.

Este esquema que revela el papel de la heterogeneidad espacial y temporal del medio ambiente físico sobre las características foliares de U. urens cobra gran importancia al analizarlos a la luz de la selección del alimento por parte de sus herbívoros. Esta variabilidad en el follaje determina que los individuos de la población de esta especie se presenten a los herbívoros como un mosaico de posibilidades de alimentación, el cual funciona como un filtro que discrimina entre los diferentes tipos de ataque de parte de sus herbívoros.

Hydrophyllaceae es una familia de plantas conocidas por las dermatitis y alergias que provocan al hombre, como es el caso de Phacelia ixodes, P. crenulata (Munz, 1932; Rodríguez, 1982) y U. urens (experiencia personal). Este tipo de reacciones son una muestra de la gran actividad de los metabolitos secundarios de las plantas de esta familia. Varias quinonas producidas por estas plantas además de provocar alergias en humanos, probaron tener ciertas propiedades insecticidas (ver referencias en Rodríguez, 1982). En particular, en las hojas de U. urens, se han registrado varios compuestos químicos entre los que se cuentan el farnesol, los flavonoides 5,4'-dihidroxi-7-metoxiflavona y 5,4'-dihidroxi-6,7-dimetoxiflavona y los terpenoides farnesol-quinona y wigandol (Gómez et al., 1980). En el presente trabajo queda establecida la presencia de esteroides, fenoles, flavonoides y glucósidos en las hojas de esta planta (Tabla 6.6). Además se sugiere la existencia posible de un mayor contenido de fenoles y flavonoides en las hojas hispidas intermedias de esta planta respecto con las hojas lisas de esta especie aunque es necesario un análisis cuantitativo en este aspecto.

Rodríguez (1982) sugiere que en las plantas de las zonas áridas los productos que son almacenados en los tricomas glandulares, además de ser un posible mecanismo de defensa contra insectos fitófagos, pueden también proteger a las hojas y tallos de la pérdida de agua a través de la cutícula y contra el daño excesivo de las radiaciones. Esto deje abierta la posibilidad de que los metabolitos secundarios encontrados en U. urens (y que posiblemente formen parte de las secreciones tanto de sus tricomas urticantes como glandulares), tal vez funcionen como una

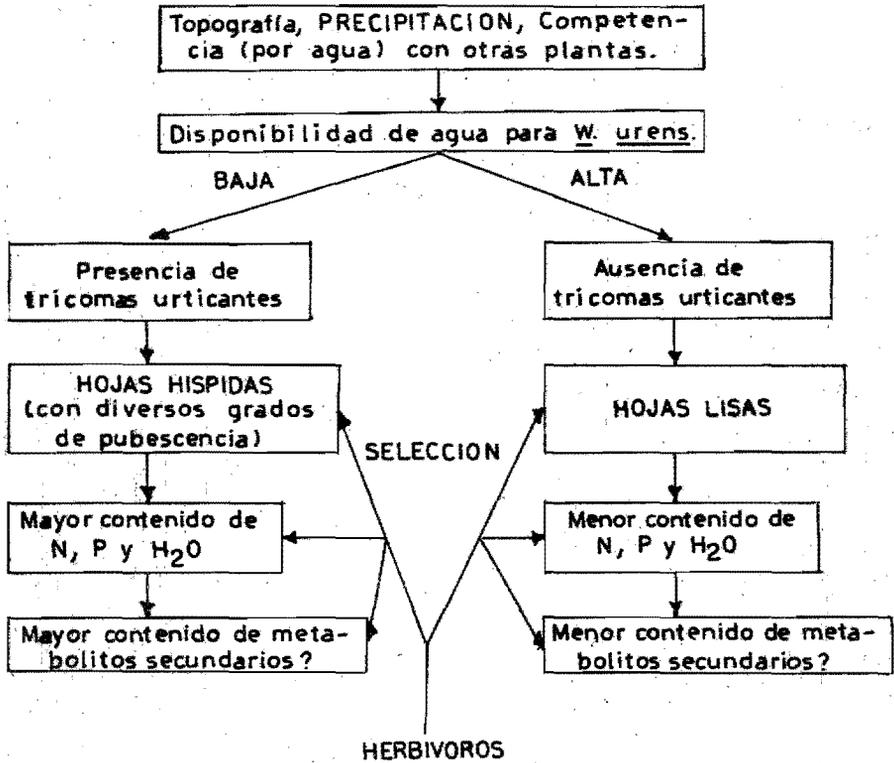


Figura 6.7. Influencia de los factores medioambientales que controlan la disponibilidad de agua sobre la pubescencia foliar de *W. urens* y su efecto en la selección del alimento por sus herbívoros en el Pedregal de San Angel.

respuesta defensiva contra el estrés hídrico al que está sometida esta planta en el Pedregal de San Angel, dadas las condiciones de baja disponibilidad de agua en esta localidad.

Hydrophyllaceae es una de las pocas familias que no están representadas como alimento de mariposas diurnas (Ehrlich & Raven, 1965), asimismo constituye una familia poco utilizada por áfidos y a la cual no se le conoce ningún psílido que las utilice como alimento (Eastop, 1972). Por otro lado, la presencia de tricomas urticantes, ampliamente distribuidos en esta familia, siempre pueden ser un disuasivo determinante de la alimentación para los grandes herbívoros (Levin, 1973).

Para poder discernir el papel de los metabolitos secundarios en W. urens es necesario llevar a cabo experimentos fisiológicos que demuestren su posible función reguladora del estrés hídrico, o bien, ensayos finos de laboratorio para probar el efecto de cada uno de estos compuestos sobre sus herbívoros.

Con el análisis de las mediciones de las tasas de herbivoría en hojas con diferente pubescencia de W. urens se puede establecer lo siguiente:

a) Cuando las hojas se encuentran en estado de yema foliar, las tasas de herbivoría prácticamente son nulas, independientemente de la pubescencia, lo cual indica la presencia probable de altos contenidos de metabolitos secundarios asociados al alto valor nutricional posible de este tipo de hojas, o bien a las bajas probabilidades de encuentro de los herbívoros con éstas.

b) Cuando las yemas foliares se desarrollan más y alcanzan mayor edad, las más altas tasas de herbivoría se presentan en las hojas hispidas. La explicación de esto probablemente radica en el mayor valor nutritivo y mayor contenido de agua de las hojas hispidas sobre las lisas, según se probó en este trabajo para hojas intermedias (72.2 y 61.8% para agua, 3.25 y 2.63% para nitrógeno, y 0.215 y 0.152% para fósforo, en hojas hispidas y lisas respectivamente), aunque puede suponerse que en las hojas jóvenes las diferencias nutricionales entre hojas hispidas y lisas son mucho mayores.

c) Las tasas de herbivoría que sufren las hojas hispidas permanecen más o menos constantes conforme avanza la edad, en tanto las tasas de herbivoría a las que se ven sometidas las hojas lisas se incrementan con la edad. Esto último puede deberse a una disminución en la defensa química de las hojas, puesto que es poco probable un aumento en su contenido de nutrimentos.

Estas evidencias ponen en claro los posibles patrones de herbivoría que sufren las hojas hispidas y lisas de acuerdo a la edad. La Figura 6.8 representa un modelo gráfico que describe las tasas de herbivoría que sufren las hojas de W. urens de acuerdo a su pubescencia, cuyas características son explicadas por las tres

evidencias ennumeradas anteriormente. La suposición única para

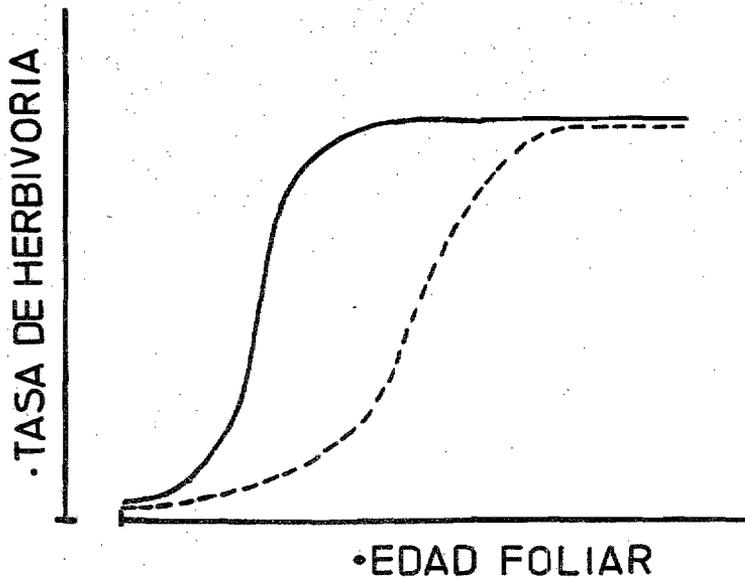


Figura 6.8. Modelo del comportamiento de las tasas de herbivoría sufridas por hojas híspidas (línea continua) y lisas (línea discontinua) de W. urens en el Pedregal de San Angel.

aplicar este modelo es que la densidad y diversidad de herbívoros es constante durante toda la vida de las hojas.

Estos resultados están acordes con la suposición de Coley (1983a) en el sentido de que la pubescencia está positivamente correlacionada con la herbivoría debido a un efecto indirecto provocado por la ausencia de defensas más efectivas. En este capítulo se muestra como los tricomas urticantes de W. urens no necesariamente tienen un papel de defensa contra los herbívoros presentes en el Pedregal de San Angel, sino que hay algunos elementos fisiológicos que probablemente pueden estar determinando la presencia de hojas hispidas en esta planta.

Es importante considerar que el herbívoro aparentemente más abundante durante la temporada de medición de las tasas de herbivoría fue S. histrio, lo que sugiere que estas tasas posiblemente reflejen de esta especie sobre las hojas de W. urens, existiendo una concordancia entre este hecho y las observaciones de campo, puesto que la mayoría de los acrididos se encuentran alimentándose sobre las hojas hispidas y sobre las hojas maduras de esta especie.

Se requiere un mayor número de datos acerca de la relación existente entre nutrimentos y metabolitos secundarios en hojas de diferente edad de W. urens que aclaren las causas de las diferencias en las tasas de herbivoría detectadas en el campo en hojas con diferente pubescencia, de modo que se tenga mayor conocimiento acerca del mosaico representado por esta planta.

La heterogeneidad de las condiciones del medio ambiente físico y las diferencias en las características físicas y químicas del follaje de los individuos aislados de W. urens, pueden determinar en gran medida la distribución espacial y temporal de sus herbívoros. La diversidad de herbívoros asociados a W. urens y las preferencias alimenticias de Collaria sp., M. persicae y S. histrio, posiblemente reflejadas por las preferencias de "asentamiento" y por las tasas de herbivoría sufridas por la planta en el campo, muestran diferencias tanto espaciales como temporales. El mosaico de recursos que representa W. urens como individuo o como población dificulta el ataque de todos sus herbívoros simultáneamente, pues mientras Collaria sp. prefiere hojas jóvenes y lisas, S. histrio, al parecer, prefiere hojas maduras e hispidas, en tanto M. persicae no mantiene preferencias por ningún tipo de hojas, lo que aparentemente muestra que un herbívoro no puede estar adaptado a todas las partes de la planta a la vez. Estas preferencias sugieren que si W. urens estuviera constituida por hojas con características físicas y químicas similares esta planta podría evadir a algunos de sus herbívoros, sin embargo, quedaría totalmente a merced de aquellos que estuvieran adaptados a las características foliares presentes de manera uniforme dentro de la población. El mantenimiento de ciertos niveles de variación espacial y temporal en las características tanto físicas como químicas de la planta

podrían constituir, por tanto, un filtro en contra de los

herbivoros, el cual dificulta el encuentro de estos con las partes de la planta de su preferencia.

9

CAPITULO VII

SELECTIVIDAD Y AMBITO ALIMENTICIO
DE ALGUNOS HERBIVOROS DE W. urens

SELECTIVIDAD Y AMBITO ALIMENTICIO DE

ALGUNOS HERBIVOROS DE W. urens.

INTRODUCCION.

El ambito alimenticio de los herbivoros puede ser un indicador del grado de especialización que guardan éstos con las plantas de las que se alimentan. De acuerdo con la teoría de la apariencia (Feeny, 1976; Rhoades & Gates, 1976), los herbivoros despliegan muchas estrategias de alimentación que van desde la especialización (monofagia u oligofagia) al generalismo (polifagia), las cuales dependen en cierta medida de la defensa química que presenten las plantas de las cuales se alimentan. Los herbivoros monófagos son los que se alimentan de una sola especie de plantas y los oligófagos, los que se alimentan de un grupo reducido de plantas relacionadas química y taxonómicamente entre sí. La estrategia especialista es favorecida por una conducta, anatomía y fisiología especializada que permite al herbivoro utilizar un recurso no disponible para otros, lo cual puede reducir la competencia (Crowley, 1983). Los herbivoros generalistas utilizan varias especies de plantas no relacionadas químicamente entre sí, lo cual confiere la ventaja de encontrar alimento fácilmente (Crowley, 1983). Sin embargo, los herbivoros que siguen esta estrategia están forzados a comer pequeñas cantidades de varios tipos de alimentos, y a las nuevas plantas las trata con mucha precaución, consumiendo primero aquellas que le son familiares por lo cual deben tener la capacidad de aprender rápidamente (Freedland & Janzen, 1974). Las plantas que éstos seleccionan son plantas con mayor contenido de nutrientes y con pocos metabolitos secundarios.

El ambito de huéspedes puede variar con las condiciones físicas. Por ejemplo, Aphis craccifora, que vive generalmente en plantas de la familia Leguminosae, puede pasar la estación seca en plantas de la familia Euphorbiaceae. Asimismo se ha encontrado que Dactynotus compositae, que vive en condiciones normales en plantas compuestas, ha sido vista en una leguminosa durante la estación seca en Kenya (Eastop, 1972).

Los experimentos sobre preferencias alimenticias pueden reflejar los alimentos preferidos por un herbivoro en la naturaleza, ya sea dando a escoger partes de una planta de especies diferentes (Hagley, et al., 1982) o bien partes de una misma especie de planta que presentan características diferentes (Gates & Rhoades, 1977). En cualquier caso, las preferencias alimenticias reales deben ser determinadas en condiciones ambientales controladas, eliminando diferencias en la disponibilidad de los distintos alimentos (Westoby, 1974).

Dentro de los múltiples factores que pueden influir en la selectividad alimenticia de los herbivoros se encuentra la

pubescencia. Se ha sugerido, por ejemplo, que los tricomas urticantes tienen un obvio papel de defensa contra herbívoros, además existen casos registrados donde se encuentra una correlación negativa entre densidad de tricomas y respuesta de alimentación de los herbívoros (Levin, 1973). Sin embargo, también se han encontrado casos en que la pubescencia está positivamente correlacionada con la herbivoría (Coley, 1983a).

Otro factor importante en la selectividad alimenticia de los herbívoros es la edad de la hoja, encontrándose en la mayoría de los casos, una preferencia hacia las hojas jóvenes (Feeny, 1970; Coley, 1980, 1982, 1983a, b; Raupp & Denno, 1983; Wint, 1983; Dirzo, 1984; Lowman, 1985), lo cual está estrechamente relacionado tanto con el contenido de nutrimentos, tales como el nitrógeno, los cuales declinan con la edad (Scriber & Slansky, 1981), como con los compuestos defensivos, algunos de los cuales aumentan mientras que otros decrecen de acuerdo con la edad foliar (Feeny, 1976; Rhoades & Cates, 1976; Rhoades, 1979), incluyendo tanto fagostimulantes como repelentes de la alimentación (Crawley, 1983). Sin embargo se ha encontrado que los insectos que se alimentan sobre Umbelliferae prefieren a las hojas maduras las cuales son más olorosas que las jóvenes (Ehrlich & Raven, 1965), y algunas pocas especies de plantas presentan mayores tasas de herbivoría en sus hojas maduras (Coley, 1980). Ikeda et al., (1977) encontraron que Neodiprion rugifrons y N. swainei comen sólo del follaje maduro de los pinos de los que se alimentan debido a la presencia de una resina ácida en el follaje joven de estos. Cates & Rhoades (1977), al realizar experimentos de selectividad con varios herbívoros de Prosopis (Leguminosae), utilizando hojas de diferente edad, encontraron que las especies polípagas prefieren hojas maduras mientras que las oligofagas y monofagas prefieren hojas más jóvenes.

En este capítulo se presentan los resultados del grado de especificidad de tres de los principales herbívoros de U. urens (Lophocermata pyrrha, Sphinx lugens y Sphenarium histrio) y de las preferencias alimenticias de éstos sobre hojas de diferente edad y pubescencia de esta planta. (incluyendo a Ichthyotettix mexicanus). L. pyrrha, y S. histrio fueron seleccionadas debido a que estas especies son las que ocasionan mayores niveles de daño a la planta, en tanto que Sphinx lugens e I. mexicanus, aunque presentaban densidades muy bajas en el campo, se seleccionaron por presentar una estrecha asociación con U. urens en el Pedregal.

MATERIALES Y METODOS.

1. Ambito alimenticio.

Para conocer el ámbito de especies apetecibles de los herbívoros más importantes de W. urens se utilizaron larvas del cuarto estadio de S. lugens, larvas del primer al tercer estadio de L. pyrrha y ninfas y adultos de ambos sexos de S. histrio. Las pruebas se realizaron en cajas de plástico de 20 cm de diámetro por 8 cm de altura con varios individuos sometidos a ayuno durante 12 horas, utilizando hojas de edad intermedia sin daño de 20 especies de plantas típicas del Pedregal de San Angel (incluyendo W. urens) pertenecientes a 13 familias. A las 12 horas se registraban los resultados de la siguiente manera. Una planta se consideraba apetecible si el herbívoro consumía los tejidos de las hojas, independientemente de los posibles efectos que estos pudieran tener sobre los insectos. Una planta no apetecible era aquella que no era probada por los herbívoros.

2. Selectividad alimenticia.

Para conocer el efecto inmediato de la edad y de la pubescencia de las hojas de W. urens sobre la selectividad o preferencia que tienen sus herbívoros, se realizaron varios experimentos, utilizando ninfas y adultos de ambos sexos de S. histrio, larvas de L. pyrrha y de S. lugens colectados en el Pedregal de San Angel, así como adultos de ambos sexos de I. mexicanus colectados en el Derrame del Chichinautzin (sobre el km 72 de la autopista México-Cuernavaca) debido a que en el Pedregal no se encuentran fácilmente. Los herbívoros utilizados eran sometidos a ayuno durante 24 horas antes del experimento, para el cual eran seleccionados al azar, y colocados en cajas de plástico de 8 cm de altura por 15 de diámetro con un algodón humedecido al centro. Las hojas se colectaban frescas en el campo en una bolsa de plástico, eran cortadas en cuadrillos de 36 cm² para el experimento.

En aquellos experimentos que estimaban la selectividad del herbívoro por efecto de la edad de la hoja utilizaban hojas jóvenes y maduras, controlando la pubescencia de éstas; en tanto que, en los que se estimaba el efecto de la pubescencia, se utilizaban hojas hispidas y lisas, controlando su edad. Para cada tratamiento se hacían de 5 a 7 réplicas, y los diseños experimentales empleados fueron los siguientes:

Diseño 1: Un trozo de hoja de un sólo tipo era usado por dispositivo, de modo que el herbívoro sólo tiene una opción para alimentarse.

Diseño 2: Dos trozos de hojas, uno de cada tipo, eran utilizados por dispositivo, de modo que el herbívoro tiene dos opciones para alimentarse. Cada trozo se colocó a la misma distancia en la caja

de manera similar a los experimentos llevados a cabo por Hagley

et al (1982).

Ambos experimentos se realizaron en condiciones semi-controladas dentro de un invernadero.

El daño se midió a intervalos regulares de tiempo hasta las 24 horas de tratamiento por dos mecanismos: utilizando un acetato con puntos separados de manera equidistante 3 mm entre sí o bien dibujando las hojas con su daño para medir el área comida en un medidor de áreas foliares. Solo para el experimento de S. lugens se empleó una balanza para manejar los datos como peso foliar fresco consumido, para lo cual se disponían de seis dispositivos de hojas de control (sin larvas) para estimar el porcentaje de desecación natural, el peso consumido para este experimento se obtuvo utilizando el método gravimétrico (Waldbauer, 1968; ver Apéndice B)

Los datos obtenidos a partir de los experimentos con diseño 1 fueron sometidos a una prueba de t para muestras independientes de igual tamaño, en tanto que datos obtenidos de los experimentos con diseño 2 fueron sometidos a una prueba de t para muestras pareadas de igual tamaño. En los experimentos en que se medía simultáneamente el efecto de la edad y pubescencia foliar se aplicó un análisis de varianza de dos vías.

RESULTADOS.

De acuerdo con la Tabla 7.1, S. histrio es un herbívoro polífago que se alimenta de un amplio ámbito de especies vegetales (dos en el campo y 18 en el laboratorio) dentro del Pedregal de San Ángel (12 especies). L. pyrrha, por su parte, parece ser una especie oligófaga íntimamente asociada en la naturaleza con W. urens, pero capaz de alimentarse de un amplio ámbito de especies (18 especies en laboratorio), siendo Buddleia cordata (Loganiaceae) su hospedero ocasional. Por último, S. lugens, como es característico la mayoría de los esfingidos, presenta una estrategia monófaga, puesto que se alimenta únicamente en la naturaleza de W. urens, mientras que en laboratorio rechazó casi la totalidad de hojas de otras especies, excepto B. cordata, B. parviflora y Salvia mexicana. Estos resultados también ponen en evidencia el hecho de que en cautiverio el ámbito alimenticio de los herbívoros es más amplio que en la naturaleza, tal como se ha observado en muchas especies de herbívoros (Ehrlich & Raven, 1965; Tahvanaiven, 1983). Esto sugiere que las características de las plantas puede restringir de manera determinante la utilización de plantas químicamente disponibles para los herbívoros (Singer, 1972; Soberón, 1986).

Por otra parte, los experimentos de selectividad alimenticia arrojaron los siguientes resultados.

1) Tanto hembras como machos de L. mexicanus no presentan preferencia entre hojas jóvenes y maduras de W. urens (Tabla 7.2), sin embargo en el experimento de selectividad de acuerdo a la pubescencia, los machos prefirieron a las hojas hispidas sólo a las 6 horas de tratamiento ($P < 0.05$), cosa que no ocurrió con las hembras (Tabla 7.3). Por otra parte se observó que las hembras consumen mayor cantidad de alimento que los machos, debido sin duda a la gran diferencia en su tamaño que sugiere diferentes requerimientos energéticos.

2) Las ninfas de S. histrio tratadas con hojas maduras consumieron significativamente más área que las tratadas con hojas jóvenes sólo hasta las 24 horas ($P < 0.05$), sin embargo esto no se reflejó cuando se utilizó el diseño 2, donde no existen diferencias en el consumo foliar por efecto de la edad de las hojas (Tabla 7.4). Por otro lado, en los experimentos realizados con ninfas y adultos de ambos sexos utilizando para las ninfas el diseño 1 y para los adultos ambos diseños, no se encontraron diferencias significativas en el consumo de área foliar por efecto de la pubescencia (Tablas 7.5 y 7.6).

3) Las larvas del del quinto estadio de S. lugens no presentaron preferencia alguna por hojas con diferente pubescencia (Tabla 7.7).

d) Mientras que las larvas de L. pyrrha no presentan preferencia por hojas de diferente pubescencia (Tabla 7.9), consumen más área

foliar en hojas maduras que en jóvenes, independientemente de la pubescencia ($P < 0.05$, < 0.01 , < 0.05 , a las 6, 12 y 24 horas respectivamente, según Tabla 7.8; $P < 0.001$, según Tablas 7.10a y 7.10b).

Tabla 7.1. Lista de especies apetecibles (+) y no apetecibles (-) en laboratorio para los tres herbívoros más importantes de Wigandia urens. La notación (++) indica evidencia de apetecibilidad en el campo.

		<u>Sphinx</u> <u>lugens</u>	<u>Lophoceramica</u> <u>pyrrha</u>	<u>Sphenarium</u> <u>histrío</u>
<u>Schinus mole</u>	Anacardiaceae	-	+	+
<u>Begonia gracilis</u>	Begoniaceae	-	+	+
<u>Dahlia coccinea</u>	Compositae	-	+	++
<u>Gnaphalium brachypterum</u>	Compositae	-	-	++
<u>Montanoa tomentosa</u>	Compositae	-	+	++
<u>Senecio praecox</u>	Compositae	-	+	++
<u>Stevia rhombifolia</u>	Compositae	-	+	++
<u>S. salicifolia</u>	Compositae	-	+	++
<u>Verbesina virgata</u>	Compositae	-	+	++
<u>Sedum oxipetalum</u>	Crassulaceae	-	+	-
<u>Dioscorea galeottiana</u>	Dioscoraceae	-	+	++
<u>Wigandia urens</u>	Hydrophyllaceae	++	++	++
<u>Salvia mexicana</u>	Labiatae	+	+	+
<u>Dalea citriodora</u>	Leguminosae	-	+	+
<u>Mentzella hispida</u>	Loasaceae	-	-	+
<u>Buddleia cordata</u>	Loganiaceae	+	++	++
<u>B. parviflora</u>	Loganiaceae	+	+	++
<u>Bouvardia ternifolia</u>	Rubiaceae	-	+	++
<u>Nicotiana glauca</u>	Solanaceae	-	+	+
<u>Cissus sicyioides</u>	Vitaceae	-	+	-
<hr/>				
TOTAL	Campo	1	2	12
	Laboratorio	4	18	18

Tabla 7.2 Selectividad alimenticia de individuos adultos de Ichthyotetrix mexicanus sobre hojas lisas jóvenes y maduras de W. urens (diseño 2, un individuo por dispositivo).

Sexo	Tiempo (horas)	Porcentaje de área foliar removida (%) ± EE		P*
		Edad de la hoja		
		Joven (n=6)	Madura (n=6)	
♀	12	5.6 ± 2.7	4.0 ± 1.7	n.s.
	18	9.8 ± 3.6	4.8 ± 2.4	n.s.
	24	9.8 ± 3.6	5.8 ± 2.6	n.s.
♂	12	0.4 ± 0.3	1.1 ± 0.5	n.s.
	18	0.5 ± 0.3	1.1 ± 0.5	n.s.
	24	0.8 ± 0.4	2.3 ± 0.6	n.s.

* Prueba de t para muestras pareadas, n.s. = no significativo.

Tabla 7.3 Selectividad alimenticia de individuos adultos de Ichthyotetrix mexicanus sobre hojas intermedias hispidas y lisas de W. urens (diseño 2, un individuo por dispositivo).

Sexo	Tiempo (horas)	Porcentaje de área foliar removida (%) ± EE		P*
		Tipo de hoja		
		Hispida (n=6)	Lisa (n=6)	
♀	6	5.7 ± 2.6	4.8 ± 2.3	n.s.
	12	7.9 ± 2.5	4.8 ± 2.3	n.s.
	18	8.1 ± 2.6	5.0 ± 2.3	n.s.
	24	13.6 ± 4.2	9.5 ± 2.7	n.s.
♂	6	2.3 ± 0.4	0.3 ± 0.3	< 0.05
	12	2.3 ± 0.4	0.6 ± 0.5	n.s.
	18	2.3 ± 0.4	0.7 ± 0.5	n.s.
	24	2.3 ± 0.4	1.0 ± 0.8	n.s.

* Prueba de t para muestras pareadas, n.s. = no significativo.

Tabla 7.4 Selectividad alimenticia de ninfas de *Sphenarium histrio* sobre hojas lisas jóvenes y maduras de *W. urens* (6 ninfas por dispositivo).

Tiempo (horas)	Porcentaje de área foliar removida (%) \pm EE		p*
	Joven	Madura	
<u>DISEÑO 1 (n=6) **</u>			
6	1.36 \pm 0.47	1.68 \pm 0.43	n.s.
12	1.86 \pm 0.26	1.69 \pm 0.46	n.s.
24	3.28 \pm 0.66	7.35 \pm 0.76	<0.05
<u>DISEÑO 2 (n=6) **</u>			
6	2.64 \pm 0.72	1.71 \pm 0.52	n.s.
12	2.98 \pm 0.83	2.27 \pm 0.83	n.s.
24	6.30 \pm 1.03	6.88 \pm 1.31	n.s.

* Prueba de t para muestras independientes (diseño 1) y para muestras pareadas (diseño 2); n.s. = no significativo.

** Ver métodos. Las ninfas utilizadas en el diseño 2 son de un estadio más avanzado.

Tabla 7.5 Selectividad alimenticia de ninfas de Sphenarium histrio sobre hojas maduras hispídas y lisas de W. urens (diseño 2, seis ninfas por dispositivo).

Tiempo (horas)	Porcentaje de área foliar removida (%) \pm EE		P*
	Hispida (n=6)	Lisa (n=6)	
6	2.13 \pm 0.58	2.86 \pm 0.36	n.s.
12	2.57 \pm 0.78	3.78 \pm 0.44	n.s.
24	5.90 \pm 1.26	9.51 \pm 1.27	n.s.

* Prueba de t para muestras apareadas; n.s. = no significativo.

Tabla 7.6 Selectividad alimenticia de individuos adultos de Sphenarium histrio sobre hojas intermedias hispidas y lisas de W. urens (un individuo por dispositivo).

Sexo	Tiempo (horas)	Porcentaje de área foliar removida (%) \pm EE		P*
		Hispida (n=6)	Lisa (n=6)	
DISEÑO 1 **				
	8	7.95 \pm 3.02	2.02 \pm 1.56	n.s.
	24	12.76 \pm 4.46	5.55 \pm 2.75	n.s.
	8	2.88 \pm 4.46	1.31 \pm 1.10	n.s.
	24	9.97 \pm 3.68	6.93 \pm 4.76	n.s.
DISEÑO 2 **				
	8	0.42 \pm 0.42	1.82 \pm 1.32	n.s.
	24	3.38 \pm 2.57	2.74 \pm 1.06	n.s.
	8	0.94 \pm 0.58	2.47 \pm 1.06	n.s.
	24	1.66 \pm 1.02	4.77 \pm 1.46	n.s.

* Prueba de t para muestras independientes (diseño 1) y para muestras pareadas (diseño 2); n.s. = no significativo.

** Ver métodos.

Tabla 7.7 Selectividad alimenticia de larvas del quinto estadio de Sphinx lugens sobre hojas intermedias hispidas y lisas de W. urens (diseño 2; una larva por dispositivo).

Tiempo (horas)	Peso foliar fresco removido (mg) \pm EE		P*
	Hispida (n=7)	Lisa (n=7)	
1	85 \pm 56	325 \pm 101	n.s.
3	167 \pm 80	441 \pm 82	n.s.
8	233 \pm 83	554 \pm 84	n.s.
24	714 \pm 66	896 \pm 95	n.s.

* Prueba de t para muestras pareadas; n.s. = no significativo.

Tabla 7.8 Selectividad alimenticia de larvas del primer estadio de Lophocera mica pyrria sobre hojas lisas jóvenes y maduras de W. urens -- (diseño 1; seis larvas por dispositivo).

Tiempo (horas)	Porcentaje de área foliar removida (%) ± EE		p*
	Edad de hoja		
	Joven (n=6)	Madura (n=6)	
6	2.22 ± 0.22	3.70 ± 0.36	<0.05
12	2.57 ± 0.14	4.68 ± 0.41	<0.01
24	4.87 ± 0.42	6.55 ± 0.34	<0.05

* Prueba de t para muestras independientes; n.s. = no significativo.

Tabla 7.9 Selectividad alimenticia de larvas del segundo estadio de Lophocera mica pyrria sobre hojas maduras hispidas y lisas de W. urens (diseño 2; cuatro larvas por dispositivo).

Tiempo	Porcentaje de área foliar removida (%) ± EE		p*
	Tipo de hoja		
	Hispida (n=6)	Lisa (n=6)	
6	2.27 ± 0.30	2.25 ± 0.28	n.s.
12	4.42 ± 0.52	3.93 ± 0.47	n.s.
24	6.27 ± 0.52	6.90 ± 1.15	n.s.

* Prueba de t para muestras pareadas; n.s. = no significativo.

Tabla 7.10a Selectividad alimenticia de larvas del segundo estadio de Lo phoceramica pyrrrha sobre hojas con diferente edad y pubescen-
cia de W. urens (diseño 1; tres larvas por dispositivo).

Porcentaje de área foliar consumida
(%) ± EE

Tiempo (horas)	Hojas Jóvenes		Hojas Maduras	
	Hispidas (n=6)	Lisas (n=6)	Hispidas (n=6)	Lisas (n=6)
6	0.1 ± 0.1	0.5 ± 0.2	0.6 ± 0.2	0.9 ± 0.2
12	0.4 ± 0.3	0.7 ± 0.2	1.0 ± 0.4	1.8 ± 0.6
24	0.7 ± 0.3	0.7 ± 0.2	2.3 ± 0.6	2.8 ± 0.5

Tabla 7.10b Análisis de varianza de dos vías para distinguir el efecto de la edad y la pubescencia foliar de W. urens sobre la selectividad alimenticia de L. pyrrrha.

Fuente	G.L.	S.C.	C.M.	F	P
Edad	1	147.5600	147.5600	16.929	<0.001
Pubescencia	1	6.5208	6.5208	0.748	n.s.
Interacción	1	0.0092	0.0092	0.001	n.s.
Error	20	174.3249	8.7162		
TOTAL	23	328.4149	14.2789		

DISCUSION

De los experimentos realizados se puede concluir que los tricomas urticantes no tienen un papel defensivo contra estos herbívoros, pero su presencia puede determinar la selección del alimento en algunos, como es el caso de I. mexicanus, la cual es una especie estrechamente relacionada a W. urens. I. mexicanus tiene preferencia por hojas con diferente edad en tanto S. histrio y L. pyrrha prefieren a las hojas maduras sobre las jóvenes, lo cual parece estar relacionado con la gran adaptabilidad química que presentan estas dos especies, las cuales pueden utilizar un amplio ámbito de plantas químicas y taxonómicamente no relacionadas entre sí, puesto que de acuerdo a la teoría de la apariencia, los herbívoros generalistas, para utilizar varias especies de plantas, buscan las partes menos defendidas por compuestos secundarios de efecto dependiente de la dosis (i. e. de tipo cualitativo) (ver Feeny, 1976), en este caso, las hojas maduras.

La capacidad de selección del alimento por parte de los herbívoros de W. urens debe estar relacionada con ciertas características de las hojas que estos deben detectar. En este aspecto juega un papel importante la capacidad sensorial del fitófago para discriminar las partes de la planta de mayor valor nutritivo y menos tóxicas (Schoonhoven, 1972). Los compuestos químicos detectados pueden actuar como fagostimulantes o como inhibidores de la alimentación (Ehrlich & Raven, 1965; Schoonhoven, 1972; Slansky & Feeny, 1977). De la habilidad que un herbívoro tenga para seleccionar su alimento dependerá su crecimiento, desarrollo, fecundidad y sobrevivencia (Badd, 1963; Feeny, 1976).

En cuanto a S. lugens, se puede concluir que es una especie estrechamente ligada a W. urens para su alimentación, dado el reducido ámbito de plantas de las que se alimenta en laboratorio y su capacidad para alimentarse de hojas hispidas. S. histrio, por su parte, prefiere a las hojas maduras sobre las jóvenes, lo cual probablemente puede estar asociado con un factor de naturaleza aleloquímica que este insecto detecta en el alimento y evita. Además, por otro lado, no le afecta la presencia de tricomas urticantes de las hojas. S. histrio es un acridido polífago que seguramente presenta una amplia capacidad para escoger su alimento dentro de un amplio espectro de posibilidades.

I. mexicanus es el caso menos conocido en su biología alimenticia. Se sabe que guarda una estrecha asociación con W. urens, a pesar que no se le encuentra fácilmente en el Pedregal. En los pocos registros realizados se establece que en su gran mayoría estos acrididos fueron localizados sobre W. urens, algunas veces alimentándose de su follaje. Algunas pruebas de laboratorio demostraron que este herbívoro puede alimentarse de Senecio praecox, Buddleia cordata y Verbesina virgata. Por otra

parte, el hecho de que I. mexicanus tenga preferencia por hojas con tricomas urticantes puede ser una evidencia más de la estrecha relación que guarda esta especie con W. urens.

Las preferencias alimenticias que presentan los herbívoros de W. urens tienen relevancia para el análisis del papel que tiene cada bloque del mosaico espacial y temporal de recursos que refleja esta planta. Se requiere un análisis más completo de las preferencias alimenticias de sus herbívoros es requerido para esclarecer más firmemente las características que distinguen a la interacción planta-herbívoro en este sistema, utilizando mayor número de especies de fitófagos, como Autographa biloba, Baratra configurata, y los succionadores Collaria sp. y Myzus persicae, así como otras posibilidades de alimentación que brinda W. urens (yemas foliares, hojas intermedias y hojas con diferente densidad de tricomas). El manejo de un mayor número de categorías de edades y de pubescencia en este tipo de pruebas, pueden ofrecer datos muy importantes para evaluar en detalle el papel de la variabilidad foliar de las plantas, tomando el sistema W. urens-herbívoros como modelo.

CAPITULO VIII

EL PAPEL DE LA DIETA EN EL

DESARROLLO LARVARIO DE

Sphinx lugens Y Lophoceramica pyrrha

EL PAPEL DE LA DIETA EN EL DESARROLLO LARVARIO DE

Sphinx lugens y Lophoceramia pyrrrha.

INTRODUCCION.

La biología nutricional de los herbívoros, en particular de los insectos, ha sido desde hace tiempo estudiada, y no es sino hasta hace veinte años que ha sido incorporada dentro de un contexto ecológico y evolutivo de la asociación herbívoro-planta (ver referencias en Slansky & Scriber, 1982). De la alimentación dependen procesos muy importantes para la sobrevivencia y crecimiento de un insecto fitófago, como son la oviposición, el almacenamiento de nutrientes previo a la formación de la pupa, la diapausa y la migración (Slansky, 1982; Hare, 1983b).

En la calidad del alimento para el herbívoro intervienen tanto los nutrimentos (proteínas y carbohidratos) y agua como los compuestos potencialmente nocivos, los cuales juegan un papel muy importante en la alimentación, crecimiento, sobrevivencia y fecundidad de éstos (Dadd, 1963; Southwood, 1972; Hare, 1983b; McClure, 1983; Raupp & Denno, 1983).

Uno de los grandes problemas al que se enfrentan los insectos herbívoros son las bajas concentraciones de nutrientes que presentan las plantas, sobre todo en cuanto al contenido de proteínas (Southwood, 1972). Russel (1947, en Auerbach & Strong, 1981) encontró que el contenido medio de nitrógeno de aproximadamente 400 especies de plantas es de 2.14%, el cual está muy por debajo del nivel del 4% que como mínimo necesitan los insectos en su dieta (Dadd, 1963). De la cantidad y calidad de alimento dependen la tasa de crecimiento, la tasa de desarrollo, la fecundidad y la sobrevivencia de los herbívoros (Crawley, 1983). La deficiencia de nitrógeno, por ejemplo, puede ser causante de la alta tasa de mortalidad juvenil en los primeros estadios de desarrollo de los insectos fitófagos (White, 1978).

Por otro lado, también es importante señalar el papel de los metabolitos secundarios como mecanismo de defensa de las plantas y como reductores de la calidad nutricional de las hojas (Heeny, 1976; Rhoades & Cates, 1976; Rosenthal & Janzen, 1979).

Los tricomas urticantes de W. urens aparentemente representan un potencial mecanismo de defensa contra herbívoros que puede actuar en dos niveles. Primero como barrera física al ataque, y en segundo lugar, como un mecanismo de ataque químico representado por la secreción urticante que producen. Levin (1973) señala que este tipo de tricomas tiene un papel obvio de defensa contra grandes herbívoros, los cuales aprenden a evadir plantas de Urticaceae, Euphorbiaceae, Loasaceae e Hydrophyllaceae. En este capítulo se busca reconocer el efecto que tienen los tricomas urticantes en la ecología nutricional de dos de los principales herbívoros de W. urens

Sphinx lugens y Lophoceramica pyrria. Lo cual puede aportar información acerca del papel que tienen los tricomas urticantes para esta especie de planta.

Adicionalmente, y debido a que las larvas de L. pyrria por un lado presentan conducta gregaria, y por otro, suelen ocasionalmente alimentarse de manera natural del follaje del tepozán, Buddleia cordata (Loganiaceae), se procedió al montaje de un experimento con cultivos en forma gregaria para cubrir dos objetivos adicionales al primordial que consistió en avaluar el efecto de los tricomas urticantes de W. urens sobre esta especie. Uno de ellos fue establecer las diferencias existentes en el crecimiento y sobrevivencia de L. pyrria cuando se alimenta de su huésped más común con respecto al que experimenta cuando sus larvas son alimentadas con hojas jóvenes y maduras de su huésped accidental (de acuerdo con datos obtenidos simultáneamente a este trabajo por Vergara, tesis en preparación). El otro objetivo de estos cultivos consistió en establecer el papel que tiene la variabilidad existente entre diferentes progenies en la eficiencia biológica de L. pyrria para alimentarse de diferentes recursos, definiendo a una progenie como un conjunto de larvas que proceden de la misma postura de huevos y, por tanto, de la misma hembra.

Las dos especies de herbívoros se seleccionaron principalmente por las diferencias en el comportamiento alimenticio que éstos presentan, tratando de evaluar la relación entre preferencias alimenticias, grado de especialización y efecto sobre el insecto que tienen las características asociadas a la presencia de tricomas urticantes en las hojas (nitrógeno, agua y metabolitos secundarios).

MATERIALES Y METODOS.

1. Metodos generales.

Para conocer el efecto de la presencia de tricomas urticantes en las hojas de W. urens sobre el crecimiento, desarrollo y sobrevivencia de los insectos, se realizaron cultivos de larvas bajo dos tratamientos. En un tratamiento se les sometió a una dieta de hojas lisas, y en otro se utilizaron hojas hispidas con una densidad de tricomas que varió entre 10 y 175 por cm² en el haz, y entre 3.3 y 34.8 por el envés, procurando que las hojas utilizadas para este tratamiento presentaran la máxima densidad de tricomas de acuerdo a su disponibilidad para cada día de colecta.

Los cultivos de las larvas consideradas en este estudio se realizaron de la siguiente manera. Se procuraba que las larvas se colectaran simultáneamente en un periodo relativamente corto hasta alcanzar un tamaño de muestra mínimo de nueve individuos del mismo estadio para cada tratamiento. Los cultivos se realizaron en condiciones relativamente controladas dentro del laboratorio donde las larvas se seleccionaban aleatoriamente para cada tratamiento y se colocaban en cajas de plástico de 10 cm de diámetro por 12 cm de profundidad para los tratamientos con las larvas individuales, y de 20 cm por 8 para los tratamientos con larvas agregadas de L. pyrrha, cubiertas con una malla comercial. Para mantener la humedad de las cajas se les colocaba un algodón humedecido.

Las larvas fueron alimentadas con una frecuencia de 1-4 días, procurando evitar la desecación de las hojas.

De manera general, en los cultivos se obtuvieron y compararon los valores promedio de los siguientes parámetros:

a) Peso larvario instantáneo. Es el valor promedio del peso fresco de las larvas en mg sin tomar en cuenta el estadio en que estas se encuentran el día en que se realiza la medición, ya que las larvas no mudan simultáneamente. Esta medida se considera para el análisis de datos a hasta que algunas larvas de cualquier tratamiento alcanza el estado de pupa.

b) Peso adquirido. Es el promedio del peso fresco en mg que tienen las larvas al inicio de cada etapa de desarrollo, excepto el peso adquirido en pre-pupa, el cual se define aquí como el peso máximo de las larvas antes de pasar al estado de pupa. Esta medida es independiente del tiempo que tardan las larvas en pasar de una etapa a otra.

c) Duración del estadio. Es el tiempo promedio en días que transcurre entre la detección de una muda y la detección de la siguiente. La muda se reconoce por la presencia de la exuvia en la caja de cultivo.

2. Cultivos individuales de S. lugens.

Para conocer el efecto de la presencia de tricomas urticantes de las hojas de U. urens en la dieta de S. lugens, se montaron cultivos experimentales utilizando hojas hispidas y lisa de esta planta. Para este fin se colectaron larvas de esta especie del 20 al 22 de agosto de 1985 en el Pedregal de San Angel, durante el cual se procuró obtener larvas de estadios iniciales que tuvieran edad similar, sin embargo, debido a la escasez de larvas en el campo, se utilizaron únicamente nueve individuos del tercer estadio por tratamiento al inicio del experimento, todos los cuales presentan un peso fresco similar. Debido al avanzado desarrollo de las larvas utilizadas, se desconoce el efecto de la alimentación previa de los individuos sobre los parámetros considerados.

3. Cultivos individuales de L. pyrrha.

Para conocer el efecto de la presencia de tricomas urticantes de las hojas de U. urens en la dieta de L. pyrrha, se realizaron dos cultivos experimentales con 15 larvas tratadas en forma individual cada uno utilizando hojas hispidas y lisas, al igual como se hizo para S. lugens.

Las larvas destinadas a este cultivo se colectaron el 10 de octubre de 1985 en el Pedregal de San Angel y constituían una sola progenie, de modo que se redujo considerablemente el efecto de la alimentación previa sobre los parámetros considerados para este estudio.

En el cultivo, durante cada cambio de alimento se pesaban tanto las larvas como cantidades conocidas de follaje fresco (1 g aproximadamente), los restos de hojas no consumidas y las excretas. Tanto los restos no consumidos como las excretas se sometían a secado a 40°C durante 48 horas para obtener peso seco, posteriormente se guardaban en bolsas de papel para someterlas a análisis de nitrógeno total usando el autoanalizador automático de nitrógeno Technicon-II (1977a, b), cuya determinación se basa en la técnica de Kjeldahl (ver McKenzie & Wallace, 1954).

El consumo del alimento fue estimado por una técnica estándar conocida como método gravimétrico (Waldbauer, 1968; ver Apéndice B).

El crecimiento de las larvas en términos de peso seco fue determinado por la ganancia en peso fresco y por el contenido de agua en las larvas, el cual fue estimado utilizando una curva patrón en datos de 30 orugas de diferentes estadios las cuales fueron pesadas en fresco ahogadas en agua, secadas a 40°C durante 48 horas, y vueltas a pesar para conocer la relación entre peso fresco y peso seco. Debido a que las larvas pierden peso durante la muda y antes de pasa al estado de pupa, se ignoraron estos datos para la aplicación de los parámetros descritos abajo.

Para los dos últimos estadios de las larvas se calcularon

los siguientes parámetros de crecimiento y eficiencia de alimentación (Waldbauer, 1968; Kozlovsky, 1968):

- TCr : Tasa Absoluta de Crecimiento = mg (peso seco) de alimento ingerido por día = TCo X ECI

- TCo : Tasa Absoluta de Consumo = mg (peso seco) de alimento ingerido por día

- DA : Digestibilidad Aproximada (también llamada Eficiencia de Asimilación) = ((mg de alimento ingerido en peso seco) - (mg de heces en peso seco)) (100) / (mg de alimento ingerido en peso seco)

- ECD : Eficiencia de Conversión de Alimento Digerido (también llamada Eficiencia Neta de Crecimiento) = (mg de biomasa obtenida en peso seco) (100) / (mg de alimento ingerido en peso seco) (mg de heces en peso seco)

- ECI : Eficiencia de Conversión de Alimento Ingerido (también llamada Eficiencia Bruta de Crecimiento) = (mg de biomasa obtenida en peso seco) (100) / (mg de alimento ingerido en peso seco)

- MM : Unidad de Peso Larvario Medio, calculado como el promedio de la diferencia entre el peso de cada estadio (en mg de peso seco)

El valor de MM es utilizado para calcular las siguientes tasas relativas:

- TRCr : Tasa Relativa de Crecimiento = TRr/MM = TRCo X ECI

- TRCo : Tasa Relativa de Consumo = CR/MM

Se utilizaron las tasas relativas para minimizar cualquier variación en los datos debido a las posibles diferencias entre las larvas bajo distinto tratamiento.

Además se calcularon los siguientes parámetros para describir la utilización de nitrógeno (ver Slansky & Feeny, 1976):

- TCN : Tasa Absoluta de Consumo de Nitrógeno = mg de biomasa de nitrógeno por día

- TAN : Tasa Absoluta de Acumulación de Nitrógeno = mg de nitrógeno obtenido por día

- EUN : Eficiencia de Utilización de Nitrogeno = mg de biomasa de nitrógeno obtenido, entre mg de nitrógeno ingerido por 100 y las tasas relativas:

- TRCN : Tasa Relativa de Consumo de Nitrógeno = TCN/MM

- TRAN : Tasa Relativa de Acumulación de Nitrógeno = TAN/MN

La cantidad de nitrógeno obtenido por cada larva experimental fue determinada restando el nitrógeno de las heces del nitrógeno ingerido por larva. Se asumió que la eficiencia para convertir el nitrógeno asimilado en biomasa de nitrógeno larvario era del 100 %, aunque se debe tomar en cuenta que cierta cantidad desconocida de nitrógeno asimilado es excretado en la forma de ácido úrico, alantoina, ácido alantoico y otros compuestos (Bursell, 1967) Es por esto que el EUN es una medida sobreestimada de la eficiencia de asimilación de nitrógeno real.

Para el análisis de los parámetros de crecimiento y eficiencias de alimentación, así como los de utilización de nitrógeno, se tomaron en cuenta sólo el último y penúltimo estadio, independientemente del número de éstos que las larvas presenten.

4. Cultivos agregados de L. pyrrha.

Para estos cultivos se colectaron larvas en el Pedregal de San Angel durante la tercera semana de agosto. Durante la colecta las larvas eran colocadas por progenie en cajas de plástico separadas. Se seleccionaron de estas cuatro progenies constituidas por 92-103 larvas jóvenes del primer estadio, a cada una de las cuales se le asignó un número para identificarlas y fue dividida en cuatro grupos constituidos por 19-25 larvas, cada uno de los cuales se sometió a una de las cuatro dietas siguientes: hojas intermedias hispidas (WH) y lisas (WL) de W. urens y hojas jóvenes (BJ) y maduras (BM) del tepozán, Buddleia cordata. De esta manera se tenían en total 16 tratamientos diferentes (4 dietas por 4 progenies).

Las orugas eran alimentadas cada 3-5 días evitando siempre la desecación de las hojas. Cada vez que el alimento se renovaba las orugas en cada tratamiento se contaban y se les ofrecía de 5 a 10 g de follaje fresco, dependiendo del tamaño que éstas fueran adquiriendo. Las orugas se pesaban cada 6-10 días para evitar su manipulación continua. El follaje utilizado se colectaba de varios individuos de plantas manteniéndose el mismo criterio de selección durante todo el cultivo para cada tipo de hojas. En el caso de B. cordata las hojas jóvenes y maduras se colectaban del mismo individuo en el mismo día de colecta. Como al inicio del tratamiento el peso de las larvas no era detectado por la balanza, éstas no fueron pesadas sino hasta los cuatro días de tratamiento.

El cultivo se extendió hasta la pupación o muerte de la última larva en cada tratamiento, con el fin de conocer la cantidad de larvas que sobrevivían al estado de pupa. Las pupas al final fueron pesadas registrando el día en que formaron la pupa para determinar la duración del estado larvario.

Los pesos larvarios instantáneos obtenidos antes de que estas pasaran al estado de pupa, fueron comparados por progenie y

por dieta con un análisis de varianza de dos vías para muestras de diferente tamaño, asimismo se les analizó estadísticamente de manera global con un análisis de varianza de dos vías por el método de los cuadrados ponderados de los promedios. Los pesos promedio de las pupas fueron sometidos a un análisis de varianza de dos vías por el método de las constantes ajustadas.

Las curvas de sobrevivencia fueron comparadas por pares para discriminar el efecto de la dieta y de la progenie con una prueba de rango logarítmico de Peto & Peto (Pyke & Thompson, 1986). Asimismo se analizaron las curvas de sobrevivencia globales (sin considerar progenie) tomando en cuenta la suma de los datos de las cuatro progenies.

A causa de que este experimento se basó en cultivos con larvas agregadas fue imposible rescatar los datos individuales de cada larva, por lo cual, los datos se manejan sin discriminar estadios de desarrollo.

RESULTADOS.

1. Cultivos individuales de S. lugens.

El peso larvario instantáneo de S. lugens es ligeramente mayor bajo una dieta de hojas hispídas que bajo una de hojas lisas (Figura 8.1). Sin embargo las Figuras 8.2 y 8.3 muestran como el peso adquirido en la pre-pupa y en el quinto estadio así como la duración de este último no difieren bajo los dos tratamientos. La única diferencia significativa observada, es la menor duración del cuarto estadio bajo una dieta de hojas hispídas respecto a la de hojas lisas ($t=3.46$; $P<0.05$; g.l.=6). Esto significa que, probablemente, debido a la mayor tasa de crecimiento de larvas de S. lugens alimentadas con hojas hispídas, de modo que el período de alimentación en esta etapa no tuvo que ser tan largo para lograr el peso suficiente para pasar al siguiente estadio de desarrollo.

2. Cultivos individuales de L. pyrrha.

El número de estadios larvarios registrados para L. pyrrha es de cinco (Carbajal, 1975), sin embargo en los ensayos experimentales el número de éstos varió de la siguiente manera: de ocho larvas que lograron pupar bajo el tratamiento de hojas hispídas una presentó tres estadios, otra presentó cuatro, tres presentaron seis, y las tres restantes siete ($\bar{x}=5.8$); en tanto que de once larvas que puparon bajo la dieta de hojas lisas una presentó tres estadios, otra cuatro, y grupos de tres larvas presentaron cinco, seis y siete estadios cada uno ($\bar{x}=5.5$), no encontrándose diferencias significativas entre los promedios ($t=0.33$; $P>0.5$; g.l.=17). Las larvas en ambos tratamientos puparon en el período comprendido entre los 95 y los 142 días de cultivo. Carbajal (1975), por su parte, registra 54 días de desarrollo en un cultivo iniciado el 23 de Julio de 1969 y 87 días en un cultivo iniciado el 31 de Julio de 1970. Lo cual indica que en las larvas tratadas en este experimento su desarrollo fue 2 a 3 veces mayor.

El peso larvario instantáneo de L. pyrrha obtenido en condición aislada, por efecto de una dieta de hojas hispídas de H. urens no difiere del obtenido bajo una dieta de hojas lisas (Figura 8.4), asimismo no hay diferencias al comparar el peso adquirido en cada estadio (Figura 8.5), excepto el quinto, donde el peso es significativamente mayor en larvas sometidas a una dieta de hojas lisas. Por tanto, también se encuentra que el peso promedio de las larvas no es estadísticamente distinto en ambos tratamientos.

Por otra parte, al comparar la duración de cada estadio (Tabla 8.1) se encuentra que no existen diferencias significativas en este parámetro entre larvas sometidas a los dos tratamientos.

Al revisar las características del crecimiento y utilización del nitrógeno del penúltimo y último estadio de L. pyrrha (Tabla

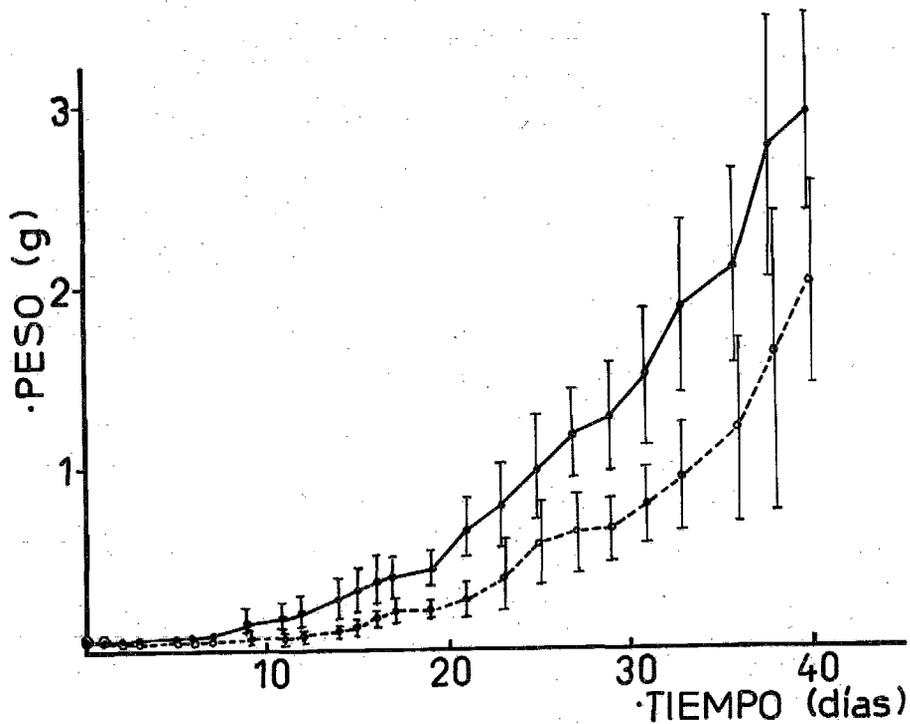


Figura 8.1. Peso larvario instantáneo ($\bar{x} + EE$) durante el crecimiento de *S. lugens* cuando es sometido a dos dietas; hojas hispidas (●—●) y lisas (○-----○) de *W. urens* (n inicial = 9).

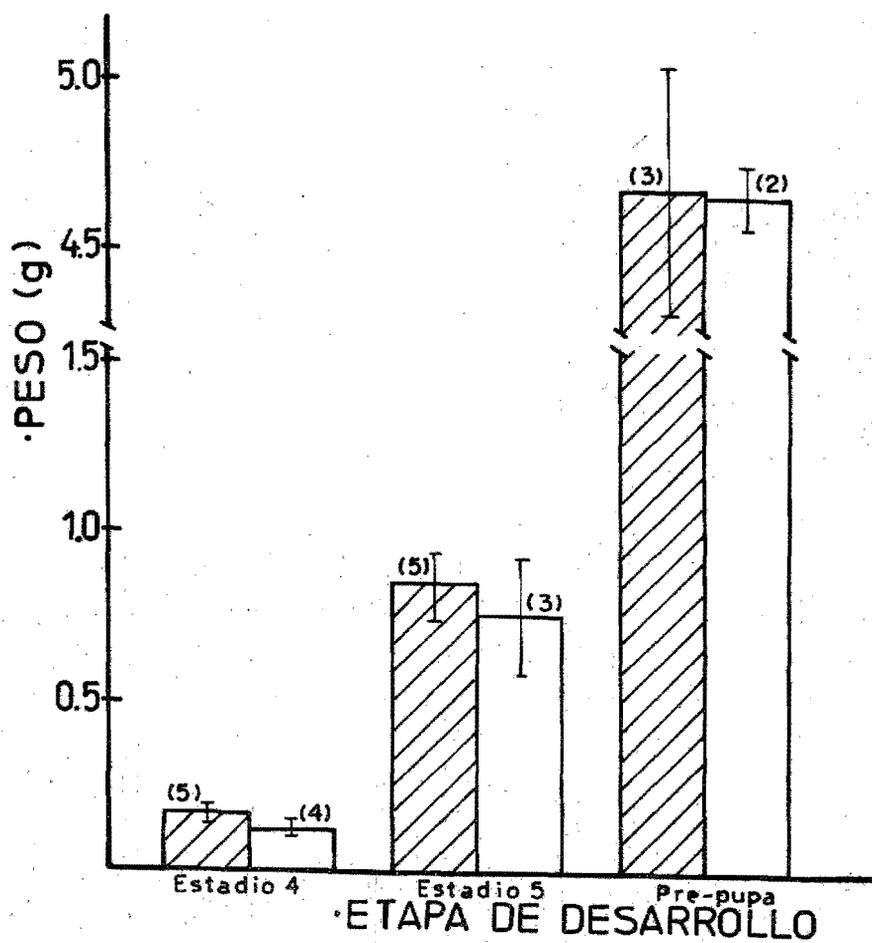


Figura 8.2. Peso adquirido ($\bar{x} \pm EE$) en 3 etapas de desarrollo de *S. lugens* sometido a dos dietas: hojas hispadas (▨) y lisas (□) de *W. urens*. Los números entre paréntesis señalan el tamaño de muestra.

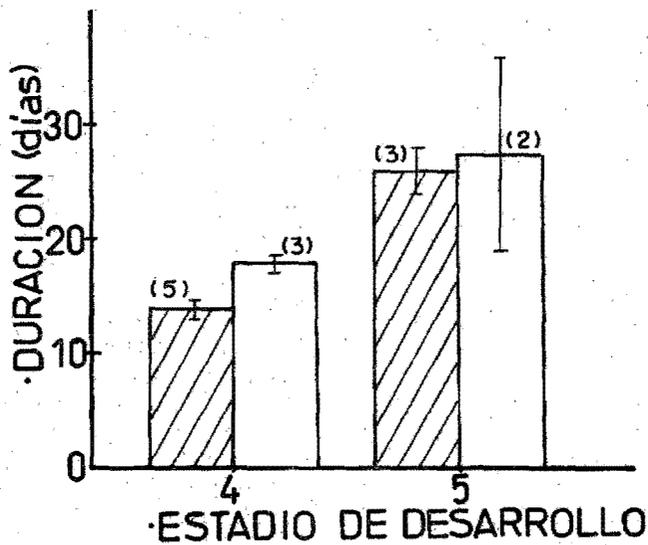
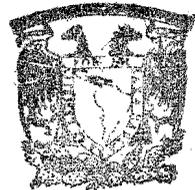


Figura 8.3. Duración de los dos últimos estadios larvarios ($\bar{x} + EE$) de *S. lugens* sometido a dos dietas: hojas despidas (▨) y lisas (□) de *W. urens*. El número entre paréntesis señala el tamaño de muestra.



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

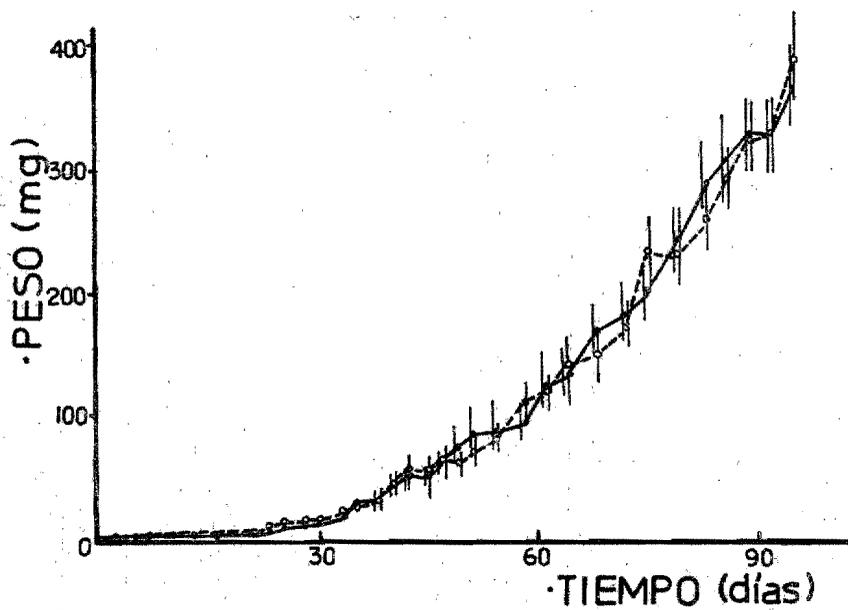


Figura 3.4. Peso instantáneo fresco ($\bar{x} \pm EE$) de *L. pyrrena* cuando es sometida a dos dietas diferentes: hojas hispídas (●—●) y lisas (○---○) de *W. urens* (n inicial = 15).

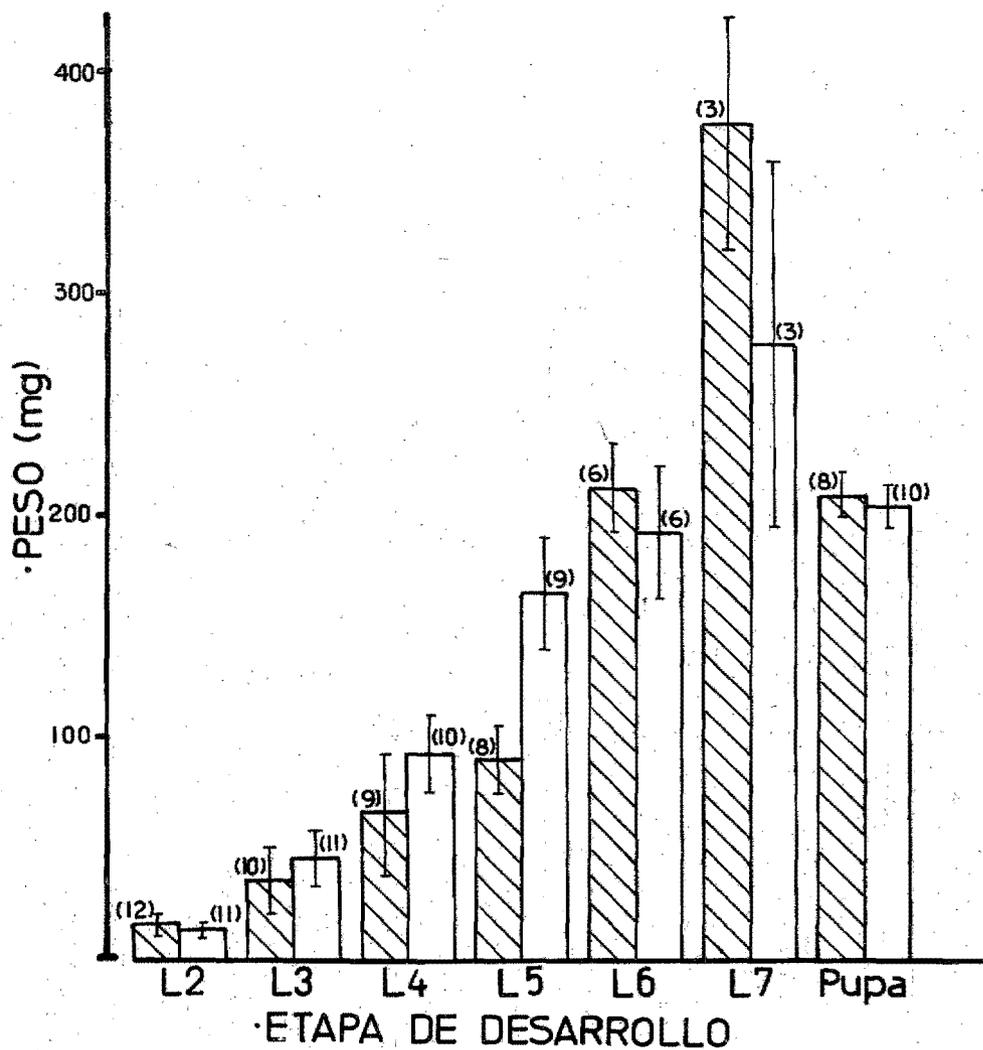


Figura 8.5. Peso adquirido ($\bar{x} \pm EE$) en cada etapa de desarrollo de *L. pyrrha* sometida a dos dietas: hojas híspidas (▨) y lisas (□) de *W. urens*. Los números indican el tamaño de muestra. Los datos son mostrados sin considerar el número de estadios que presentó cada individuo en su desarrollo.

Tabla 8.1 Duración de cada estadio larvario de L. pyrrha sometida dos dietas: hojas hispídas y lisas de W. urens. Los datos están representados sin considerar el N^o de estadios que presentó cada individuo durante el desarrollo. Los números entre paréntesis indican el tamaño de muestra.

Estadio larvario	días \pm EE		P*
	Hojas Híspidas	Hojas Lisas	
1	27.7 \pm 3.5 (12)	25 \pm 3.1 (11)	n.s.
2	10.5 \pm 2.0 (10)	18.0 \pm 4.3 (11)	n.s.
3	16.3 \pm 3.7 (10)	19.7 \pm 4.5 (11)	n.s.
4	17.1 \pm 7.85 (9)	17.0 \pm 2.5 (10)	n.s.
5	25.8 \pm 4.6 (6)	16.8 \pm 3.9 (9)	n.s.
6	31.5 \pm 5.9 (6)	22.8 \pm 3.1 (6)	n.s.
7	21.3 \pm 6.4 (3)	24.3 \pm 9.2 (3)	n.s.

* Prueba de t para muestras independientes; n.s. = no significativo.

8.2) se encuentra lo siguiente:

a) Las hojas intermedias hispidas de W. urens tiene significativamente mayor contenido de agua ($t=9.95$; $P<0.001$; $g.l.=15$) y de nitrógeno ($t=5.34$; $P<0.001$; $g.l.=9$) que las hojas lisas de la misma edad.

b) No existen diferencias significativas ($P>0.05$) en la duración, digestibilidad aproximada (DA), tasa relativa de crecimiento (TRCr), eficiencia de utilización de nitrógeno (EUN) y tasa relativa de acumulación de nitrógeno (TRAN) en ambos estadios de desarrollo de L. pyrrha por efecto de la dieta.

c) Las tasas relativas de consumo (TRCo) son significativamente mayores bajo una dieta de hojas lisas, tanto para el penúltimo estadio ($t=2.91$; $P<0.01$; $g.l.=15$) como para el último ($t=3.07$; $P<0.005$; $g.l.=14$). Asimismo se observa como la TRCo es mayor durante el penúltimo con respecto al último, tal como se ha encontrado en otros insectos fitófagos (Waldbauer, 1968; Scriber & Keen, 1976).

d) La tasa relativa de consumo de nitrógeno (TRCN) es significativamente mayor en larvas sometidas a una dieta de hojas lisas durante el penúltimo estadio ($t=2.54$; $P<0.025$; $g.l.=15$), sin embargo este parámetro no difiere estadísticamente en larvas del último estadio ($t=1.30$; $P>0.2$; $g.l.=14$).

La relevancia de los resultados anteriores radica en que la tasa de consumo de biomasa está inversamente relacionada con el contenido de nitrógeno de las hojas de W. urens, de modo que la TRCN manifiesta una tendencia a alcanzar un valor similar bajo las dos dietas. Esto es, mientras menor contenido de nitrógeno tenga el alimento, mayores serán las necesidades de consumo de las larvas para alcanzar los niveles mínimos de acumulación de este nutrimento.

Al comparar los valores de los parámetros de crecimiento y de utilización de nitrógeno de L. pyrrha obtenidos en las condiciones en que estos cultivos se realizaron, con los promedios y valores extremos registrados por Slansky & Scriber (1982) y por Scriber & Slansky (1979) para el orden Lepidoptera (Tabla 8.3), se observa que las eficiencias de utilización de biomasa (ECD y ECI) y las TRCr para esta especie están fuera y por debajo del ámbito registrado, en tanto que las TRCo están dentro del ámbito y por debajo del promedio. Las DA, por su parte, se encuentran dentro del ámbito y por encima del promedio registrado. Por otro lado, se encuentra que, mientras los valores obtenidos de la EUN se encuentran dentro del ámbito registrado, las TRAN están fuera y muy por debajo de los valores obtenidos por estos autores.

Estas diferencias tan notables pueden estar asociadas, por un lado, al considerable tiempo de desarrollo de las larvas en cada estadio (Tabla 8.1), y por otro, a las grandes cantidades de

Tabla 8.2 Características del crecimiento y de utilización de nitrógeno del penúltimo y último estadio de larvas de *L. pyrrha* (Druce) alimentadas con hojas hispidas y lisas de *W. urens*, relacionadas con el contenido de agua y nitrógeno de las hojas. Los -- valores son $\bar{x} \pm EE$.

	HOJAS HISPIDAS		HOJAS LISAS	
	penúltimo estadio	último estadio	penúltimo estadio	último estadio
Contenido de agua foliar (% peso fresco).	72.2 \pm 0.6 (15)		61.8 \pm 0.8 (17)	
Contenido de nitrógeno foliar (% peso seco).	3.3 \pm 0.2 (10)		2.6 \pm 0.1 (10)	
n larvas	7	7	10	9
Duración del estadio (días).	23.9 \pm 4.2	36.6 \pm 4.9	24.1 \pm 5.4	31.7 \pm 1.3
DA (%)	75.76 \pm 2.65	61.40 \pm 6.43	72.18 \pm 3.82	49.26 \pm 3.85
ECD (%)	7.04 \pm 1.35	10.18 \pm 1.92	6.87 \pm 1.07	11.61 \pm 1.43
ECI (%)	5.18 \pm 0.79	5.82 \pm 0.84	4.62 \pm 0.49	5.36 \pm 0.35
MM (mg)	31.36 \pm 5.79	54.81 \pm 0.37	30.35 \pm 3.86	51.79 \pm 2.09
TRCr	0.040 \pm 0.004	0.027 \pm 0.003	0.041 \pm 0.005	0.033 \pm 0.005
TRCo	0.78 \pm 0.02	0.46 \pm 0.01	0.88 \pm 0.02	0.58 \pm 0.03
EUN (%)	71.02 \pm 3.24	56.78 \pm 4.89	74.26 \pm 4.11	52.00 \pm 3.45
TRCN	0.026 \pm 0.001	0.016 \pm 0.002	0.023 \pm 0.001	0.015 \pm 0.0004
TRAN	0.019 \pm 0.002	0.009 \pm 0.001	0.017 \pm 0.001	0.008 \pm 0.0004

Tabla 8.3 Utilización cuantitativa del alimento y de nitrógeno registrados en larvas de lepidópteros, comparada con los datos obtenidos para L. pyrrha.

Parámetro de crecimiento	REGISTRADO		<u>L. pyrrha</u>
	\bar{x}	Ambito	Ambito
TRCr *	0.29	0.06-0.62	0.027-0.041
TRCo *	1.95	0.07-4.80	0.46-0.88
DA (%)*	45	24-68	49.3-75.8
ECD (%)*	43	18-77	6.9-11.6
ECI (%)*	19	9-34	4.6-5.8
EUN (%)**	_____	28.2-93.5	52.0-74.3
TRAN **	_____	6.1-81.7	0.008-0.019

* Slansky & Feeny (1982), para lepidópteros que se alimentan de follaje arbustivo.

** Scriber & Feeny (1979).

alimento ingerido no transformados en biomasa larvaria y al elevado contenido de nitrogeno en las heces ($3.76 \pm 0.09\%$ en larvas sometidas a hojas hispidas, y $2.50 \pm 0.09\%$ en larvas sometidas a hojas lisas; $t=9.54$, $P<0.001$, $g.l.=18$).

Es necesario tomar en cuenta dos problemas importantes en este tipo de cultivos que influyen en el manejo de datos y que son considerados por Waldbauer (1968). Uno es que las hojas cortadas para estudios nutricionales cambian rapidamente debido a la degradación bioquímica, a cambios en las relaciones hidricas e iónicas y a ataques microbianos. Otro problema es la dificultad que se tiene para separar la seda del alimento no comido y de las heces, lo cual provoca que la ECD quede sobreestimada en los cálculos.

3. Crecimiento larvario en los cultivos agregados .

Al analizar la Figura 8.6 que representa el peso instantáneo de larvas de las cuatro progenies de L. pyrrha sometidas a cuatro dietas diferentes (WH, WL, BJ y BM), se encuentra lo siguiente:

a) El crecimiento de L. pyrrha bajo dietas BJ y BM es mayor que bajo WH y WL, excepto para la progenie 4 (Figura 8.6d) donde el peso de las larvas bajo dieta BM no guarda diferencias significativas con el obtenido por las de la misma progenie alimentadas bajo WH. Asimismo los pesos promedio de las larvas de las progenies 1 y 2 alimentadas con BJ, BM y WH (Figura 8.6a y b) no guardan diferencias significativas entre si a los 48 días de cultivo.

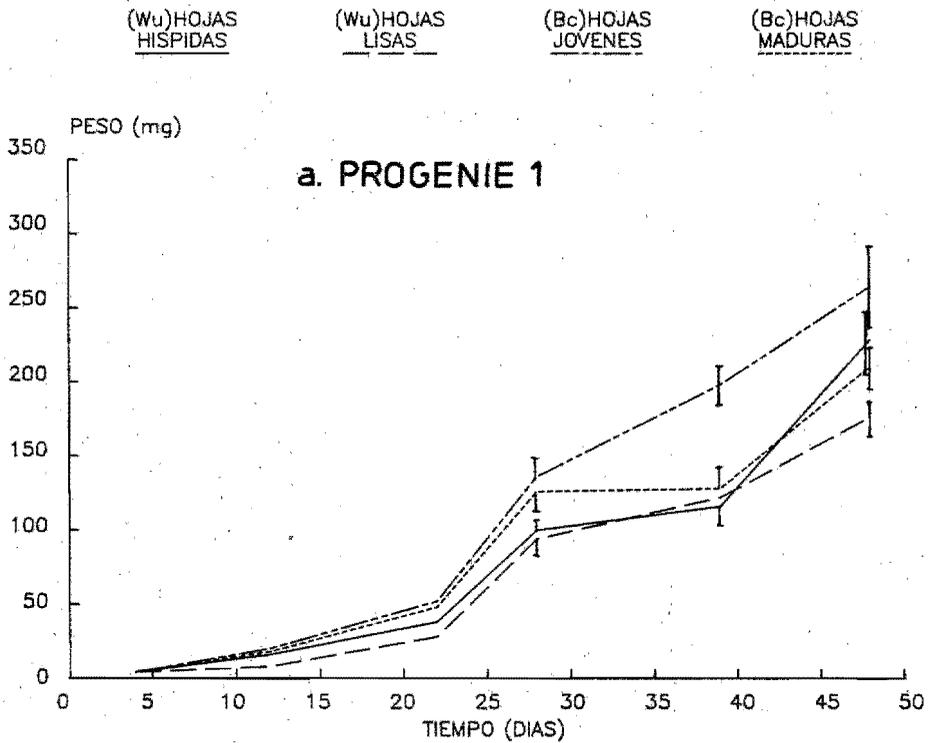
b) En general, el peso de las larvas sometidas a dieta BJ es mayor que de las que se alimentaron de BM, excepto para las cohortes 2 y 3, donde las curvas de crecimiento son muy similares bajo estas dietas.

c) Generalmente el peso de L. pyrrha de los 4 a los 39 días de cultivo no difiere significativamente entre las larvas sometidas a WH y WL, sin embargo, a los 48 días en todas las progenies el peso alcanzado por las larvas es significativamente mayor bajo dieta WH que bajo WL.

Por otra parte, al analizar el patrón promedio de estas curvas de crecimiento en función de la dieta (Figura 8.7), se observa que :

a) Los pesos promedio alcanzados a los 48 días de cultivo por las larvas sometidas a las dietas BJ, BM y WH son significativamente mayores al alcanzado por éstas bajo dieta WL.

b) Las curvas de crecimiento debidas a BM y WH no difieren significativamente entre si, existiendo diferencias solo a los 39 días, donde el peso de las larvas es mayor bajo dieta BM.



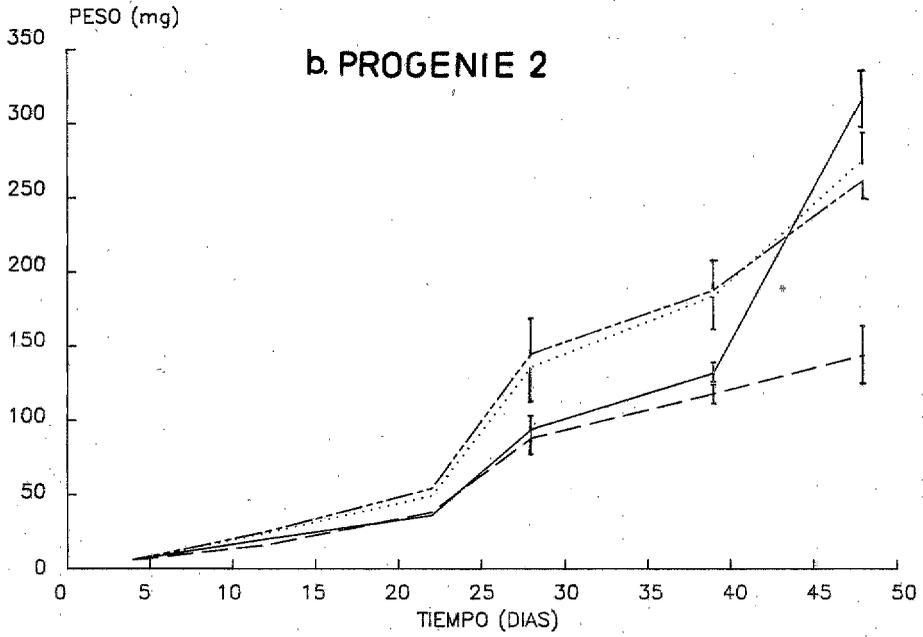
Figuras 8.6a-d. Peso larvario instantáneo ($\bar{x} + EE$) por efecto de la dieta en cuatro progenies de *L. pyrrha*. Dietas: hojas hispidas y lisas de *W. urens* (Wu), y hojas jóvenes y maduras de *B. cordata* (Bc).

(Wu)HOJAS
HISPIDAS

(Wu)HOJAS
LISAS

(Bc)HOJAS
JOVENES

(Bc)HOJAS
MADURAS

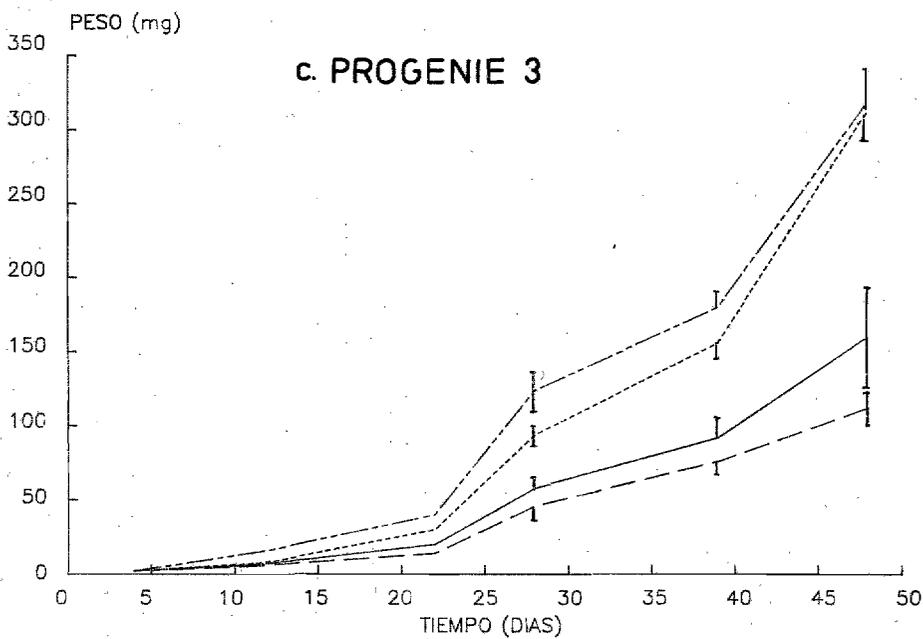


(Wu)HOJAS
HISPIDAS

(Wu)HOJAS
LISAS

(Bc)HOJAS
JOVENES

(Bc)HOJAS
MADURAS

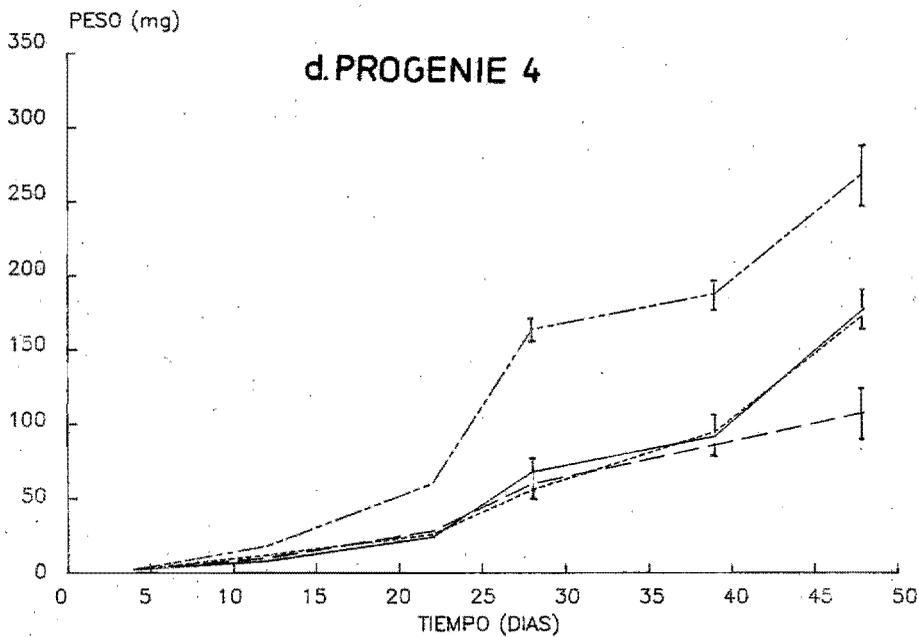


(Wu)HOJAS
HISPIDAS

(Wu)HOJAS
LISAS

(Bc)HOJAS
JOVENES

(Bc)HOJAS
MADURAS



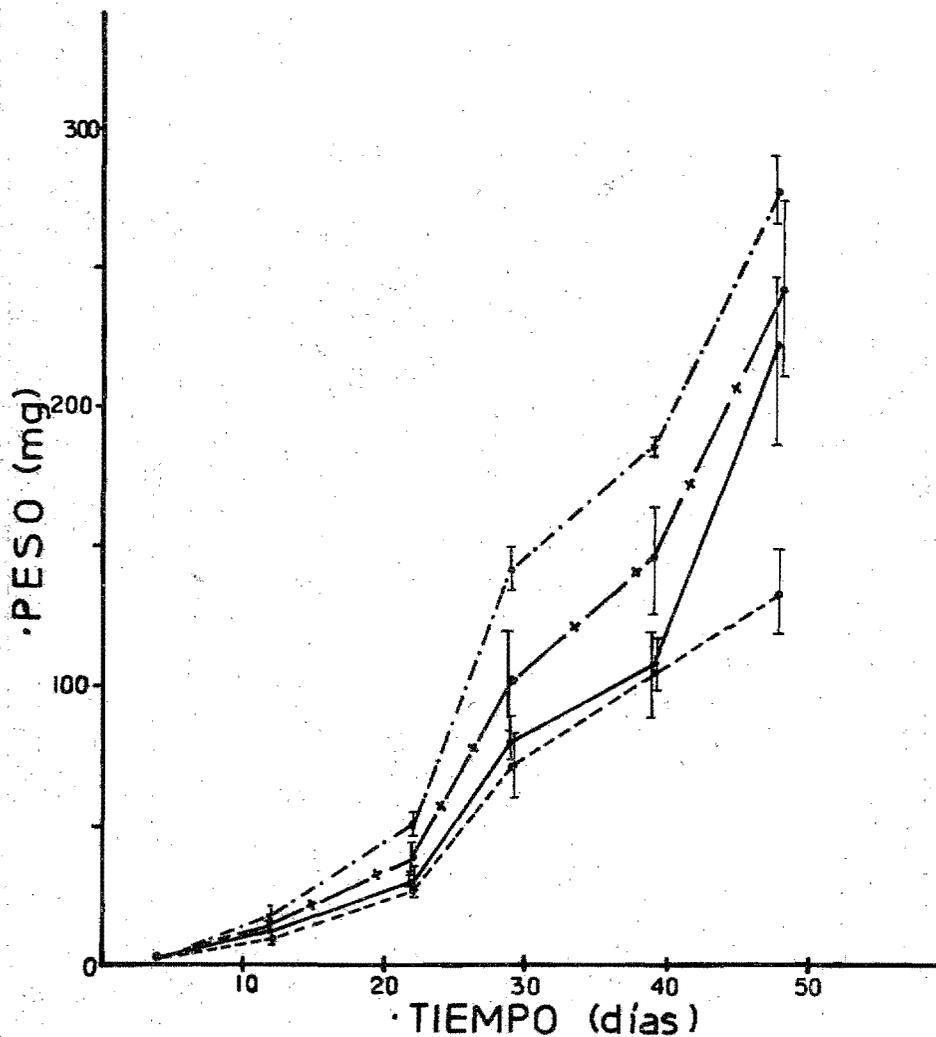


Figura 8.7. Peso larvario instantáneo ($\bar{x} \pm EE$) en cultivos agregados de *L. pyrria* sometida a cuatro dietas: hojas jóvenes (---△---) y maduras (---×---) de *B. cordata*, y hojas hispidas (—●—) y lisas (---□---) de *W. urens*. Obtenido a partir de los datos promedio de 4 progenies de larvas.

c) La tasa de crecimiento en peso bajo una dieta BJ es mayor que bajo una WH.

d) Durante los primeros días de crecimiento considerados el peso bajo es significativamente mayor al alcanzado bajo dieta BM. Sin embargo, a los 48 días las larvas sometidas a estas dos dietas alcanzan el mismo peso instantáneo promedio. Esto significa que las larvas alimentadas bajo dietas BJ y BM siguen diferentes rutas de crecimiento, pero al fin de cuentas, alcanzan el mismo peso.

e) Las larvas sometidas a las dietas WH y WL no presentan diferencias significativas en su peso instantáneo alcanzado durante los primeros 39 días de cultivo, pero a los 48 días este es significativamente mayor bajo una dieta de WH (ver también los casos de cada progenie individual en la Figura 8.6, donde se presenta este hecho.

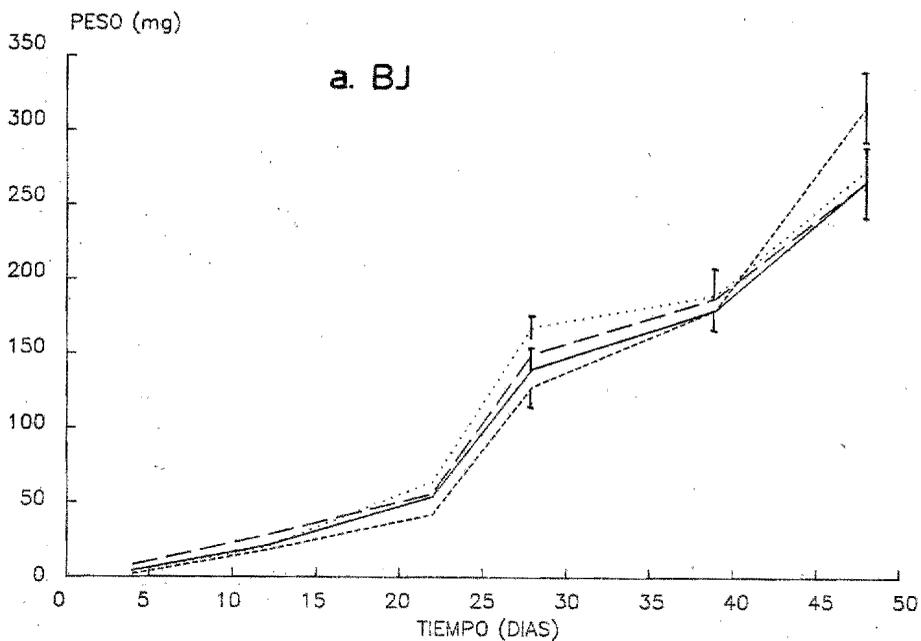
Por lo anterior, se puede establecer que la tasa de crecimiento de las larvas de L. pyrrha es mayor bajo una dieta de hojas de B. cordata que bajo una de hojas de W. urens, su hospedero más utilizado. Asimismo se encuentra que esta tasa es mayor bajo dieta BJ, similar bajo BM y WH y muy baja cuando las larvas se alimentan de WL. Por otra parte se encuentra que mientras en la progenie 2 el peso fresco larvario es mayor bajo WH que bajo BM, en la progenie 3 esta relación es contraria (ver Figuras 8.6b y 8.6c), lo cual sugiere que la naturaleza de cada progenie tiene un papel relevante en la eficiencia de explotación de un recurso.

Al comparar las mismas curvas de la Figura 8.6, pero manejadas de tal forma que nos permita distinguir las diferencias entre el peso instantáneo por efecto de la progenie más que de la dieta, se obtiene la serie de graficas de la Figura 8.8, las cuales muestran lo siguiente:

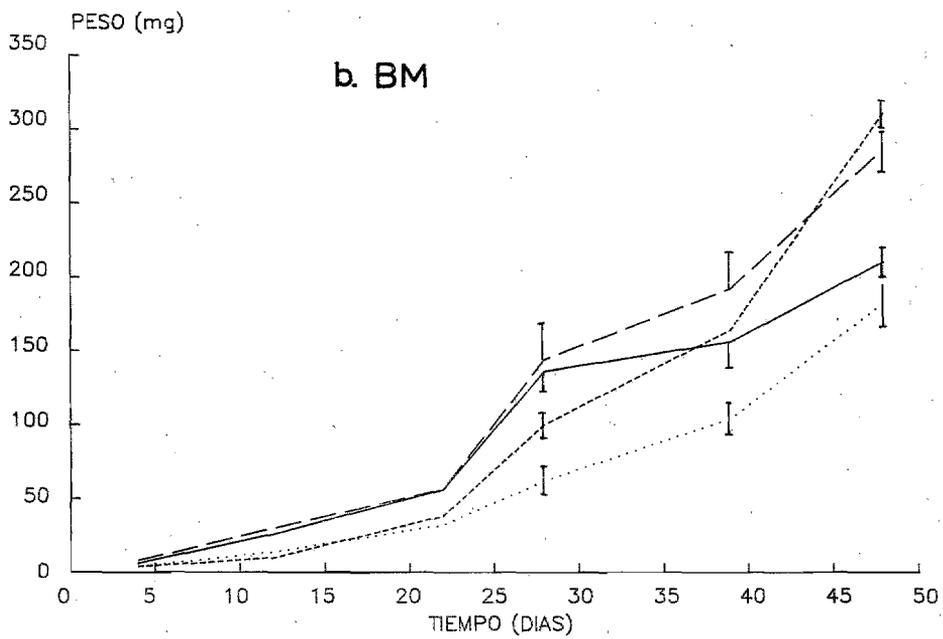
a) Las tasas de crecimiento de las diferentes progenes son muy similares entre sí bajo una dieta BJ (Figura 8.8a). Esto puede deberse al posible alto valor nutricional de esta dieta que permite crecer a las larvas de todas las progenes a una tasa de crecimiento mayor en comparación a las otras dietas. Este hecho contrasta con las diferencias existentes en el patrón de las curvas de crecimiento de las cuatro progenes bajo las tres dietas restantes (Figura 8.8b, c y d), lo cual parece estar asociado a las características que diferencian a cada progenie a través del tiempo de cultivo, como puede ser la proporción de estadios, parasitosis y atributos genéticos.

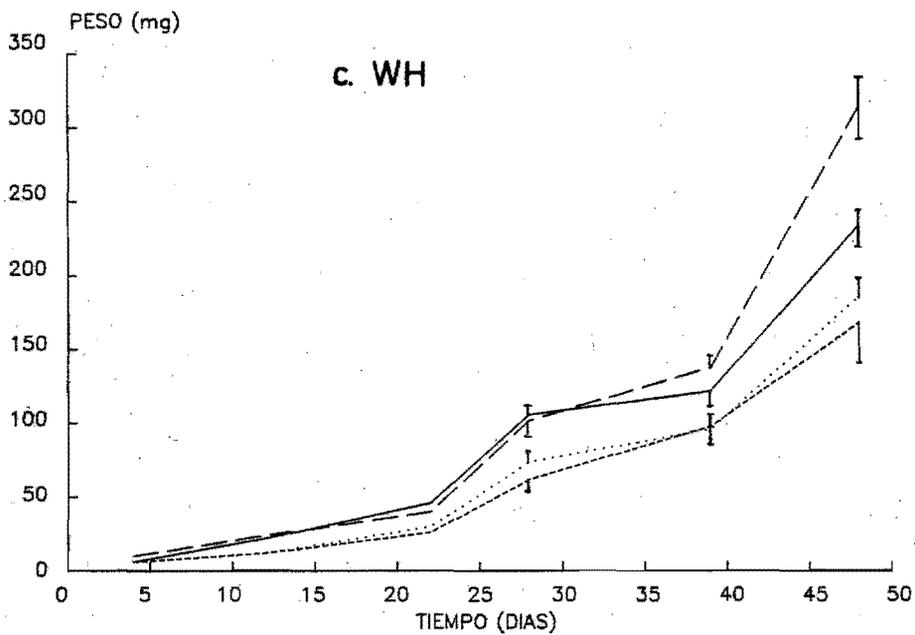
b) La progenie 3 que, con respecto a las progenes 1 y 2, presenta una mayor tasa de crecimiento bajo dieta BM, también presenta, bajo dietas WH y WL, una tasa de crecimiento menor que aquellas.

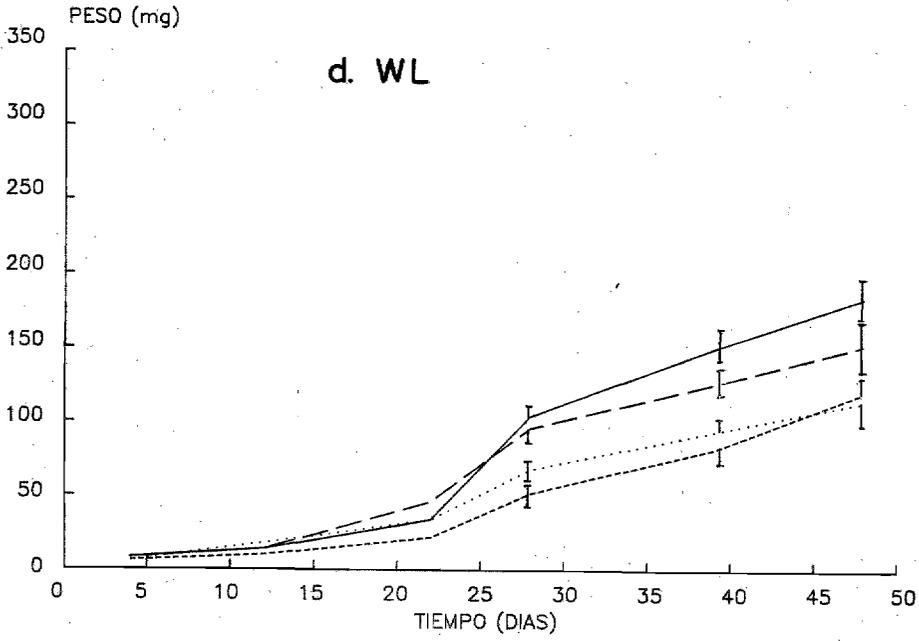
c) La progenie 4, bajo las dietas BM, WH y WL siempre presenta menor



Figuras 8.8a-d. Peso larvario instantáneo de 4 progenies de *L. pyrrha* sometida a cuatro dietas: hojas jóvenes (BJ) y maduras de *B. cordata* (BM) y hojas hispadas (WH) y lisas (BL) de *W. urens*. Progenie 1 (—), 2 (---), 3 (----), y 4 (.....). Las barras indican el error estándar asociado al promedio.







peso que las demás progenies.

Este panorama podría reflejar la existencia de progenies que presentan mayor tasa de crecimiento con respecto a otras bajo un tipo de dieta, y con menor tasa, respecto a las demás progenies, con otras dietas. Así por ejemplo, en general, la progenie 3 tiene mayor tasa de crecimiento bajo las dietas con hojas de B. cordata (BJ y BM) que las progenies 1 y 2, mientras que estas últimas presentan mayor tasa de crecimiento al alimentarse del follaje de W. urens (WH y WL) con respecto a la 3. La progenie 4, cuya tasa de crecimiento bajo dieta BM es mucho menor respecto a la de las demás progenies y, bajo dietas WH y WL esta es igual a la de la 3 y menor a la de la 1 y 2, parece ser la menos exitosa al ser sometida a las dietas consideradas en este estudio. No obstante al parecer, bajo determinadas dietas diferentes progenies presentan una tasa de crecimiento diferencial ligado a las características asociadas su biología, aunque también una progenie no puede ser más exitosa que las demás en todo el ámbito de posibles dietas, sino que se presenta una variabilidad tal, que permite a unas progenies utilizar más eficientemente un recurso que otras, mientras que estas últimas lo pueden hacer con mayor éxito relativo bajo otro recurso.

Los pesos de las larvas de L. pyrrha a los 48 días de cultivo bajo las cuatro dietas se muestran en la Tabla 8.4 donde se comparan estadísticamente por progenie y por dieta con un análisis de varianza de una vía para muestras de diferente tamaño. Al comparar los datos entre progenies de esta Tabla se encuentra que:

- a) Bajo dieta BJ, no hay diferencias significativas entre progenies.
- b) Bajo dieta dieta BM las progenies 1 y 4 presentan significativamente mayor peso que la 2 y 3.
- c) Bajo dieta WH no hay diferencias significativas en el peso entre las progenies 3 y 4 ni entre la 1 y la 3, siendo el peso significativamente mayor en la progenie 2. Además se encuentra que el peso larvario instantáneo es significativamente mayor en la progenie 1 que en la progenie 4.
- d) Bajo dieta WL no existen diferencias significativas en el peso entre las progenies 1 y 2 ni entre 2, 3 y 4, encontrándose que la progenie 1 presenta mayor peso que la 2, 3 y 4.

Al comparar los datos entre dietas, se observa que:

- a) Para la progenie 1 no hay diferencias significativas en el peso bajo dietas BJ, BM y WH ni entre larvas sometidas a BM, WH y WL, siendo el peso adquirido bajo BJ significativamente mayor que bajo WL.
- b) Para la progenie 2 no hay diferencias significativas entre el

Tabla 8.4 Comparación del peso instantáneo de las larvas de cuatro pro-
genies de *L. pyrrha* a los 48 días de cultivo, sometidas a --
cuatro dietas: hojas jóvenes (BJ) y maduras (BM) de *B. corda*
data, y hojas hispidas (WH) y lisas (WL) de *W. urens*. Los va-
lores seguidos por letras mayúsculas diferentes dentro de un
renglón y los valores seguidos por letras minúsculas diferen-
tes dentro de una columna, difieren significativamente (P<0.
05; ANVA de una vía).

Progenie	BJ	BM	WH	WL	DMS*
1	262.0 ^{a,B} + 26.4 (18)	210.1 ^{a,AB} + 11.2 (15)	228.6 ^{b,AB} + 20.2 (20)	177.4 ^{b,A} + 11.9 (17)	56.2
2	263.4 ^{a,B} + 26.3 (12)	276.5 ^{b,B} + 22.6 (11)	318.2 ^{c,B} + 19.1 (17)	144.8 ^{ab,A} + 18.8 (6)	71.0
3	317.6 ^{a,B} + 24.7 (16)	312.8 ^{b,B} + 13.2 (19)	161.7 ^{ab,A} + 27.7 (9)	110.6 ^{a,A} + 11.8 (11)	59.0
4	266.6 ^{a,C} + 19.1 (22)	176.2 ^{a,B} + 16.7 (18)	177.8 ^{a,B} + 15.5 (18)	107.4 ^{a,A} +15.0 (12)	50.6
DMS *	68.4	45.3	59.2	42.6	

* Diferencia significativa.

peso de las larvas sometidas a las dietas BJ, BM y WH, pero entre estas y las larvas bajo dieta WL sí se encuentran diferencias significativas, siendo menor el peso bajo esta última dieta.

c) Para la progenie 3 no existen diferencias significativas en el peso de las larvas bajo dietas BJ y BM ni entre larvas sometidas a WH y WL, sin embargo las larvas alimentadas con hojas de B. cordata presentan un peso significativamente mayor que las larvas sometidas a una dieta con hojas de W. urens.

d) Para la progenie 4 no hay diferencias significativas entre larvas sometidas a BM y WH, aunque el peso de las larvas bajo BJ y WL es significativamente mayor y menor respectivamente al de las larvas sometidas a otras dietas.

El análisis estadístico global de los datos se presentan en la Tabla 8.5 donde, por un lado se detecta la existencia del efecto de la interacción progenie X dieta sobre los pesos larvarios ($P < 0.001$), y por otra, muestra que existen diferencias significativas en los pesos de las larvas por efecto tanto de la dieta como de la progenie ($P < 0.001$, en ambos casos).

En la Figura 8.9 se compara el peso promedio de las pupas adquirido bajo las cuatro dietas. Para discriminar el efecto de la dieta y de la progenie sobre los pesos de las pupas se realizó un análisis de varianza de dos vías por método de las constantes ajustadas (Tabla 8.6). De ésta se puede concluir que no existen diferencias significativas entre progenies ni entre dietas en el peso fresco de las pupas, así como tampoco se detecta el efecto de la interacción entre estos dos factores.

4. Sobrevivencia de L. pyrrha en los cultivos agregados .

Al analizar las curvas de sobrevivencia de las larvas de cuatro progenies de L. pyrrha en función de la dieta (Figura 8.10) con una prueba de rango logarítmico de Peto & Peto (Pyke & Thompson, 1986; Tabla 8.7), se encuentra lo siguiente:

a) En la progenie 1 (Figura 8.10a) no existen diferencias significativas en la mortalidad de las larvas hasta los 48 días de cultivo por efecto de la dieta.

b) No hay diferencias significativas en la mortalidad de las larvas de la progenie 2 (Figura 8.10b) sometidas a WH, BJ y BM ni entre las sometidas a WL, BJ y BM, sin embargo la sobrevivencia de las larvas sometidas a WH es significativamente mayor ($P < 0.001$) a la que presentan las que fueron sometidas a WL.

c) Para la progenie 3 (Figura 8.10c) la sobrevivencia es mayor en larvas sometidas a BJ y BM que las que están bajo WH y WL. Asimismo, no hay diferencias significativas entre la sobrevivencia de las larvas bajo tratamientos BJ y BM ni entre las que se encuentran bajo tratamientos WH y WL.

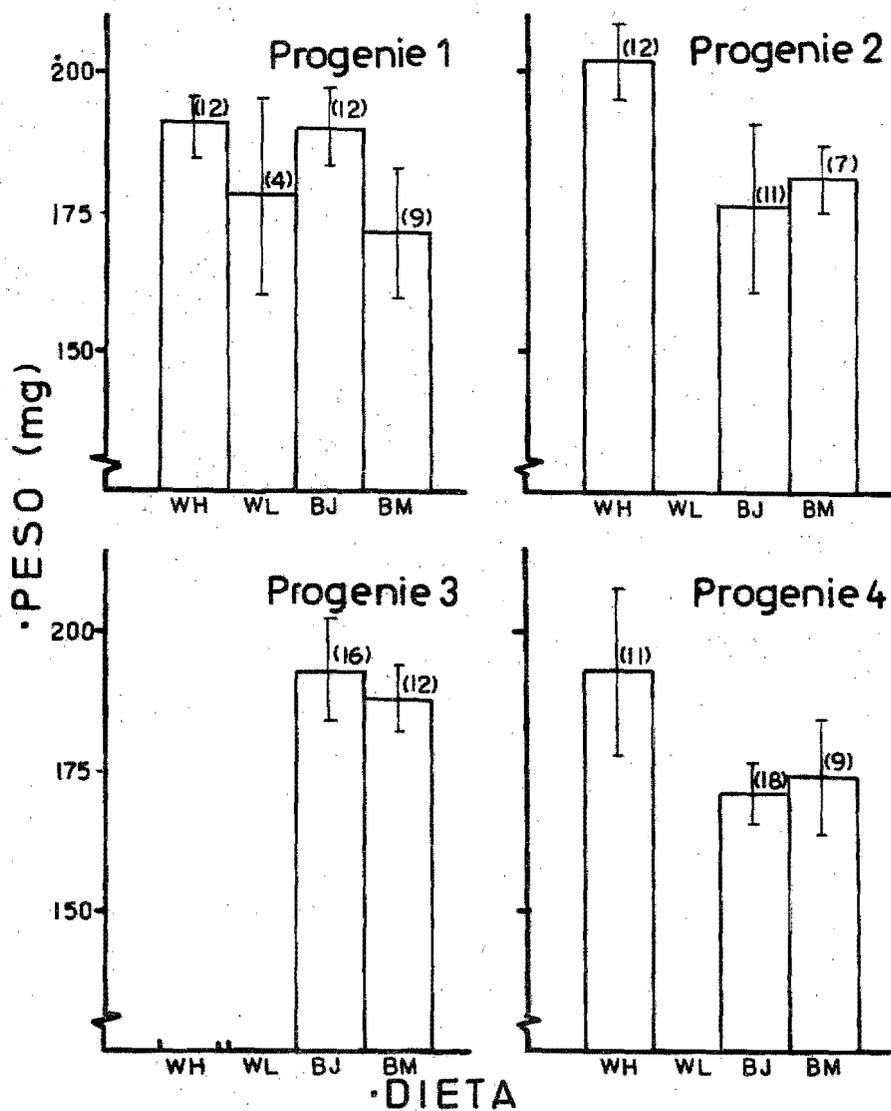


Figura 8.9. Peso fresco ($\bar{x} \pm EE$) de las pupas de 4 progenies de *L. pyrrha*, cuyas larvas fueron sometidas a 4 dietas diferentes: hojas hispidas (WH) y lisas (WL) de *W. urens* y hojas jóvenes (BJ) y maduras (BM) de *B. cordata*. Los números entre paréntesis indican tamaño de la muestra.

Tabla 8.5 Análisis de varianza de dos vías (por el método de los cuadrados ponderados de los promedios) para detectar el efecto de la progenie y la dieta sobre el peso fresco de las larvas de L. pyrrha a los 48 días.

Fuente	G.L.	S.C.	C.M.	F	P
Progenie	3	129 630.278	43 210.092	7.759	<0.001
Dieta	3	511 134.296	170 378.090	30.593	<0.001
Interacción	9	309 188.941	34 354.327	6,189	<0.001
Error	219	1219 659.722	5 569.222		
TOTAL	234	2259 620.996			

Tabla 8.6 Análisis de varianza de dos vías (por el método de las constantes ajustadas) para detectar el efecto de la progenie y la dieta sobre el peso fresco de las pupas de L. pyrrha.

Fuente	G.L.	S.C.	C.M.	F	P
Progenie	3	3 078.712	1 026.237		
Dieta (Adj)	3	7 753.092	2 584.364	2.490	n.s.
Dieta	3	5 574.908	1 858.303		
Progenie (Adj)	3	5 256.895	1 752.299	1.688	n.s.
Interacción	5	2 840.200	568.040	0.547	n.s.
Error	121	125 604.296	1 038.052		
TOTAL	132	139 276.300			

n.s. = no significativo.

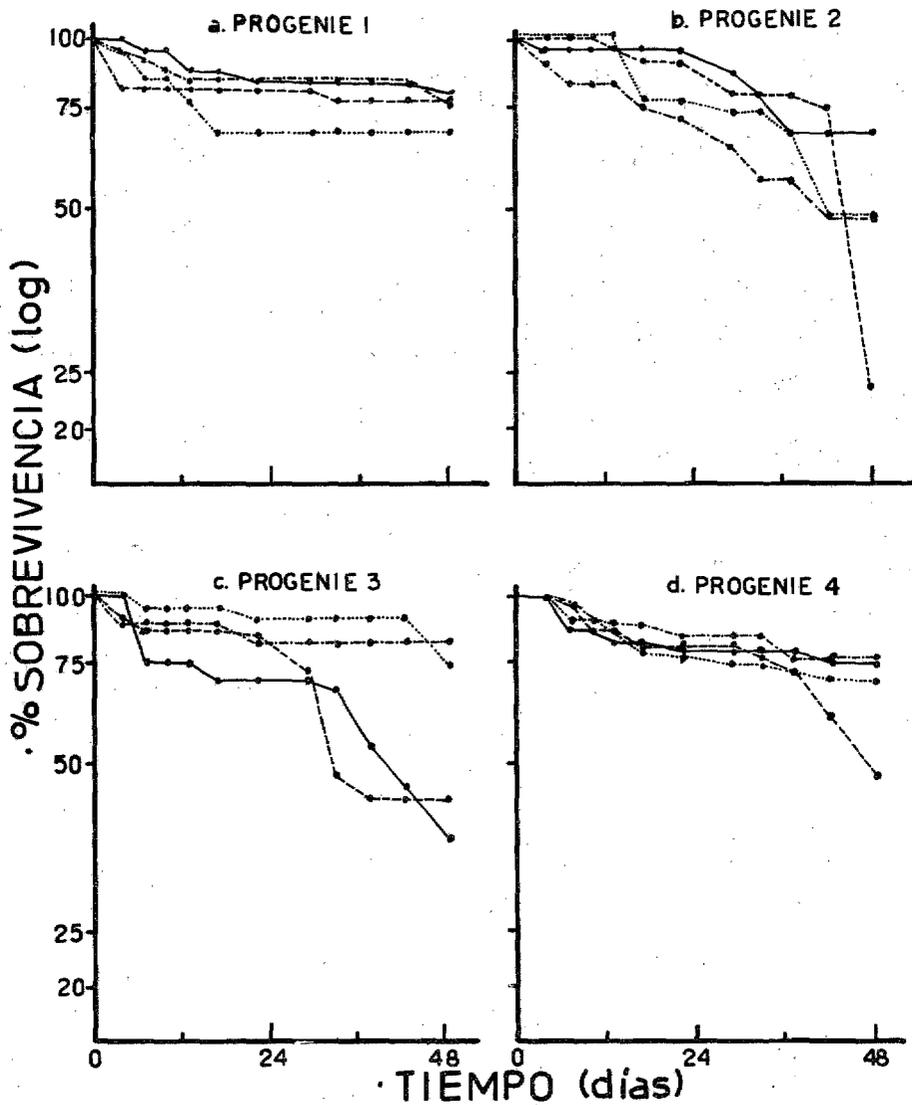


Figura 8.10. Efecto de la dieta en la sobrevivencia de cuatro progenies de *L. pyrrha* a los 48 días de cultivo. Las dietas consideradas son: hojas dispidas (—) y lisas (---) de *W. urens*, y hojas jóvenes (· · · · ·) y maduras (- · - · -) de *B. cordata*.

Tabla 8.7 Análisis estadístico no paramétrico para discriminar el efecto de la dieta en la mortalidad de cuatro progenies de larvas de *L. pyrrha* a los 48 días de cultivo (prueba de rango logarítmico Pyke & Thompson, 1986). Las dietas consideradas son: hojas hispídas (WH) y lisas (WL) de *W. urens* y hojas jóvenes (BJ) y maduras (BM) de *B. cordata*. Las curvas de sobrevivencia sometidas a comparación se muestran en la Figura 8.9. La notación n.s. denota no significancia al nivel 0.05, los tamaños de muestra están indicados en la Tabla 8.10.

		<u>PROBABILIDAD</u>			
		PROGENIE 1			
Dieta		WH	WL	BJ	BM
PROGENIE 2	WH	X	n.s.	n.s.	n.s.
	WL	<0.001	X	n.s.	n.s.
	BJ	n.s.	n.s.	X	n.s.
	BM	n.s.	n.s.	n.s.	X

		<u>PROBABILIDAD</u>			
		PROGENIE 3			
Dieta		WH	WL	BJ	BM
PROGENIE 4	WH	X	n.s.	<0.001	<0.001
	WL	n.s.	X	<0.001	<0.025
	BJ	n.s.	<0.025	X	n.s.
	BM	n.s.	n.s.	n.s.	X

d) No hay diferencias significativas entre la mortalidad sufrida por las larvas de la progenie 4 (Figura 8.10d) sometidas a las dietas WH, WL y BM ni entre las que se encuentran bajo WH, BJ y BM, sin embargo la sobrevivencia de las larvas bajo BJ es significativamente mayor ($P < 0.05$) que las larvas bajo tratamiento WL.

De lo anterior se desprende el hecho de que la naturaleza biológica de la progenie depende la mortalidad que ésta sufra bajo diferentes dietas. También parece ser que esta mortalidad es mayor bajo una dieta WL (progenies 2, 3 y 4), y menor bajo BJ y BM (progenie 3). Al comparar la mortalidad global de las cuatro progenies por efecto de la dieta (Figura 8.11) y al hacer el análisis estadístico de estas curvas con la misma prueba estadística utilizada anteriormente (Tabla 8.8), se encuentra que no hay diferencias significativas en la sobrevivencia de las larvas sometidas a los tratamientos BJ, BM y WH, pero sí entre éstas y las larvas bajo dieta WL, ya que con esta dieta L. pyrrha sufre mayor tasa de mortalidad.

Al comparar las mismas curvas de sobrevivencia de la Figura 8.10, pero poniendo en evidencia el efecto de la progenie sobre la sobrevivencia (Figura 8.12) y haciendo el análisis estadístico respectivo (Tabla 8.9), se observa que:

a) Bajo tratamiento WH (Figura 8.12a) no existen diferencias significativas entre la mortalidad de las progenies 1, 2 y 4 pero sí entre éstas y la progenie 3 en la cual ésta es mucho mayor.

b) Bajo tratamiento WL (Figura 8.12b) la sobrevivencia de la progenie 1 es significativamente mayor a la de la 2 ($P < 0.001$) y 3 ($P < 0.05$). Asimismo no existen diferencias significativas en este parámetro entre progenies 1 y 4 ni entre 2, 3 y 4.

c) Bajo dieta BJ (Figura 8.12c) la sobrevivencia en la progenie 2 es significativamente menor al de las demás progenies ($P < 0.025$), este parámetro, a su vez, es estadísticamente igual entre las progenies 1, 3 y 4.

d) Bajo tratamiento BM (Figura 8.12d) no hay diferencias significativas en la sobrevivencia entre las progenies 1, 3 y 4 ni entre 1, 2 y 4, sin embargo ésta es significativamente mayor en la progenie 3 con respecto a la 2 ($P < 0.025$).

Estos resultados reflejan una sobrevivencia diferencia entre progenies bajo un mismo recurso, pues mientras la progenie 2 presenta mayor sobrevivencia que la progenie 3 bajo dieta WH, bajo las dietas BJ y BM la sobrevivencia de la 3 es mayor que la de la progenie 2. Esto muestra la importancia de la heterogeneidad interprogenies para la posible utilización de recursos alternativos en condiciones de estrés.

A pesar de los resultados anteriores, se debe de tomar en cuenta que la sobrevivencia a los 48 días de cultivo no refleja

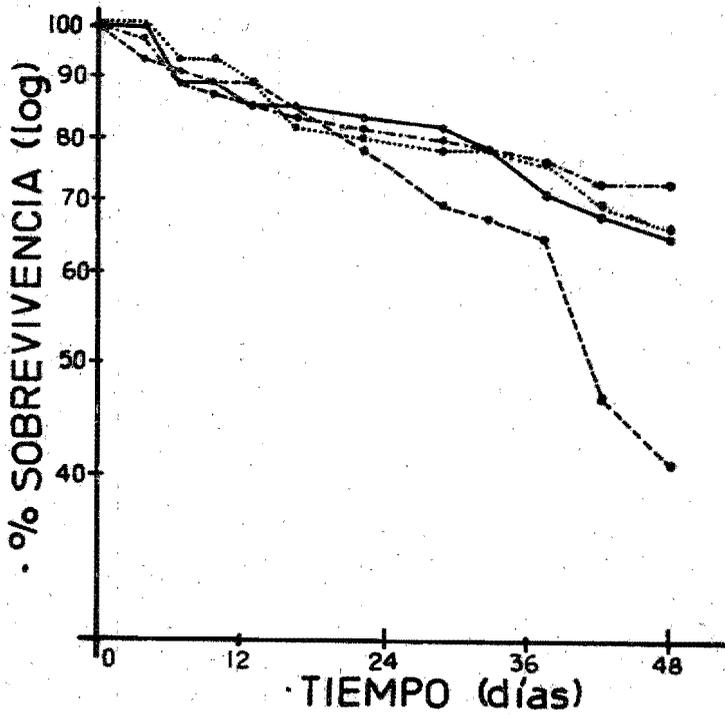


Figura 8.11. Sobrevivencia global de *L. pyrrha* sometida a 4 dietas: hojas hispadas (—●—) y hojas lisas (---●---) de *W. urens*, y hojas jóvenes (—■—) y hojas maduras (····●····) de *B. cordata*.

Tabla 8.8 Comparación de las curvas de sobrevivencia larvaria de L. nyrrha cuando es sometida a cuatro dietas diferentes, a partir de un análisis no paramétrico (prueba de rango logarítmico; - Pyke & Thompson, 1986). Las curvas sujetas a comparación están señaladas en la Figura 8.14.

Comparación *	Rango Logarítmico	P **
WH vs. WL	5.602	<0.025
WH vs. BJ	0.869	n.s.
WH vs. BM	0.042	n.s.
WL vs. BJ	10.852	<0.001
WL vs. BM	6.391	<0.025
BJ vs. BM	0.576	n.s.

* WH = hojas hispidas de W. urens; WL = hojas lisas de W. urens; BJ = hojas jóvenes de B. cordata; BM = hojas maduras de B. cordata.

** n.s. = no significativo al nivel 0.05.

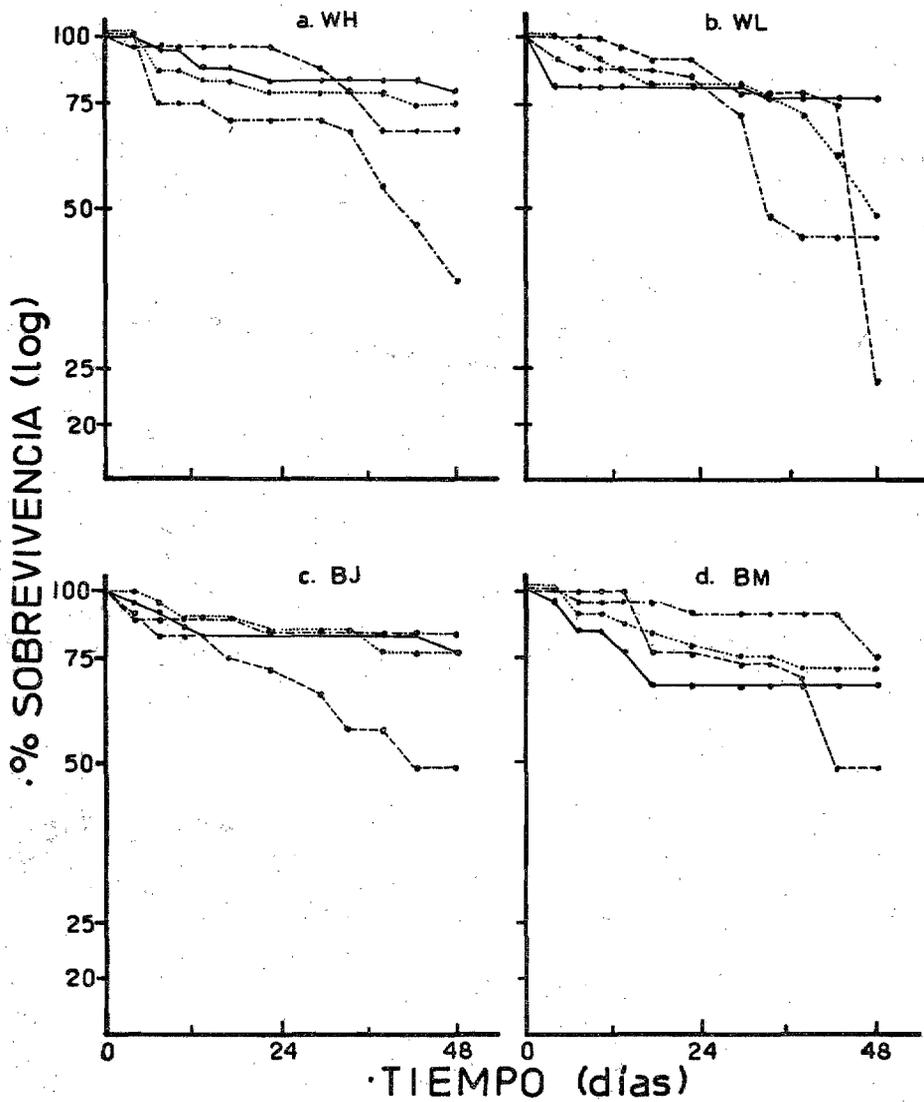


Figura 8.12. Sobrevivencia de 4 progenies de *L. pyrrha* sometidas a 4 dietas: hojas hispadas (WH) y lisas (WL) de *W. urens*, y hojas jóvenes - (BJ) y maduras (BM) de *B. cordata*. Progenie 1 (—); progenie 2 (- - - -); progenie 3 (- · - · -); progenie 4 (· · · · ·).

Tabla 8.9 Análisis estadístico no paramétrico para discriminar el efecto de la progenie sobre la mortalidad larvaria de *L. pyrrha* a los 48 días de cultivo (prueba de rango logarítmico de Peto & Peto). Cada progenie es sometida a cuatro tratamientos dietéticos: hojas hispidas (WH) y lisas (WL) de *W. urens*, y hojas jóvenes (BJ) y maduras (BM) de *B. cordata*. Las curvas de supervivencia sometidas a comparación se muestran en la Figura 8.15. La notación n.s. denota no significancia al nivel 0.05 y los tamaños de muestra están indicados en la Tabla 8.9.

		PROBABILIDAD			
		DIETA WH			
Progenie		1	2	3	4
DIETA WL	1	X	n.s.	<0.001	n.s.
	2	<0.001	X	<0.025	n.s.
	3	<0.05	n.s.	X	<0.025
	4	n.s.	n.s.	n.s.	X

		PROBABILIDAD			
		DIETA BJ			
Progenie		1	2	3	4
DIETA BM	1	X	<0.025	n.s.	n.s.
	2	n.s.	X	<0.025	<0.025
	3	n.s.	<0.025	X	n.s.
	4	n.s.	n.s.	n.s.	X

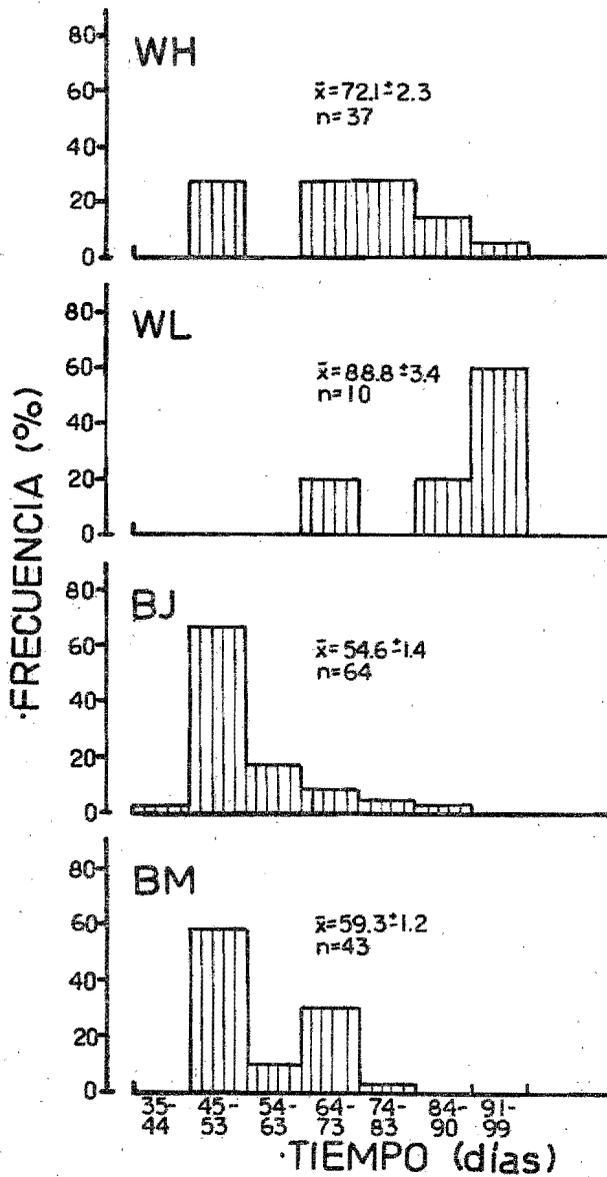


Figura 9:13. Histograma de frecuencias de la duración de la etapa larvaria de *L. pyrrha* sometida a cuatro dietas diferentes: hojas hispidas (WH) y lisas (WL) de *W. urens*, y hojas jóvenes (BJ) y maduras (BM) de *B. cordata*.

la sobrevivencia en todo el estado larvario. Bajo la dieta BJ la duración promedio del estado larvario fue de 54.6 días, bajo dietas BM, WH y WL fue de 59.3, 72.1 y 88.8 días respectivamente, según se muestra en la Figura 8.13. Esto significa que mientras la mayoría de las larvas sometidas a BJ y BM terminaban su estado larvario a los 50 días, las larvas sometidas a WH y WL aún le restaba mucho tiempo para pupar. Con base en estos resultados la duración del estado larvario puede ser señalada de este modo WL>WH>BM>BJ.

Debido a estas diferencias en la duración del estado larvario, se registró la sobrevivencia larvaria terminal (es decir, la proporción de larvas que logran alcanzar el estado de pupa) (ver Tabla 8.10), observándose lo siguiente:

a) La sobrevivencia larvaria es mayor bajo una dieta BJ y menor bajo una dieta WL en todas las progenies.

b) La sobrevivencia larvaria terminal en promedio es similar entre larvas sometidas a WH y a BM.

c) Mientras la progenie 2 presenta mayor sobrevivencia que la 3 bajo dieta WH, ésta última presenta mayor sobrevivencia bajo dieta BJ que la 2, lo cual está relacionado con su sobrevivencia a los 48 días de cultivo (Figuras 8.12a y 8.12c) y con el peso larvario instantáneo (cf. Figuras 8.8a y 8.8c), aunque la parasitosis sufrida por las larvas de la progenie 2 sometidas a BJ pudo influir en este resultado (ver abajo).

Con estos registros se puede concluir, por un lado, que la jerarquización general de la sobrevivencia larvaria bajo diferentes dietas es BJ>BM=WH>WL, y por otro lado, que la naturaleza biológica de cada progenie influye de manera importante en la eficiencia para utilizar diferentes recursos.

5. Los parasitoides en los cultivos agregados.

En los cultivos agregados se observó que algunas larvas de la progenie 2 de L. pyrrha sufrieron parasitosis debida a una especie no identificada de parasitoides de la familia Braconidae (Hymenoptera), cuya etapa larvaria transcurre en el interior del cuerpo del noctuido, de modo que para pupar atraviesa la pared del cuerpo de su hospedero causándole a veces la muerte inmediata. Sin embargo, de acuerdo a los datos registrados los parasitoides no provocaron al menos la muerte inmediata de las larvas de esta progenie, aunque es seguro que reduce mucho la capacidad de sobrevivencia de los individuos parasitados. El conjunto de esta progenie tratadas con WH presentaron cuatro parasitoides, las tratadas con WL presentaron tres, y las sometidas a BJ y BM tuvieron siete y cinco respectivamente, la mayoría de los cuales salieron a formar la pupa a los 17-23 días de cultivo.

Los parasitoides por tanto, pueden ser una posible causa

Tabla 8.10 Comparación de la proporción de larvas que logran alcanzar el estado de pupa (sobrevivencia larvaria terminal) de cuatro -- progenies de *L. pyrha* sometidas a cuatro dietas distintas: - hojas hispidas (WH) y lisas (WL) de *W. urens*, y hojas jóvenes (BJ) y maduras (BM) de *B. cordata*. Los números entre paréntesis indican el tamaño de muestra.

Progenie	SOBREVIVENCIA (%)			
	Dieta			
	WH	WL	BJ	BM
1	48.0 (25)	40.9 (22)	60.9 (23)	54.5 (22)
2	52.0 (25)	4.0 (25)	56.0 (25)	34.8 (23)
3	4.2 (24)	0.0 (25)	84.2 (19)	16.0 (25)
4	41.7 (24)	0.0 (26)	67.8 (28)	36.0 (25)
GLOBAL	36.7 (98)	10.2 (98)	66.3 (95)	34.7 (95)

adicional de la tasa de mortalidad de esta progenie que debe ser considerada en el análisis de datos.

DISCUSION.

El crecimiento de S. lugens y L. pyrrha no es afectado por la presencia de los tricomas urticantes en las hojas de W. urens, sino que al parecer, el mayor contenido de nitrógeno y agua en las hojas hispidas de esta planta (Figura 6.6) puede promover que las larvas de estas especies presenten un mayor crecimiento con una dieta con este tipo de hojas.

S. lugens es una especie estrechamente asociada con W. urens (Tabla 7.1) y, a pesar del gran tamaño en sus larvas en sus últimos estadios, estas no son afectadas por los tricomas urticantes de las hojas debido a la dureza de su cutícula, frente a la cual las puntas agudas de los tricomas se quiebran (observación personal). Al pinchar artificialmente a una larva con un tricoma en ensayos de laboratorio, esta deja de comer y muere aproximadamente a los dos días. Es clara entonces la naturaleza letal de las secreciones de este tipo de tricomas cuando son administradas directamente a los tejidos. No obstante, el consumo de estos por parte de S. lugens no afecta su desarrollo y crecimiento.

Existen tres factores que parecen influir en el crecimiento, desarrollo y sobrevivencia larvarios de L. pyrrha en los cultivos realizados: a) el grado de "agregación de las larvas, b) la naturaleza biológica de las progenies, y c) el tipo de hojas que consumen, los cuales se discuten a continuación.

La tasa de crecimiento de las larvas en condición gregaria fue mayor a la de las larvas cultivadas individualmente (cf. Figuras 8.4 y 8.7). A los 48 días de cultivo, por ejemplo, la tasa de crecimiento bajo dietas WH y WL en promedio fue de 1.46 mg de peso fresco por día en las larvas cultivadas individualmente, mientras que en las larvas agregadas esta fue de 3.71 mg día. Esto puede ser debido a que en condición gregaria las orugas presentan mayor tasa de consumo de alimento (Waldbauer, 1968). Estos resultados, no obstante, pudieron verse influidos por el hecho que de ambos cultivos se llevaron a cabo asincrónicamente, pues mientras los agregados se montaron el 25 de agosto, los individuales el 11 de octubre, por lo que estos últimos cubrieron la temporada de otoño y principios de invierno del bienio 1985-1986, donde las noches son más largas que los días, y las temperaturas diarias promedio son más bajas, todo lo cual pudo haber influido en las tasa de crecimiento (Waldbauer, 1968; Mathavan & Pandian, 1975; Scriber & Lederhouse, 1983). A pesar de esto se sugiere que el factor más importante que determinó las diferencias en el crecimiento entre ambos tipos de cultivos fue el grado de "agregación" de las larvas.

Las desventajas de alimentarse de manera aislada posiblemente pueden promover también que el número de estadios larvarios sea variable, lo cual es favorecido por el hecho de que consumen menor cantidad de follaje, lo cual puede "desequilibrar" el desarrollo normal de las orugas, tal como ocurre cuando estas

consumen alimento de mala calidad nutricional (Wigglesworth, 1972). En la naturaleza, al parecer esta conducta favorece el crecimiento y sobrevivencia de L. pyrrha, la cual permanece en forma gregaria durante todo su desarrollo larvario. En los primeros estadios, por ejemplo, las larvas tejen en conjunto una alfombra de seda por encima de las cabezuelas de los tricomas glandulares de W. urens (observación personal), lo cual posiblemente favorece el desplazamiento y les permite evadir las sustancias mucilaginosas de este tipo de tricomas.

Dado el hecho de que las relaciones entre las plantas y sus herbívoros son asimétricas, donde aparentemente los animales son los que sufren las mayores consecuencias, es de esperarse que estos presenten una cierta diversidad de respuesta. De acuerdo con los resultados obtenidos a partir de los cultivos agregados de cuatro progenies de larvas de L. pyrrha se encontró que el crecimiento y sobrevivencia de esta especie depende de la naturaleza biológica de cada progenie, presentando todas éstas la capacidad de alimentarse en laboratorio del follaje de B. cordata con éxito.

Así, mientras unas progenies son más afectadas bajo ciertas dietas, otras tienen la capacidad de amortiguar estos efectos. Esta diversidad de respuesta frente a las plantas puede permitir a L. pyrrha utilizar distintos recursos potenciales en un supuesto caso de indisponibilidad de alimento (por ejemplo, dispersión del herbívoro a sitios donde no se encuentra su planta huésped), confiando a esta especie una alta capacidad de "ajuste ecológico" al invadir nuevos hábitats (ver Janzen, 1985). Por otro lado esta diversidad de respuesta permite a esta especie enfrentar al mosaico de recursos que ofrece W. urens dentro del Pedregal de San Angel, ya que mientras ciertas progenies se desarrollan mejor bajo un tipo de dieta, otras lo hacen bajo otras dietas, es decir, cada progenie puede utilizar cada "bloque" de la planta diferencialmente.

Un factor que posiblemente puede influir en esta diversidad de respuesta, es el parasitismo al que están expuestas las larvas de esta especie. La progenie 2, que sufrió el ataque de parasitoides durante el cultivo, presentó significativamente mayores tasas de mortalidad respecto a otras progenies, (Tabla 8.9), aunque paradójicamente también presentó significativamente mayores tasas de crecimiento (Tabla 8.4) frente a otras progenies bajo dietas BM, WH y WL. En la literatura se encuentran registros acerca de que los parasitoides pueden reducir o incrementar la tasa relativa de crecimiento (Waldbauer, 1968).

El tercer factor, muy importante, que influye en el crecimiento y sobrevivencia de L. pyrrha es el tipo de hoja que consume. En laboratorio las larvas de esta especie presentaron mayor tasa de crecimiento y sobrevivencia con hojas de B. cordata con respecto al que presentan bajo una dieta de hojas de W. urens, y asimismo estos parámetros fueron significativamente más altos bajo una dieta de hojas hispidas que bajo una de hojas lisas de esta especie de planta. (cf. Tablas 8.4, 8.5, 8.7 y 8.8)

En los cultivos individuales no se presentaron diferencias en la tasa de crecimiento debido posiblemente a la condición aislada de las larvas, la cual ya ha sido discutida. Sin embargo puede quedar establecido que las larvas de L. pyrrha presentan bajas tasas de crecimiento y altas tasas de mortalidad al alimentarse de las hojas lisas de W. urens.

La mayor tasa de crecimiento y sobrevivencia de L. pyrrha sometida a una dieta de hojas hispidas parece estar favorecida por el mayor contenido de nitrógeno y agua de este tipo de hojas respecto al de las hojas lisas (Figura 6.6).

Las mayores tasas de crecimiento experimentadas por L. pyrrha promovieron que el tiempo de desarrollo larvario se acortara considerablemente (Figura 8.13), de este modo, bajo dieta BJ el periodo larvario fue de 59 días en promedio, en tanto que bajo dieta WL, con la que esta especie presentó bajas tasas de crecimiento, este periodo se extendió hasta 89 días en promedio (1/2 días bajo una dieta WH). Estos resultados son importantes si se piensa en términos de sobrevivencia en el campo, puesto que el hecho de que el estado larvario se lleve a cabo rápidamente confiere la ventaja de que la mortalidad juvenil se reduce al estar menos expuestas larvas a depredadores, parasitoides y patógenos según supone Feeny (1976). Blau (1981, en Raupp & Denno, 1983), por su parte, ha sugerido que cuando la tasa de mortalidad larvaria excede a la de la pupa o a la del adulto, la selección actúa para reducir el periodo larvario. El alargamiento de este periodo provocado posiblemente por un alimento nutricionalmente pobre, que dificulta a las larvas acumular la biomasa necesaria para alcanzar el estado de pupa, puede promover también la muerte de estas. En el laboratorio la mortalidad larvaria posiblemente sea ocasionada por un efecto de la escasez de nutrimentos del alimento sobre la fisiología del insecto.

Al parecer para L. pyrrha, existe un peso mínimo necesario para alcanzar el estado de pupa, puesto que, a pesar de que la dieta afecta posibilidades de las larvas para alcanzar el siguiente estado (Tabla 7.10), esta no influye en el peso fresco que presentan las pupas (Tabla 8.6).

Al comparar los parametros de utilización de biomasa y de nitrógeno registrados para Lepidoptera (Scriber & Feeny, 1979; Slankly & Feeny, 1982) con los obtenidos para L. pyrrha (Tabla 8.3) se encontró que varios de estos se hallan fuera de los ambitos registrados. Se tiene, por ejemplo que L. pyrrha cultivada de manera individual presenta una baja tasa de crecimiento (TRC_r), de consumo (TRC_o) y de acumulación de nitrógeno (TRAN), así como bajas eficiencias de utilización de alimento (ECD y ECI). Es posible que estos resultados reflejen la influencia del aislamiento de estas larvas, en las cuales la conducta gregaria es característica. Al analizar comparativamente estos parametros (Tabla 8.2) por efecto de la dieta se encuentra que la tasa de consumo de follaje es significativamente mayor en

las larvas sometidas a una dieta de hojas lisas. Aparentemente L. pyrrha consume mayor biomasa de hojas lisas para compensar el menor contenido de nitrógeno que poseen estas, de manera que la tasa de acumulación por el mayor contenido de nitrógeno (TRAN) experimenta una estabilización bajo dos dietas, tal como se ha registrado para Pieris rapae (Lepidoptera: Pieridae) (Slansky & Feeny, 1977). En los cultivos posiblemente esta mayor tasa de consumo (TRCo), que parte de las orugas alimentadas bajo una dieta de hojas lisas, provocó que la tasa de consumo de nitrógeno (TRCN) fuera significativamente más alta en estas durante el penúltimo estadio, por otro lado, esta mayor TRCo pudo haber estabilizado la tasa de crecimiento (TRCr), la cual es similar bajo las dos dietas. En P. rapae la tasa de crecimiento y de acumulación de nitrógeno son similares tanto con hojas de bajo contenido de nitrógeno como con aquellas que presentan mayor contenido de nutrimento. Tanto en L. pyrrha como en P. rapae las larvas consumen mayor cantidad de alimento con menor valor nutricional, sacrificando su ECI para compensar la TRAN, la cual representa el parámetro de mayor significancia ecológica (Slansky & Feeny, 1977).

Por último, de acuerdo a los datos de J.M. Scriber (en Feeny, 1975) se encuentra que las más bajas ECI se presentan con plantas con menor contenido de agua, el cual parece ser un factor muy importante, ya que esta regla se cumple para W. urens, la cual comparativamente con otras plantas (por ejemplo Umbelliferae, con CAA de 75 a 95%) presenta menor contenido de agua (Figura 6.6), lo cual está correlacionado con las bajas ECI de L. pyrrha.

Otro aspecto importante, reflejado en los cultivos agregados es que L. pyrrha presenta una mayor tasa de crecimiento y una mayor sobrevivencia cuando se alimenta del tepozán (B. cordata), su huésped secundario. Frente a estos resultados surgen dos cuestiones: ¿Por qué L. pyrrha no explota más este recurso, siendo esta planta tan abundante en el Pedregal de San Angel? ¿Qué barreras tienen que vencer los adultos y las larvas de esta especie para poder localizar y utilizar más ampliamente a B. cordata como recurso alimenticio?. Todas las especies del género Buddleia son plantas perennes que constituyen un adecuado hospedero alternativo para cualquier herbívoro en todas las localidades donde se distribuye, incluyendo el Pedregal (L. Vázquez, comunicación personal). Los posibles factores que pueden afectar la capacidad de L. pyrrha para explotar más eficientemente y ampliamente a B. cordata como recurso son los siguientes :

a) Asociación de esta planta con parasitoides. El gusano medidor, Acronyctodes mexicanaria (Lepidoptera: Geometridae), es un herbívoro muy importante de B. cordata en el Pedregal, el cual sufre una mortalidad considerable por ataque de parasitoides (observación personal). Esta asociación de B. cordata y los parasitoides puede ser una barrera importante, ya que muchas especies de parasitoides son polifagas u oligofagas (Soberón, 1986).

b) Características físicas del follaje de esta planta. El reducido tamaño de las hojas de B. cordata y otras características físicas, como la poca resistencia de las nervaduras, puede ocasionar que las colonias de L. pyrrha no tengan un sustrato para poder construir nidos de tamaño adecuado.

c) Incapacidad conductual de los adultos para localizar a B. cordata.

d) Efecto negativo de la pubescencia del envés de las hojas de B. cordata sobre la alimentación de las larvas de los primeros estadios.

Los resultados obtenidos sugieren que existe más de un alimento adecuado para una especie dada, tal como han sugerido algunos autores (Waldbauer, 1968). Además se han registrado casos de herbívoros oligofagos cultivados en plantas huésped "anormales" que no muestran ninguna reducción en su adecuación (Waldbauer, 1962, en Feeny, 1975). En el caso de L. pyrrha y B. cordata se encuentra que no sólo no se reduce la adecuación del herbívoro sino que esta se incrementa considerablemente. El hecho de que la disponibilidad aparente de las hojas de B. cordata no corresponda al uso que le da L. pyrrha en el campo, implica que se presente en este sistema una eucresis parcial, lo cual se traduce en el hecho de que el tamaño poblacional de L. pyrrha se ve reducido, puesto que si el herbívoro utilizara el recurso de acuerdo a su disponibilidad (eucresis total) su tamaño poblacional teóricamente se incrementaría (ver Soberón, 1986).

Al parecer, la variación de los recursos a la que se enfrenta L. pyrrha, promueve que existan problemas en la selección del alimento. La adecuación de esta especie depende, en gran medida, de la calidad del alimento que se selecciona. Así mientras que las hojas jóvenes de B. cordata son más adecuadas para L. pyrrha, las hojas lisas de W. urens son las que le ocasionan más problemas para su desarrollo larvario. Con las hojas jóvenes de B. cordata la sobrevivencia y crecimiento de las larvas es mayor, lo cual posiblemente está relacionado con la riqueza nutricional de estas. Siendo la calidad nutricional de las hojas (principalmente nitrógeno) y su contenido de agua los factores que influyen de manera primordial en los resultados obtenidos.

En general, la adecuación de L. pyrrha con las cuatro dietas utilizadas, de acuerdo a los resultados obtenidos, guarda la siguiente relación: $BL > BM = WH > WL$.

El análisis de las características nutricionales y aleloquímicas de las hojas de diferente edad de B. cordata en comparación con las que presenta W. urens pueden dar mayor información acerca de los factores que influyen en la adecuación diferencial de L. pyrrha cuando se somete a diferentes dietas.

CAPITULO IX
DISCUSIÓN GENERAL.

DISCUSION GENERAL

A partir de los resultados obtenidos, se esbozarán a continuación algunas ideas generales que pueden explicar algunos aspectos importantes de la relación entre W. urens y sus herbívoros en el Pedregal de San Angel.

1. W. urens como mosaico de recursos.

W. urens es una especie extremadamente variable en sus características físicas y químicas, tales como el tamaño, composición química y pubescencia foliares, coloración floral y forma de las semillas, entre otras. En particular, las hojas de esta planta, a diferencia de muchas otras, no sólo presentan variación por efecto de la edad, sino también por las diferencias en la densidad de tricomas urticantes dentro de la población y aún dentro de un sólo individuo. Cuál es el efecto que tiene esta variación foliar de W. urens sobre las poblaciones de herbívoros?. Esta es una pregunta que se pretende contestar con los datos obtenidos en este trabajo.

Las ideas generales discutidas anteriormente sobre las plantas como mosaicos de recursos, son las siguientes (ver Introducción General):

a) Al parecer, todos los individuos vegetales son un mosaico de resistencia frente al ataque de sus herbívoros, los cuales no pueden estar adaptados a todas las partes del mosaico a la vez (Whitham, 1981).

b) Este hecho promueve que las plantas sean tan importantes como los depredadores y parásitos en su papel como reguladores de la distribución y abundancia de sus herbívoros (Southwood, 1972; Mattson & Addy, 1975; Schultz et al., 1982; Schultz, 1983; Rhoades, 1983; Whitham, 1983; Denno, 1983).

c) Existen varias escalas de variación en la calidad de las plantas, todas las cuales son importantes para los herbívoros (ver Jones, 1983).

d) Dentro de una especie vegetal hay considerable variación en la química y morfología entre los individuos de una población que promueve un arreglo extremadamente heterogéneo de opciones con los cuales los herbívoros deben enfrentarse (Denno & McClure, 1983a).

e) Sobrepuesta a esta escala espacial de variación existe una temporal que añade un componente dinámico a una serie compleja de alternativas (Denno & McClure, 1983b; Jones, 1983).

W. urens, en particular, dentro del Pedregal de San Angel, constituye un recurso ampliamente utilizado por herbívoros, todos

ellos insectos (ver capítulo V). Al analizar globalmente las preferencias alimenticias de éstos, según se muestra en la Figura 9.1, se puede concluir que :

a) W. urens es un mosaico de características que influye en diferentes vías sobre cada uno de sus herbívoros. Las preferencias de éstos son un indicador de la posible variación en todos aquellos compuestos aleloquímicos y nutrientes que afectan la calidad de las hojas.

b) Los factores que influyen en la distribución y preferencias alimenticias de los herbívoros de W. urens están asociados con la edad de la planta y con la edad y pubescencia foliares.

En particular, otras observaciones importantes asociadas con la preferencias alimenticias de los herbívoros, tratadas en la Figura 9.1, se exponen a continuación

a) A ^{schini} L. urens no le afecta la pubescencia foliar (~~Tabla 7.7~~) sin embargo no se encuentra en hojas de pequeño tamaño, tales como las jóvenes y las yemas foliares y las de las plantas jóvenes de menos de 0.5 m de altura (~~observación personal~~) debido posiblemente a que no pueden soportar el gran peso de las larvas de los últimos estadios.

b) ^{jugosin 2} A. biloba y ^{axatva} B. configurata se encuentran a veces coexistiendo en plantas jóvenes sobre las cuales, de acuerdo con las observaciones de campo, prefieren a las hojas más jóvenes sobre las maduras y a las hojas hispidas más que a las lisas. Pocas veces se les encuentra en plantas mayores a 1.5 m.

c) ^{droceramica} L. pyrrha, por su parte, prefiere a las hojas maduras sobre las jóvenes sin que haya influencia de la pubescencia (~~Tablas 7.8, 7.9, y 7.10~~) asimismo no hubo ningún registro de esta especie en plantas de talla pequeña.

d) Collaria sp. presenta mayor asociación con hojas jóvenes e intermedias que con hojas maduras y fue la única especie a la cual se le detectó mayor preferencia hacia las hojas lisas (~~Figura 6.2~~). No se le encontró nunca en plantas con una talla menor a los 0.5 m.

e) ^{urens} H. persicae no presenta preferencia notoria por hojas de ninguna edad y pubescencia particular (~~Figura 6.3~~), encontrándose una planta de todos tamaños (~~observación personal~~).

f) ^{cutyptet 1/2} I. mexicanus prefiere a las hojas hispidas sobre las lisas (~~Tabla 7.3~~) sin importarle la edad foliar (~~Tabla 7.2~~) ni la de la planta (~~observación personal~~).

g) Con base en que las tasa de herbivoría probablemente son ocasionadas principalmente por la actividad defoliadora de ^{phenarium} S. histrio (~~Figuras 6.4 y 6.8~~) es factible pensar que éstas señalan las preferencias alimenticias del acrido en el campo, las cuales serían de la siguiente manera: 1) cuando las hojas se

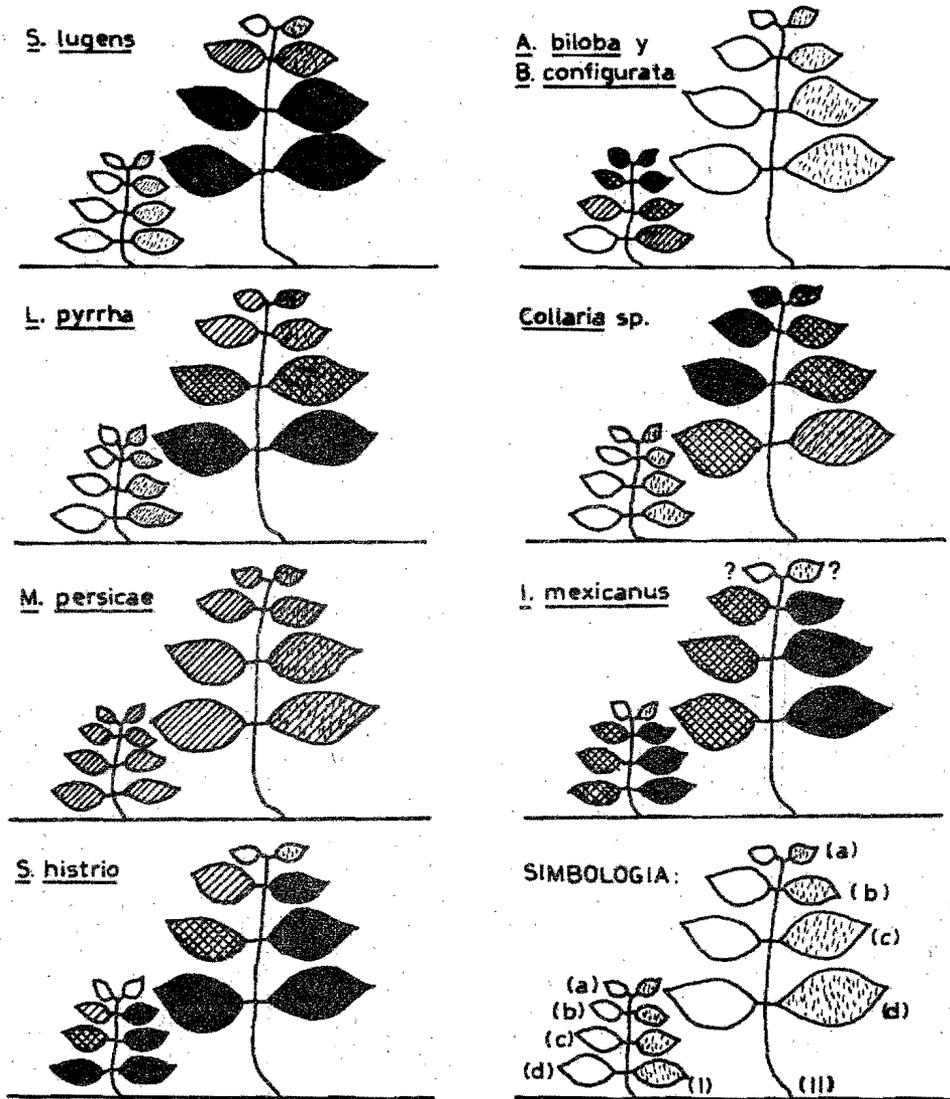


Figura 9.1. Preferencias alimenticias de los herbívoros de *W. urens*. Simbología: (I) plantas menores a 0.5 m; (II) plantas mayores a 1.5 m; edad de hoja: (a) meristemática, (b) joven, (c) intermedia, (d) madura; pubescencia: = lisa, = hispida; grados de preferencia: = alta, = media, = baja, = nula.

encuentran en estado de yema S. histrio las rechaza independientemente de su pubescencia, ii) cuando las hojas son jóvenes hay mayor preferencia por las hispidas, iii) cuando las hojas son maduras no existe diferencia por hojas de ningún tipo de pubescencia, iv) las hojas hispidas son igual de preferidas independientemente de su edad (salvo cuando son yemas), v) las hojas lisas son más preferidas en la edad madura que cuando son más jóvenes. El inciso iii) es consistente con la Tabla 7.4, en tanto que el inciso v) lo es con la Figura 6.4, ambas basadas en las preferencias alimenticias. La Tabla 7.5, que muestra que no hay diferencias en las preferencias alimenticias por hojas intermedias de diferente pubescencia, puede reflejar que esta es la edad crítica a la cual existe un cambio rápido en las tasas de herbivoría en este tipo de hojas por efecto del cambio de edad (ver Figura 6.8). Por otra parte se sabe que S. histrio se alimenta del follaje de plantas de W. urens de cualquier edad (observación personal).

Esta diversidad en estrategias de selectividad alimenticia demuestra cómo cada herbívoro se asocia de manera diferente al mosaico. Whitham (1983), por ejemplo, demostró que en el sistema Populus angustifolia y áfidos de agallas del género Pemphigus el patrón de asentamiento de los herbívoros colonizadores refleja un mosaico de resistencia del hospedero que necesariamente afecta la adecuación de los áfidos. En el caso de W. urens el mosaico cobra más sentido, puesto que dificulta la localización del alimento simultáneamente a todos los herbívoros, ya que ninguno de ellos puede explotar con la misma eficiencia todas las partes del mosaico. Por otro lado, la energía gastada por el herbívoro para la búsqueda del alimento se incrementa conforme la heterogeneidad del alimento es mayor, ya que la apariencia de las partes es disminuida ocasionando adicionalmente, mayor competencia entre individuos o especies que utilizan el mismo recurso (p. ej. A. biloba y B. configurata). Esta agrupación de herbívoros en partes específicas del mosaico (como ocurre con las colonias de L. pyrrha) provoca que estos sean más aparentes para depredadores y parasitoides. La heterogeneidad puede tener un fuerte impacto ecológico y evolutivo sobre estos insectos herbívoros, tal como sugiere Atsatt & O'Dowd (1975), Feeny (1976) y Whitham (1980). Los efectos del mosaico sobre los insectos pueden ser especialización hacia un tipo de hoja, incremento del tiempo de forrajeo y adaptaciones para incrementar la compatibilidad fenológica con las plantas huéspedes (Schultz et al., 1982).

Cada tipo diferente de hojas de W. urens representa un bloque del mosaico, los cuales varían en su composición química y en sus características físicas. En W. urens se encontró que las hojas hispidas intermedias presentan mayor contenido de agua, nitrógeno y fósforo, y posiblemente de fenoles y flavonoides que las hojas lisas de la misma edad (figura 6.6 y Tabla 6.6). Asimismo, al parecer, el contenido de agua foliar disminuye con la edad (Tabla 6.7). Cómo varían los nutrimentos y metabolitos secundarios por efecto de la edad en hojas con

diferente pubescencia? las tasas de herbivoría sugieren que la relación nutrientes-aleloquímicos varían diferencialmente con la edad en hojas con diferente pubescencia. Sin embargo se requieren análisis químicos completos con hojas de diferente edad y pubescencia, no solo considerando hojas lisas e hispidas como únicas categorías de pubescencia, sino también considerando categorías con diferentes densidades de tricomas urticantes.

Aun con sus limitaciones estos resultados sugieren que la variabilidad química foliar de W. urens está estrechamente relacionada con la edad y pubescencia particular que cada hoja presenta, lo cual promueve que cada hoja individual posea características propias y seguramente únicas que permite, en conjunto con otras hojas, la conformación de un mosaico único representado por cada planta individual, cada una de las cuales difiere de las demás en sus características (p. ej. edad y estado fenológico). Este conjunto heterogéneo de individuos obstaculiza el ataque de los herbívoros cada uno de los cuales está especializado a diferentes partes de la planta. Sin embargo, el verdadero valor de esta variabilidad para la planta sólo puede ser puesta en evidencia con experimentos en el campo, donde se pueda establecer la relación entre grado de variabilidad foliar y niveles de daño producido en una planta individual. Además falta conocer cuáles son los efectos del daño producido por los herbívoros defoliadores sobre la sobrevivencia y fecundidad de las plantas.

2. El papel de los tricomas urticantes.

Se ha registrado constantemente en la literatura que la pubescencia foliar de las plantas es una respuesta evolutiva a la presión de la herbivoría y que los tricomas son una barrera disuasiva contra el consumo de hojas (Levin, 1973; Strong et al., 1984). Sin embargo, en W. urens, contrariamente a lo esperado, la presencia de tricomas urticantes influye de manera positiva en las preferencias alimenticias de A. biloba, B. configurata, Sp. histrio, e I. mexicanus (ver Figura 9.1), en el crecimiento de S. lugens, y en el crecimiento, desarrollo y sobrevivencia de L. pyrrha, lo cual está asociado con el hecho de que las hojas hispidas son las que presentan mayores tasas de herbivoría en sus primeras etapas de vida (Figura 6.4). El mayor contenido nutricional de las hojas hispidas les confiere gran valor para los herbívoros, los cuales, al parecer, presentan un sistema sensorial bien adaptado para distinguir la riqueza nutricional de las hojas. Se ha sugerido, por ejemplo que las preferencias alimenticias que muchos acrididos polívoros exhiben parcialmente el reflejo de características nutricionales ventajosas (Dadd, 1963), tal cual puede ser el caso de S. histrio el cual prefiere alimentarse de hojas hispidas (más nutritivas). No obstante, L. pyrrha aparentemente no muestra preferencias por las hojas hispidas (Tabla 7.10), las que le confieren una mayor tasa de crecimiento y de sobrevivencia que bajo una dieta de hojas lisas (Figuras 8.6 y 8.11), por lo cual se sugiere que no existe un factor que pueda detectar L. pyrrha para reconocer la riqueza

nutricional de las hojas hispidas, mecanismo de reconocimiento que, al parecer, si presenta S. histrio.

Sólo Collaria sp. mantiene mayor preferencia hacia las hojas lisas, debido probablemente a una posible respuesta de rechazo a los metabolitos secundarios que podrían encontrarse en mayor cantidad en las hojas hispidas, aunque tal hecho necesita probarse. Este panorama demuestra que los tricomas urticantes no son una barrera disuasiva contra los herbívoros que se alimentan de W. urens en el Pedregal de San Angel, pero probablemente siguen siendo un medio eficaz de defensa contra los potenciales herbívoros de gran tamaño. Las reacciones alérgicas que provocan las secreciones urticantes de los tricomas puntiagudos así lo demuestran.

Sin embargo, el hecho de que la pubescencia guarde relación con la temporada de menor disponibilidad de agua sugiere la posibilidad de que los tricomas urticantes representen un mecanismo de control de la pérdida de agua, tal como se ha sugerido para otras plantas pubescentes (Ehleringer, 1982).

Esta influencia del medio ambiente físico es lo que puede determinar la naturaleza temporal en la variabilidad foliar en esta planta, de modo que el mosaico se vuelve más dinámico, ya que con las lluvias la desaparición de los tricomas urticantes promueve mayores tasas de pérdida de agua y nutrimentos posiblemente debido a un cambio en el metabolismo foliar. La cantidad de hojas hispidas y la densidad de tricomas disminuirá conforme la disponibilidad de agua sea mayor. La heterogeneidad del Pedregal, bajo estos lineamientos, tendría también un efecto sobre toda la población de W. urens, puesto que la disponibilidad de agua no sólo es distinta para cada hoja de cada individuo, suponiendo que la pubescencia sea un carácter asociado con la disponibilidad de agua cuando la hoja se encontraba en estado de meristemo (ver Ehleringer, 1982), sino también ésta es diferente de un individuo a otro de acuerdo a las características del sustrato donde esté asentada la planta.

La pubescencia, por tanto, podría tener un gran valor adaptativo para la fisiología de la planta, la cual, a su vez, podría determinar las preferencias alimenticias y la adecuación de los herbívoros, pues mientras unos se ven favorecidos por la pubescencia, otros se ven afectados (ver p. ej.: Levin, 1973; Gómez et al., 1986). Otra hipótesis alternativa acerca del origen y función de los tricomas urticantes, tomando como base las ideas de Janzen (1985) sobre el origen de las características fenotípicas en organismos de amplia distribución, podría sugerir que, debido a que las relaciones entre organismos pueden no deberse a un proceso evolutivo sino a "ajustes" ecológicos que estos sufren al invadir varios hábitats, dentro de un ámbito de posibilidades, los tricomas urticantes pueden ser un carácter fenotípico evolutivamente "congelado" que puede haber surgido por una presión selectiva a la que estaba sometida W. urens cuando presentaba una distribución local antes de que ésta se ampliara a un extenso ámbito de hábitats, como pudieron haber sido

efectivamente grandes herbívoros defoliadores que consumían hojas de W. urens la cual presentaba hojas de alto valor nutritivo durante las temporadas de sequía, dada su naturaleza perenne. De esta manera pudieron los tricomas urticantes defender las hojas más valiosas por su valor nutritivo.

Por otro lado, sin duda, los herbívoros de W. urens presentan adaptaciones importantes para evadir los tricomas urticantes. Para la mayoría de ellos su pequeño tamaño es suficiente para no enfrentarse a ellos, sin embargo, para S. lugens la dureza de la cutícula del mismo tiene gran valor adaptativo contra las puntas de los tricomas, dada la toxicidad de sus secreciones.

3. Estrategias alimenticias y estacionalidad de los herbívoros.

W. urens en el Pedregal de San Angel es utilizado como alimento por herbívoros masticadores (larvas de Lepidoptera y ninfas y adultos de Orthoptera), succionadores (ninfas y adultos de Hemiptera y Homoptera), y una sola especie minadora (larvas de Liriomyza sp.), siendo los más importantes por su persistencia, su grado de asociación con la planta y por los niveles de daño que le ocasionan Sp. histrio, L. pyrrha, Collaria sp., S. lugens, A. biloba, B. configurata, M. persicae, A. pallescens, I. mexicanus y Liriomyza sp., en ese orden de importancia.

Aparentemente los insectos utilizan el follaje de W. urens en función de la edad de la planta y de sus hojas y de la densidad de tricomas urticantes que presenten éstas (ver Figura 9.1). Estos factores varían dentro de la población tanto espacial como temporalmente induciendo a los herbívoros a seguir diferentes estrategias de ataque. Así por ejemplo, S. lugens y Collaria sp. son monofagos, I. mexicanus y L. pyrrha son oligofagos, en tanto Sp. histrio sigue una estrategia polífaga alimentándose de una amplia gama de especies vegetales del Pedregal (ver Tabla 9.1).

¿Qué relación existe entre la estacionalidad de todos ellos y la fenología de W. urens? En primer lugar, la mayoría de los herbívoros domina en la temporada de lluvias (ver Figura 5.1), después que todos los individuos de W. urens pierden totalmente sus frutos. Esta planta en el Valle de México florece en la temporada seca (Ochoa, 1976), justo cuando la densidad y diversidad de herbívoros es muy baja, por lo que podría sugerirse que ésta podría ser una posible causa de esta asincronía.

Por otra parte se debe considerar que en la temporada de lluvias las hojas hispidas (más nutritivas y preferidas por los herbívoros) bajan drásticamente su disponibilidad. Es posible que ésta sea sólo una relación casual no adaptativa para la planta como mecanismo de escape temporal a los herbívoros. No obstante, puede suponerse que de haber una cierta presión selectiva de los herbívoros en este sentido la fijación de carácter liso (no nutritivo) en las hojas durante la temporada de lluvias puede tener una doble función en perjuicio de los herbívoros.

El análisis de la estacionalidad de los herbívoros (cf.

Tabla 9.1. Lista taxonómica de los herbívoros de Wigandia urens en el Pedregal de San Angel.

ORDEN	ESPECIE	TIPO DE ALIMENTACION	^{Fungo} -tamano	ESTRATEGIA	ABUNDANCIA RELATIVA (1985)
ORTHOPTERA	<u>Sphenarium histrio</u> Gerstaecker (Acrididae, Acridinae)	Masticador	2	Polifago	Muy abundante
	<u>Ichthyotettix mexicanus</u> Saussure (Acrididae, Acridinae)	Masticador	3	Oligofago	Escaso
	<u>Oecanthus pos. niveus</u> (DeGeer) (Grillidae, Oecanthinae)	Masticador	4	(sólo registros en <u>W. urens</u>)	Escaso
HEMIPTERA	<u>Collaria</u> sp (Miridae)	Succionador	B	Monofago	Muy abundante
HOMOPTERA	<u>Aconophora pallescens</u> Stal. (Membracidae)	Succionador	6	Monofago	Abundante
	<u>Graphocephala</u> sp (Cicadellidae)	Succionador	6	(sólo registros en <u>W. urens</u>) *	Muy escaso
	<u>Myzus persicae</u> (Sulzer) (Aphididae)	Succionador	9	Polifago	Abundante
	<u>Aphis gossypii</u> (Glover) (Aphididae)	Succionador	9	Polifago **	Muy escaso
	<u>Sphinx lugens</u> Walk. (Sphingidae)	Masticador	1	Monofago	Abundante
LEPIDOPTERA	<u>Baratra configurata</u> Walker (Noctuidae, Hadeninae)	Masticador	5	(sólo registros en <u>W. urens</u>)	Regular
	<u>Autographa biloba</u> (Steph.) (Noctuidae, Phytometrinae)	Masticador	5	(sólo registros en <u>W. urens</u>)	Abundante
	<u>Lophoceranica pyrrha</u> (Druce) (Noctuidae, Noctuinae)	Masticador	5	Oligofago	Muy Abundante
	<u>Sabulodes matrona</u> Bruce (Geometridae)	Masticador	3	Oligofago	Regular
DIPTERA	<u>Liriomyza</u> sp (Agromyzidae)	Minador	7	Monofago	Escaso

* Registrado en Carbajal (1975)

** R. Peña, comunicación personal.

Figura 5.1) muestra detalles importantes acerca del estudio del sistema, entre los que destacan los siguientes:

a) Los únicos herbívoros capaces de atacar a W. urens durante todo el año son Collaria sp. y M. prsicae, caracterizados por su pequeña talla, el gran tamaño de sus poblaciones, su enorme capacidad reproductiva y por su similar mecanismo de alimentación por succión. Tal parece que esas características favorecen que la población no se vea afectada por las inadecuadas condiciones que prevalecen en el Pedregal durante el invierno seco.

b) Liriomyza sp., el único minador de W. urens en el Pedregal, sólo se le encuentra en la primera mitad del año. Su desaparición puede asociarse con la aparición de las poblaciones de Sp. histrio y L. pyrrha. La posibilidad de que una larva minadora sea perturbada por herbívoros masticadores de amplia distribución de ataque se ve incrementada en la temporada que inicia en la segunda mitad de año. Sin embargo la posibilidad de que ésta sea una de las causas de asincronía debe ser probada mediante estudios sobre las probabilidades de encuentro entre Liriomyza sp. y los demás herbívoros.

c) A. biloba y B. configurata parecen presentar una asincronía en su estacionalidad. Mientras que la primera especie presenta dos generaciones al año, la segunda presenta sólo una, la cual abunda en la etapa intergeneracional de A. biloba (agosto-septiembre). Es posible que la competencia entre ambas especies se presente en cierto grado debido a que comparten los mismos sitios en el follaje de W. urens (ver Figura 9.1). Es por ello y debido a la potencial actividad carnibal de B. configurata, cuyas larvas suelen ser relativamente de mayor tamaño que las de A. biloba, que se sugiere una posible presión selectiva ejercida por esta especie sobre el otro noctuido, el cual responde evadiendo temporalmente la actividad de B. configurata.

W. urens es una especie susceptible a ser atacada por sus herbívoros mediante diferentes mecanismos y estrategias de alimentación. Estas estrategias están ligadas a la posibilidad de ataque sobre algunos "bloques" del mosaico por los insectos. De este modo algunos herbívoros con un cierto ámbito de huéspedes, como Sp. histrio y L. pyrrha, muestran mayor preferencia por las hojas maduras, en tanto que otros más especializados, como Collaria sp., A. biloba y B. configurata, prefieren las hojas jóvenes. La posibilidad de la planta de funcionar como mosaico promueve que los herbívoros se especialicen en ciertas áreas de éstas, puesto que ninguno de ellos puede presentar las mismas eficiencias al explotar todos los "bloques" del mosaico a la vez. L. pyrrha, por ejemplo, presenta una adaptación importante para enfrentarse al bajo contenido de nitrógeno de las hojas lisas, incrementando la tasa de consumo de biomasa y de nitrógeno, de modo que la tasa de acumulación de este nutriente, así como la de crecimiento, tiendan a mantenerse en un cierto nivel mínimo necesario para compensar el bajo valor nutritivo de éstas.

Los insectos herbívoros deben tomar decisiones importantes para poder sobrevivir ante un medio ambiente con constante cambio espacial y temporal, muchas de las cuales tienen una base nutricional (Slansky, 1982). La elección del sitio de oviposición, de cuánto comer, cuándo eclosionar, mudar y pasar al estado de pupa, y de dónde alimentarse, son problemas que tienen que resolver los herbívoros. En particular, los que se alimentan de W. urens se enfrentan a muchos problemas que les provoca experimentar bajas tasas de crecimiento y tener bajas probabilidades de sobrevivencia. Las hojas de W. urens presentan bajo valor nutritivo sobre todo en la temporada de lluvias, al tiempo que presentan simultáneamente varios compuestos secundarios de potencial de función antiherbívoro y dos tipos de tricomas, que constituyen una barrera física contra herbívoros potenciales. Si una sola planta presenta variación foliar en estas características, los problemas de los herbívoros se hacen más grandes aún. La variación espacial y temporal de estos recursos incrementan el tiempo de búsqueda de parte del herbívoro, con el consiguiente gasto de energía. Aparentemente este mecanismo ha permitido a W. urens no sostener a ningún fitófago en un status de plaga.

Para los herbívoros oligófagos y polígafagos, la posibilidad de utilizar un recurso alternativo puede ser de gran importancia. S. histrio tiene la posibilidad de alimentarse del follaje de muchas especies vegetales, lo cual probablemente permite que los metabolitos secundarios de W. urens no se acumulen en su cuerpo. L. pyrrha, por su parte, tiene en B. cordata un potencial recurso alimenticio de gran valor nutritivo. Porque este noctuido no utiliza esta especie más ampliamente como alimento? Las posibles barreras que impiden a L. pyrrha su utilización ya han sido discutidas (capítulo VIII). No obstante, el conocimiento de estas causas puede dar luz acerca de los factores que en la naturaleza actúan como barrera que evita que un recurso adecuado sea utilizado como alimento.

4. Polimorfismo en los herbívoros.

S. histrio y L. pyrrha muestran un polimorfismo fenotípico que puede estar asociado estrechamente a su dieta. S. histrio, por ejemplo, presenta muchos patrones de coloración que pueden estar asociados con el amplio ámbito de especies vegetales que utiliza como alimento. Qué importancia tiene para esta especie mantener este polimorfismo cromático? Cada patrón de coloración está asociado con una dieta determinada o está controlado genéticamente? Existen preferencias alimenticias diferenciales en diferentes morfos de la población? Estas son cuestiones que no pueden ser contestadas en este trabajo, sin embargo, queda abierto el campo para que puedan llevarse a cabo trabajos posteriores con esta especie, dada su accesibilidad y fácil manejo. Una hipótesis previa a estas cuestiones se fundamenta en que S. histrio se enfrenta a una mosaico enorme de posibilidades de alimentación, en el cual, cada "bloque" tiene características físicas y químicas diferentes, por lo cual el mantenimiento de un polimorfismo fenotípico puede ser una buena respuesta al mosaico,

donde cada morfo "se especializa" a un "bloque" particular de este.

L. pyrrha, por su parte, muestra un polimorfismo fisiológico alimenticio entre progenies larvarias (capítulo VIII), cada una de las cuales es afectada de modo diferente en su crecimiento y sobrevivencia por efecto de la dieta (Tabla 8.4 y 8.8). El hecho de que cada progenie utilice con diferente eficiencia un mismo recurso (Tabla 8.3) refleja una adecuación diferencial basada en la dieta. El papel que tiene el mantenimiento de este polimorfismo fisiológico en L. pyrrha probablemente sea mantener la posibilidad de explotar diferentes recursos con distintas eficiencias en un ambiente en constante cambio, dejando un sustrato adecuado para que la selección natural actúe en la población. De cualquier modo, es posible que una respuesta de los herbívoros hacia la variabilidad espacial y temporal de las plantas, sea mantener varios morfos simultáneamente, cada uno de los cuales tiene diferente capacidad para poder utilizar cada "bloque" del mosaico diferencialmente.

5. Perspectivas para estudios posteriores en el sistema.

El Pedregal de San Angel presenta dos características importantes que deben tomarse en cuenta al realizarse estudios ecológicos dentro de él. En primer lugar, la variación topográfica que presenta ofrece una gran cantidad de macro y microambientes diferenciables, los cuales han sido sitios ideales para el establecimiento de una gran cantidad de especies vegetales con diferentes requerimientos ambientales y que conforman una flora muy variada (Alvarez et al., 1982). En segundo lugar, el alto grado de perturbación que sufre debido a la gran velocidad de reducción del área a la que se ve sometida, lo hacen ser sujeto de fenómenos poco conocidos asociados a este proceso. Cuál es el efecto de la perturbación sobre las condiciones macro y microambientales del Pedregal? Cómo influyen en las relaciones existentes entre plantas y herbívoros y entre éstas y sus polinizadores? Los efectos que tiene la perturbación sobre estos aspectos son poco conocidos; sin embargo su influencia sobre las relaciones planta-herbívoro dentro del Pedregal pueden ser discutidas un poco en este espacio. La reducción del área provoca que las plantas presentes en los sitios cubiertos por la mancha urbana desaparezcan, en tanto que los herbívoros pueden ser capaces aún de desplazarse en el espacio en busca de alimento. La destrucción de las áreas donde se alimentan, o bien la variación en la disponibilidad de sus plantas huéspedes puede provocar que la interacción se vea afectada en varias vías. H.J.B. Lowe (en van Emden, 1972) encontró, por ejemplo, que las poblaciones de algunas especies de áfidos abandonaron su planta hospedera por perturbación, pero otras no, como Aphis fabae. Rhoades (1983), por su parte sugiere que las perturbaciones pueden incrementar o abatir la eficiencia de adaptaciones defensivas de cualquier miembro de la estructura trófica de una comunidad. En el Pedregal de San Angel existen pocas observaciones sobre los efectos de la perturbación sobre la relación entre herbívoros plantas entre los que se puede citar:

a) Posible incremento en la población de L. pyrrha en el Pedregal de San Angel de 1969 a 1985.

b) Incremento en el grupo de herbívoros que se alimentan de W. urens.

c) Incremento en el gremio de huéspedes de algunos herbívoros. Es posible que la perturbación favorezca errores en la oviposición de manera que algunas especies inicien la colonización de nuevas plantas. L. pyrrha, por ejemplo, se ha encontrado en B. cordata sólo en las áreas más perturbadas del Pedregal.

Por otro lado, la variación topográfica afecta la acumulación del suelo y agua en el Pedregal de San Angel, siendo probable que esta heterogeneidad topográfica influya de manera determinante sobre la pubescencia de las hojas de cada individuo de W. urens que crezca en un sustrato diferente, tal como lo demuestran las diferencias en la razón H/L entre los límites y el interior del Pedregal. De cualquier manera, se requieren estudios detallados de laboratorio acerca de los factores físicos y genéticos que determinan la pubescencia foliar en esta planta.

Es claro que esta variación en la pubescencia afecta mucho la selección del alimento de parte de los herbívoros. No obstante, es necesario conocer con mayor detalle cómo varía la composición nutricional y aleloquímica de las hojas de W. urens en función de la edad y la densidad de tricomas urticantes. El papel de la variación foliar tanto espacial como temporal en W. urens tiene gran valor defensivo contra los herbívoros, la cual determina y mantiene las preferencias alimenticias de cada uno de ellos. Sin embargo, aún existen muchas otras cuestiones por resolver en este sistema, como son: Qué papel tienen los tricomas glandulares para la planta, y cómo intervienen en el mosaico? Qué utilidad adaptativa tiene la conducta gregaria de L. pyrrha? A qué factores está asociado el polimorfismo morfológico de S. histrio? Cuáles son las consecuencias de daño producido por los herbívoros defoliadores sobre W. urens dentro del Pedregal de San Angel?

El conocimiento completo de la variación genética y fenotípica en la disponibilidad del hospedero dejará, sin duda, un instrumento efectivo para el control y manejo de plagas (Hare, 1983a; Denno & McClure, 1983b), y un panorama más claro acerca de como interactúan las plantas y herbívoros en la naturaleza.

BIBLIOGRAFIA.

- ✓ - Alvarez, F. J., J. Carabias, J. Meave, P. Moreno-Casasola, D. Nava, F. Rodríguez, C. Tovar & A. Valiente. 1982. Proyecto para la creación de una reserva en el Pedregal de San Angel. Lab. de Ecología, Fac. de Ciencias, U.N.A.M. México. 49 pp.
- Andrés, L.A. & R.D. Goeden. 1971. The biological control of weeds by introduced natural enemies. In Huffaker, C.B. (ed.). Biological Control. Plenum Press, N.Y.
- Atsatt, P.R. & O.J. O'Dowd. 1976. Plant defense guilds. Science 193: 24-29.
- ✓ - Auerbach, M.J. & Strong, D.R. 1981. Nutricional ecology of Heliconius herbivores experiments with plant fertilization and alternative hosts. Ecol. Monogr. 51: 63-83.
- Barrs, H.D. & P.E. Weatherley. 1962. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficit in leaves. Aust. J. Biol. Sci. 15: 413-28.
- Becerra, J. y E. Ezcurra. 1986. Glandular hairs in the Arbutus xalapensis complex in relation to herbivory. Am. J. Bot. 73: 1427-1430.
- Begon, M.G. & M. Mortimer. 1981. Population Ecology. Blackwell Sci. Pub., London.
- Beutelspacher, C. 1972. La familia Sphingidae (Insecta: Lepidoptera) en el Pedregal de San Angel, D.F. México. An. Inst. Biol. Univ. Nat. Auton. México. 1: 17-24.
- Borror, D.J. DeLong & C.A. Triplehorn. 1976. An Introduction to the Study of Insects. Holt Rinehart, N.Y.
- Bowers, W.S., T. Ohta, J.S. Cleere & P.A. Marsella. 1976. Discovery of insect anti-Juvenile hormones in plants. Science 193: 542-547.
- Brower, L.P. 1969. Ecological chemistry. Sci. Am. 220: 22-29.
- ✓ - Brattsen, L.B. 1979. Biochemical defense mechanisms in herbivores against plant allelochemicals. In Rosenthal, G.A. & D.H. Janzen (eds.). Herbivores. Their Interactions with Secondary Plant Metabolites. Academic Press, N.Y. p.p. 199-270.
- Bryant, J.P, et al. 1985. Interactions of snowshoe hare and felt leaf willow in Alaska. Ecology 66: 1564-1573.
- Bursell, E. 1967. The excretion of nitrogen in insects. Adv. Insect Physiol. 4: 33-67.

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

- Cates, R.G. & G.H. Orians. 1975. Successional status and the palatability of plants to generalized herbivores. Ecology **56**: 410-418.

- Cates, R.G. & D.F. Rhoades. 1977. Prosopis leaves as a resource for insects. In Simpson, B.B. (ed.). Mesquite. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.

- Coley, P.D. 1980. Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. Nature **284**: 545-546.

- Coley, P.D. 1982. Rates of herbivory on different tropical trees. In Leigh, E.G., Jr., A.S. Rand & D.M. Windsor (eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. p.p. 123-132.

- Coley, P.D. 1983a. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a Lowland Tropical Forest. Ecol. Monogr. **53**: 209-233.

- Coley, P.D. 1983b. Intraspecific variation in herbivory on two tropical tree species. Ecology **64**: 426-433.

- Cooper, S.M. & N. Owen-Smith. 1985. Condensed tannins deter feeding by browsing ruminants in a south African savanna. Oecologia **67**: 142-146.

✓ - Crawley, M.L. 1983. Herbivory. The Dynamics of Animal-Plant Interactions. Studies in Ecology v. 10. Blackwell Sci. Pub., London.

- Dadd, R.H. 1963. Feeding behaviour and nutrition in grasshoppers and locusts. Adv. Insect Physiol. **1**: 47-109.

- Darwin, C. 1859. El Origen de las Especies. Universo (1982), México.

- Denno, R.F. 1983. Tracking variable host plants in space and time. In Denno, R.F. & M.S. McClure (eds.). Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems. Academic Press, N.Y. p.p. 291-341.

- Denno, R.F. & M.S. McClure (eds.). 1983a. Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems. Academic Press, N.Y.

- Denno, R.F. & M.S. McClure. 1983b. Variability: a key to understanding plant-herbivory interactions. In Denno, R.F. & M.S. McClure (eds.). Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems. Academic Press, N.Y. p.p. 1-12.

- Denno, R.F., M.J. Raupp, D.W. Tallamy & C.F. Reichelderfer. 1980. Migration in heterogeneous environments differences in

habitat selection between the wingforms of the dimorphic planthopper, Prokelisia marginata (Homoptera: Delphacidae). Ecology 61: 859-867.

- Dirzo, R. & J.L. Harper. 1982. Experimental studies on slug-plant interactions. III. Differences in the acceptability of individual plants of Trifolium repens to slugs and snails. J. Ecol. 70: 101-117.

- Dirzo, R. 1983. Sobre el significado del "co" de coevolución. Bol. Soc. Bot. Méx 44: 91-94.

- Dirzo, R. 1984. Herbivory: a phytocentric overview. In Dirzo, R. & J. Sarukhán (eds.). Perspectives on Plant Population Ecology. Sinaver, Sunderland, Mass. p.p. 141-165.

- Domínguez, X.A. 1973. Métodos de Investigación Fitoquímica. Limusa, México.

- Durzan, D.J. 1968a. Nitrogen metabolism of Picea glauca. I. seasonal changes of free amino acids in buds, shoot apices, and leaves, and the metabolism of uniformly labelled 14C-arginine by buds during the onset of dormancy. Can. J. Bot. 46: 909-919.

- Durzan, D.J. 1968b. Nitrogen metabolism of Picea glauca. II. Diurnal changes of free amino acids, amides, and guanidino compounds in roots, buds, and leaves during the onset of dormancy of white spruce saplings. Can. J. Bot. 46: 921-928.

- Durzan, D.J. 1968c. Nitrogen metabolism of Picea glauca. III. Diurnal changes of amino acids, amides, protein, and chlorophyll in leaves of expanding buds. Can. J. Bot. 46: 929-937.

- Eastop, V.F. 1972. Deductions from the present day host plants of aphids and related insects. In van Emden H.F. (ed.). Insect/Plant Relationships. Blackwell Sci. Pub., Oxford. p.p. 157-178.

- Edwards, P.J. & S.D. Wratten. 1980. Ecology of Insect-Plant Interactions. Studies in Biology No. 121. Edwards Arnold, Great Britain.

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

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

- Ehrlich, P.R. & P.H. Raven. 1965. Butterflies and plants: a study in coevolution. Evolution 18: 586-608.

- van Emden, H.F. (ed.). 1972. Insect/Plant Relationships. Blackwell Sci. Pub., Oxford.

- van Emden, V.A. & M.J. Way. 1972. Host plants in the population dynamics of insects. In van Emden, H.F. (ed.). Insect/Plant Relationships. Blackwell Sci. Pub., Oxford. p.p. 181-199.
- Feeny, P.P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. Ecology. 15: 565-581.
- Feeny, P. 1975. Biochemical coevolution between plant and their insect herbivores. In Gilbert L.E. & P.H. Raven (eds.). Coevolution of Animals and Plants. University of Texas Press, Austin and London. p.p. 3-19.
- Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. Recent Adv. Phytochem. 10: 1-40.
- Fraenkel, G. 1959. The raison d'être of secondary plant substances. Science 129: 1466-1470.
- Freeland, W.L. & D.H. Janzen. 1974. Strategies in herbivory by mammals: The role of plant secondary compounds. Am. Nat. 108: 269-289.
- García, E. 1964. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). García, México.
- Gibson, D.N. 1970. Hydrophyllaceae. Flora of Guatemala, Fieldiana: Botany 24 (9): 99-111.
- Gibson, R.W. 1971. Glandular hairs providing resistance to aphids in certain wild potato species. Ann. Appl. Biol. 68: 113-119.
- Gilbert, L. 1971. Butterfly-plant coevolution: has Passiflora adenopoda won the selectional race with Heliconiine butterflies? Science 172: 585-586.
- Gilbert, L. 1975. Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. In Gilbert, L.E. & R.H. Raven (eds.). Coevolution of Animals and Plants. University of Texas Press, Austin and London. p.p. 210-240.
- Gómez, F.L. Quijano, J.S. Calderón & T. Ríos. 1980. Terpenoids isolated from Wigandia kunthii. Phytochemistry 19: 2202-2203.
- Gómez, J.C., E. Ezcurra & Becerra. 1986. La comunidad de insectos fitófagos en el madroño (Arbutus xalapensis) y su respuesta a la pubescencia foliar. Folia entomol. Mex. 70: 99-105.
- Hagley, E.A.C., N.J. Holliday & D.R. Barber. 1982. Laboratory studies of food preferences of some orchard carabids (Coleoptera: Carabidae). Can. Entomol. 114: 431-437.

- Hairston, N.G., F.E. Smith & L.B. Slobodkin. 1960. Community structure, population control and competition. Am. Nat. 94: 421-425.
- Harborne, J.B. 1977. Introduction to Ecological Biochemistry. Academic Press, London.
- Hare, J.D. 1983a. Manipulation of host suitability for herbivore pest management. In Denno, R.F. & M.S. McClure (eds.). Variable Plants and Managed Systems. Academic Press, N.Y. p.p. 655-680.
- Hare, J.D. 1983b. Seasonal variation in plant-insect associations: utilization of Solanum dulcamara by Leptinotarsa decemlineata. Ecology 64: 345-361.
- Harper, J.L. 1969. The role of predation in vegetational diversity. In Diversity and Stability in Ecological Systems. Brookhaven Symposium in Biology 22: 48-62.
- Harper, J.L. 1977. The Population Biology of Plants. Academic Press, London.
- Harris, P. 1972. Insects in the population dynamics of plants. In van Emden, H.F. (ed.). Insect/Plant Relationships. Blackwell Sci. Pub., Oxford. p.p. 201-209.
- Haukioja, E. 1980. On the role of plant defences in the fluctuation of herbivore populations. Oikos 35: 202-213.
- Hebard, M. 1932. New species and records of Mexican Orthoptera. Trans. Am. Ent. Soc. 58: 201-371.
- Hellmuth, E.O. 1970. Measurement of leaf water deficit with particular reference to the whole leaf method. J. Ecol. 58: 409-417.
- Herrera, L. 1983. Sintesis ecológica de la Cuenca de México. Tesis Profesional. Fac. de Ciencias, U.N.A.M. México.
- Ikeda, T., F. Matsumura & D.M. Benjamin. 1977. Chemical basis for feeding adaptation of pine sawflies, Neodiprion rugifrons and Neodiprion swaini. Science 197: 497-499.
- Jameson, D.J. 1963. Responses of individual plant to harvesting. Bot. Rev. 29: 532-594.
- Janzen, D.H. 1980. When is coevolution? Evolution 34: 611-612.
- Janzen, D.H. (ed.). 1983. Costa Rican Natural History. University of Chicago Press, Chicago.
- Janzen, D.H. 1985. On ecological fitting. Oikos 45: 308-310.

- Jones, C.G. 1983. Phytochemical variation, colonization, and insect communities: the case of bracken fern (Pteridium aquilinum). In Denno, R.F. & M.S. McClure (eds.). Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems. Academic Press, N.Y. p.p. 513-558.
- Kircher, H.W., W.B. Heed, J.S. Russel & J. Grove. 1967. Senita cactus alkaloids: their significance to Sonoran desert Drosophila ecology. J. Insect Physiol. 13: 1869-1874.
- Krieger, R.I., P.P. Feenyand & C.F. Wilkinson. 1971. Detoxication enzymes in the guts of caterpillars: an evolutionary answer to plant defenses? Science 172: 579-580.
- Koptur, S. 1985. Alternative defenses against herbivores in Inga (Fabaceae: Mimosoideae) over an elevational gradient. Ecology 66: 1639-1650.
- Kozlovsky, D.G. 1968. A critical evaluation of the trophic level concept. 1. Ecological efficiencies. Ecology 49: 48-60.
- Krebs, C.J. 1978. Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. 2nd. ed. Harper & Row Pub., N.Y.
- Kulman, H.M. 1971. Effects of insect defoliation on growth and mortality of trees. Ann. Rev. Entomol. 16: 289-324.
- Lechuga, N.R. 1971. Estudio ecológico de los insectos de enecio praecox D.C. en el Pedregal de San Angel. Tesis Profesional, Fac. de Ciencias, U.N.A.M. México.
- Levin, D.A. 1971. Plant phenolics: an ecological perspective. Am. Nat. 105: 157-181.
- Levin, D.A. 1973. The role of trichomes in plant defense. G. Rev. Biol. 48: 3-15.
- Lowman, M.D. 1985. Temporal and spatial variability in insect grazing of the canopies of 5 australian rainforest tree species. Aust. J. Ecol. 10: 7-24.
- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson. 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Macbride, F.J. 1917. Notes on the Hydrophyllaceae and a few other North American Spermatophytes. Contr. Gray Herb 49: 31-37. 42.
- McClure, M.S. 1980. Foliar nitrogen: a basis for host suitability for elongate hemlock scale, Florinia externa (Homoptera: Diaspididae). Ecology 61: 72-79.
- McClure, M.S. 1983. Competition between herbivores and increased resource heterogeneity. In Denno, R.F. & M.S. McClure (eds.). Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed

Systems. Academic Press, N.Y. p.p. 125-153.

- McKenzie, H.A. & H.S. Wallace. 1954. The Kjeldahl determination of nitrogen : a critical study of digestion conditions-temperature, catalyst, and oxidizing agent. Aust. J. Chem. 7: 55-70.

- Mc Neill, S. & T.R.E. Southwood. 1978. Role of in the development of insect-plant relationships. In Harborne, J.B. (ed.). Biochemical Aspects of Plant and Animal Coevolution. Academic Press, N.Y. p.p. 77-98.

- Martínez, M. 1957. Flora del Estado de México. II. Dir. Gral. de Agricultura y Ganadería. Toluca, México. p.p. 27-30.

- Martínez, M. 1959. Plantas Medicinales de México. Botas, México. 467 pp.

- Mathavan, S. & T.J. Pandian. 1975. Effect of temperature on food utilization in the monarch butterfly Danaus chrysippus. Oikos 26: 60-64.

- Mattson, W. J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. Annu. Rev. Syst. 11: 119-161.

- Mattson, W.J. & N.D. Addy. 1975. Phytophagous insects as regulators of forest primary production. Science 190:515-522.

- Maugh II, T.H. 1982. Exploring plant resistance to insects. Science 216: 722-723.

- Milton, K. 1979. Factors influencing leaf choice by howler monkeys: a test of some hypotheses of food selection by generalist herbivores. Am. Nat. 114: 362-378.

- Munz, P.A. 1932. Dermatitis produced by Phacelia (Hydrophyllaceae). Science 76: 194.

- Nash, D.L. 1979. Hydrophyllaceae. In Gómez-Pompa, A. (ed.). Flora de Veracruz. Fascículo 5. INIREB, Xalapa, Ver., México. 37 pp.

- Ochoa, G.S. 1976. La Familia Hydrophyllaceae en el Valle de México. Tesis Profesional. Esc. Nal. de Ciencias Biológicas, I.P.N. México.

- Ochoa, G.S. 1985. Hydrophyllaceae. In Rzedowski, J. & J.C. Rzedowski (eds.). Flora Fanerogámica del Valle de México Jalapa Ver., México.

- Osborne, D.J. 1972. Mutual regulation of growth and development in plants and insects. In van Emden, H.F. (ed.). Insect/Plant Relationships. Blackwell Scientific Pub., Oxford. p.p. 33-42.

- Opler, P.A. 1979. Interaction of plant life history components

as related to arboreal herbivory. In Montgomery, G.G. (ed). The Ecology of Arboreal Herbivory. Smithsonian Inst. Press, Washington, D.C.

- Pyke, D.A. & J.N. Thomson. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. Ecology 67: 240-245.

- Rathcke, B.J. and R.W. Poole. 1975. Coevolutionary race continues: butterfly larval adaptation to plant trichomes. Science 187: 175-176.

- Raupp, M.J. & R.F. Denno. 1983. Leaf age as a predictor herbivore distribution and abundance. In Denno, R.F. & M.S. McClure (eds.). Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems. Academic Press, N.Y. p.p. 91-124.

- Rauscher, M.D. 1978. Search image for leaf shape in a butterfly. Science 200: 1071-1073.

- Reese, J.C. & S.D. Beck. 1978. Interrelationships of nutritional indices and dietary moisture in the black cutworm (Agrostis ipsilon) digestive efficiency. J. Insect Physiol. 24: 473-479.

- Rehr, S.S., P.P. Feeny & D.H. Janzen. 1973. Chemical defense in Central American non-ant acacias. J. Anim. Ecol. 42: 405-416).

- Rhoades, D.F. 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores. In Rosenthal, G.A. & D.H. Janzen (eds.). Herbivores. Their Interaction with Secondary Plant Metabolites. Academic Press, N.Y. p.p. 3-54.

- Rhoades, D.F. 1983. Herbivore population dynamics and plant chemistry. In Denno, R.F. & M.S. McClure (eds.). Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems. Academic Press, N.Y.

- Rhoades, D.F. & R.G. Cates. 1976. A general theory of plant antiherbivore chemical interaction between plants and insects. Recent Adv. Phytochem. 10: 168-213.

- Rockwood, L.L. 1973. The effect of defoliation on seed production of six Costa Rican tree species. Ecology 54: 1363-1369.

- Rodriguez, E. 1982. Cytotoxic and insecticidal chemicals of desert plant. In Hedin, P. (ed.). Mechanisms of Plant Resistance to Insects. Ann. Chemical Society. En prensa.

- Rosenthal, G.A. & D.H. Janzen (eds.). 1979. Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites. Academic Press, N.Y.

- Rothschild, M. 1972. Secondary plant substances and warning

colouration in insect. In van Emden, H.F. (ed.). Insect/Plant Relationships. Blackwell Sci. Pub., Oxford. p.p. 59-83.

- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Angel (D.F. México). An. Esc. Cien. Biol. I.P.N. Méx. 8: 59-129.

- Rzedowski, J. & G.C. Rzedowski. 1979. Flora Fanerogámica del Valle de México. Continental, México.

- Rzedowski, J. 1983. Vegetación de México. Limusa, México.

- Sánchez, O. 1968. La Flora del Valle de México. Herrero, México.

- Schoonhoven, L.M. 1972. Plant recognition by lepidopterous larvae. In van Emden, H.F. (ed.). Insect/Plant Relationships. Blackwell Sci., Oxford. p.p. 87-99.

- Schultz, J.C. 1983. Habitat selection and foraging tactics of caterpillars in heterogeneous trees. In Denno, R.F. & M.S. McClure (eds.). 1983. Variable and Herbivores in Natural and Managed Systems. Academic Press, N.Y. p.p. 61-90

- Schultz, J.C., P.J. Nothnagle & I.T. Baldwin. 1982. Seasonal and individual variation in leaf quality of two northern hardwoods tree species. Amer. J. Bot. 69: 753-759.

- Scriber, J.M. 1977. Limiting effects of low-water content on the nitrogen utilization, energy budget and larval growth of Hyalophora cecropia (Lepidoptera: Saturniidae). Oecologia 28: 269-287.

- Scriber, J.M. & P. Feany. 1979. Growth of herbivorous caterpillars in relation to feeding specialization and to the growth form of their food plants. Ecology 60: 829-850.

- Scriber, J.M. & R.C. Lederhouse. 1983. Temperature as a factor in the development and feeding ecology of tiger swallowtail caterpillars, Papilio glaucus (Lepidoptera). Oikos 40: 95-102.

- Scriber, J.M. & F. Slansky, Jr. 1981. The nutritional ecology of immature insects. Annu. Rev. Entomol. 26: 183-211.

- Singer, M.C. 1982. Quantification of host preferences by manipulation host oviposition behavior in the butterfly Euphydryas editha. Oecologia 52: 224-229.

- Slansky, F., Jr. 1982. Insect nutrition an adaptatologist's perspective. Florida Entomologist 65: 45-71.

- Slansky, F., Jr. & P. Feany. 1977. Stabilization of the rate of nitrogen accumulation by larvae of the cabbage butterfly on wild and cultivated food plants. Ecol. Monogr. 47: 209-228.

- Slansky, F., Jr. & J.M. Scriber. 1982. Selected bibliography

and summary of quantitative food utilization by immature insects. Entomol. Soc. Am. Bull. 28: 43-55.

- Soberón, J. 1986. The relationship between use and suitability of resources and its consequences to insect population size. Am. Nat. 127: 338-357.

- Southwood, T.R.E. 1972. The insect/plant relationship-an evolutionary perspective. In van Emden, H.F. (ed.). Insect/Plant Relationship. Blackwell Sci. Pub., Oxford. p.p. 3-30.

- Standley, P.C. 1924. Trees & Shrubs of Mexico. Contr. U.S. Nat. Herb. 23: 1312-1313.

- Strong, D.R., J.H. Lawton & T.R.E. Southwood. 1984. Insects on Trees. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

- Tallamy, D.W. 1985. Squash beetle feeding behavior; an adaptation against induced cucurbit defenses. Ecology 66: 1574-1579.

- Technicon Industrial Systems. 1977a. Industrial Method No. 334-74 W/B. Individual simultaneous determination of nitrogen and/or phosphorus in BD acid digest.

- Technicon Industrial Systems. 1977b. Industrial Method No. 369-75 A/B. Digestion and sample preparation for the analysis of total Kjeldhal nitrogen and/or total phosphorus in food and agricultural products using the Technicon BD-20 block digester.

- Tinbergen, N. 1977. Defense in color. The Insects. Readings from Scientific American. W.H. Freeman & Co., San Francisco. p.p. 173-179.

- Walbauer, G.P. 1968. The consumption and utilization of food by insects. Adv. Insect Physiol. 5: 229-288.

- Westoby, M. 1974. An analysis of diet selection by large generalist herbivores. Am. Nat. 108:290-304.

- White, T.C.R. 1978. The importance of a relative shortage of food in animal ecology. Oecologia 33: 71-86.

-Whitham, T.G. 1980. The theory habitat selection: examined and extended using Pemphigus aphids. Am. Nat. 115: 449-466.

-Whitham, T.H. 1981. Individual trees as heterogeneous environments. Adaptation to herbivory or epigenetic noise? In Denno, R.F. & Dingle (eds.). Insect Life History Patterns: Habitat and Geographic Variation. Springer-Verlag.

-Whitham, T.H. 1983. Host manipulation of parasites: within-plant variation as a defense against rapidly evolving pests. In Denno, R.F. & M.S. McClure (eds.). Variable Plant and Herbivores in Natural and Managed Systems. Academic Press, N.Y. p.p. 15-41.

- Wigglesworth, V.B. 1972. The Principles of Insect Physiology. Chapman and Hall, London.

-Wint, G.R.W. 1983. Leaf damage in tropical rain forest canopies. In Sutton, S.L., T.C. Whitmore & A.C. Chadwick (eds.). Tropical Rain Forest. Ecology and Manangement. Blackwell Sci. Pub., Oxford. p.p. 229-239.

-Zar, J.H. 1974. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J.

APENDICE A

Técnicas para el análisis de metabolitos secundarios

1. Tratamiento previo de los extractos.

Se hace una solución al 0.5% en cloroformo del extracto hexánico y una en alcohol metílico a la misma concentración del extracto metanólico. Si estas soluciones no son transparentes, se someten a decoloración con carbón activado durante 5 min y posteriormente a filtración hasta que éstas se aclaren, conservando la concentración de las soluciones durante el tratamiento. Las pruebas se aplican a soluciones al 0.5% del extracto del disolvente apropiado. Si se utiliza una solución diferente a la requerida por la prueba, 1 ml de solución madre se somete a sequedad y posteriormente se le agrega el disolvente adecuado. Sólo las pruebas de Liebermann-Burchard y de Shinoda fueron aplicadas para el extracto hexánico.

2. Prueba de Liebermann-Burchard (terpenos y esteroides).

Se mezclan 1 ml de anhídrido acético y 1 ml de cloroformo; se enfrían a 0°C y se les añade una gota de ácido sulfúrico concentrado. Se agrega 1 ml de este reactivo a 1 ml de solución cloroformica de extracto. En una reacción positiva hay desarrollo de coloración azul o azul-verdoso si son esteroides, y rojo, rosa o violeta si son terpenos.

3. Prueba del cloruro férrico (fenoles).

A 1 ml de una solución metanólica del extracto se le agregan tres gotas de cloruro férrico etanólico al 10%. La prueba es positiva si se forma un color azul-verdoso.

4. Prueba de Shinoda (flavonoides).

Dos trocitos de magnesio se agregan a 1 ml de solución metanólica del extracto, luego se añaden tres gotas de ácido clorhídrico concentrado observándose de inmediato, si el extracto posee flavonoides, un color anaranjado, rojo azulado o violeta.

5. Prueba de Molish (glucósidos).

A 1 ml de extracto en metanol se agregan dos gotas de una solución de alfa-naftol en etanol al 10% y 1 ml de ácido sulfúrico concentrado dejándolo resbalar por las paredes poco a poco, de tal manera que el ácido y la solución metanólica se estratifiquen. Si hay glucósido aparece un anillo violeta en la interfase.

6. Prueba de Dragendorff (alcaloides).

A 1 ml de solución de extracto de ácido clorhídrico al 10% se le añaden 2 gotas de reactivo de Dragendorff. La prueba es positiva si se forma un precipitado anaranjado-marrón. El reactivo se prepara disolviendo 8.0 g de $\text{Bi}(\text{NO}_3)_3 \cdot 5 \text{H}_2\text{O}$ en 20 ml de HNO_3 al 30% y 27.2 g de KI en 50 ml de agua; se mezclan las dos soluciones y se dejan reposar 24 horas, al término del cual se decanta y se afora con agua a 100 ml.

7. Prueba de ácido silicotúngstico (alcaloides).

Dos gotas de reactivo de ácido silicotúngstico se añaden a una solución de extracto de ácido clorhídrico al 10%. La prueba es positiva si se forma un precipitado color crema. El reactivo se prepara disolviendo 5.0 g de ácido silicotúngstico en ácido sulfúrico, necesario para formar 100 ml de solución.

8. Prueba de espuma (saponinas).

Un ml de solución acuosa del extracto se sacude durante 30 seg. Si la espuma formada permanece dos minutos, la prueba es positiva.

APENDICE B

Método gravimétrico para conocer biomasa seca consumida en los cultivos de larvas (Waldbauer, 1968).

Las premisas del método gravimétrico son:

1. La ganancia de peso en el insecto es encontrada restando el peso que éste tiene al principio del periodo de alimentación a su peso final.
2. El alimento ingerido es determinado restando el peso del alimento no comido al peso del alimento proveído (ver abajo).
3. Todas las heces son separadas del alimento no comido y son pesadas.

Para conocer el peso del alimento consumido (PAC) se utilizaron seis muestras de hojas "control" (sin orugas) para cada tratamiento, las cuales eran pesadas al principio del periodo de alimentación y al final, de manera que se tuvieran los datos promedio para aplicar la siguiente fórmula:

$$PAC = (W - (A/2)) (W - (L + bL))$$

donde A es el peso fresco inicial promedio de las hojas "control", b es el peso final promedio de las hojas "control", W es el peso fresco del alimento introducido y L es el peso del alimento no comido. El PAC es transformado a peso seco consumido multiplicando con un factor de corrección obtenido por la relación peso fresco/peso seco de las hojas "control" en ese periodo de alimentación. El uso de alícuotas requiere que se asuman las siguientes suposiciones:

1. El alimento es ingerido a una tasa constante.
2. El porcentaje de pérdida de peso del alimento es independiente de la cantidad de alimento.
3. La alimentación por sí misma no incrementa la "pérdida natural" por la provisión constante de una superficie de corte fresca.

Sin embargo todas estas suposiciones no ocurren en la práctica y constituyen un factor de error que debe considerarse.