

ESPECIFICIDAD Y HERBIVORIA DE LEPIDOPTERA SOBRE ESPECIES PIONERAS Y TOLERANTES DEL BOSQUE MESOFILO DE LA RESERVA DE LA BIOSFERA EL CIELO, TAMAULIPAS, MEXICO

Gerardo SÁNCHEZ-RAMOS¹, Rodolfo DIRZO² y Manuel A. BALCÁZAR-LARA³

¹ Instituto de Ecología y Alimentos, Universidad Autónoma de Tamaulipas,
13 Blvd. Adolfo L. Mateos No. 928. CP. 87040. Cd. Victoria, Tam. MEXICO

² Instituto de Ecología, UNAM, Apdo. Postal 70-275, CP. 04510 México, D.F. MEXICO

³ Instituto de Biología, UNAM, Apdo. Postal 70-153, CP. 04510 México, D.F. MEXICO

RESUMEN

Se reconocen las principales especies de Lepidoptera asociadas a seis especies de plantas con alto valor de importancia ecológico y distinta historia de vida: tres pioneras (*Perymenium ovalifolium*, *Cercis canadensis* var. *mexicana* y *Liquidambar styraciflua*) y tres tolerantes (*Clethra pringlei*, *Quercus germana* y *Podocarpus reichei*) del bosque mesófilo de la Reserva de la Biosfera El Cielo de Gómez Farfás, Tamaulipas. Se llevó a cabo una cuantificación de la herbivoría (% de área foliar) para cada especie vegetal efectuada por larvas de lepidópteros en función del tiempo durante la época lluviosa, analizando el efecto del consumo foliar de cada especie y la historia de vida de las plantas estudiadas.

Con la finalidad de reconocer el efecto de la relación generalismo: especificidad para cada lepidóptero, se realizaron pruebas de selectividad manteniendo larvas de cada especie en cautiverio, ofreciéndoles diferentes hospederos y evaluando su consumo foliar. Los resultados muestran ocho diferentes especies de Lepidoptera asociados a las seis especies vegetales. Colectivamente estos lepidópteros consumieron 7% del área foliar disponible de sus hospederos. Las especies de plantas pioneras mostraron ca. 3 veces más herbivoría por lepidópteros que las especies tolerantes. En general, los lepidópteros mostraron una tendencia hacia la especialización, principalmente los asociados a las especies tolerantes. **Palabras Clave:** bosque mesófilo, especies pioneras, especies tolerantes, herbivoría, Lepidoptera, Reserva de la Biosfera El Cielo.

ABSTRACT

We investigated the species of Lepidoptera associated with the six most important plants, three gap colonizing species (*Perymenium ovalifolium*, *Cercis canadensis* var. *mexicana* and *Liquidambar styraciflua*) and three shade-tolerant species (*Clethra pringlei*, *Quercus germana* and *Podocarpus reichei*) in the Biosphere Reserve El Cielo at Gómez Farfás, Tamaulipas cloud forest. The levels of herbivory (% leaf area eaten) by each lepidopteran larvae were measured during the rainy season. Selectivity tests were carried out evaluating the generalist-specialist insect effect. The results showed eight different lepidopteran species. They consumed 7% of the available leaf area within the six plant species. For pioneer species the % of leaf area grazed was ca. 3 times greater than for shade-tolerant species leaves. The insects associated with shade-tolerant species were more specialist than the insects associated with pioneer species.

Key Words: Biosphere Reserve El Cielo, cloud forest, pioneer species, tolerant species, herbivory, Lepidoptera.

INTRODUCCION

Una de las interacciones bióticas de mayor impacto en las comunidades naturales es la herbivoría (Crawley, 1983; Dirzo 1984). Se estima que aproximadamente el 10% de la productividad primaria terrestre se mueve en dirección de los herbívoros (Coley *et al.* 1985). Estos también pueden influir significativamente en la riqueza de especies de plantas, la abundancia relativa de éstas, y ser componentes causales de la heterogeneidad espacial (Crawley, 1983). Incluso, se argumenta que pueden influir en el ciclaje de nutrientes del ecosistema (Schowalter, 1981). Al nivel de las poblaciones de plantas se ha demostrado que los herbívoros tienen un impacto significativo, afectando incluso la demografía, distribución y abundancia de las plantas (Louda, 1982; Dirzo, 1984). En el nivel del individuo, es reconocido que los herbívoros pueden afectar negativamente uno o más componentes de la adecuación de las plantas (e.g. crecimiento, sobrevivencia, reproducción), y han sido considerados como importantes agentes selectivos en la evolución de las mismas (Ehrlich y Raven, 1964; Feeny, 1976; Rhoades y Cates, 1976; Whithman y Mooper, 1985; Marquis, 1984).

En estudios recientes se ha demostrado además que la herbivoría afecta a su vez a otros componentes bióticos que interactúan con las plantas, por ejemplo las micorrizas (Gehring y Linhart, 1993), particularmente en sistemas de condiciones abióticas tensionantes como los sistemas áridos y semiáridos (Gehring y Linhart, 1993; Whitham y Mopper, 1985). Lo anterior, hace evidente que la gran mayoría del conocimiento disponible se ha obtenido a partir de estudios en zonas templadas, tropicales, áridas y semiáridas. En contraste, prácticamente no hay información al respecto de los bosques mesófilos tropicales y subtropicales, a pesar de su gran importancia florística (Rzedowski, 1986; Dirzo, 1994) y como sistema que aporta servicios ecológicos de gran importancia, tales como el aprovisionamiento de agua y control de ciclos hidrológicos (Dirzo, 1994). Recientemente se ha concluido un estudio sobre los patrones de herbivoría para el bosque mesófilo de montaña El Cielo, Tamaulipas (Sánchez-Ramos, 1998). Un aspecto relevante en dicho estudio fue el análisis de la detección de los principales herbívoros presentes en el bosque mesófilo.

Se considera que los insectos son los principales herbívoros en una gran variedad de comunidades vegetales, que incluyen tanto bosques templados (ver Crawley, 1983) como diversos tipos de bosques tropicales (Janzen, 1981; Dirzo, 1987). Dentro de los insectos, las larvas de Lepidoptera pueden considerarse como uno de los grupos de mayor representatividad e impacto en las comunidades. Por

ejemplo, constituyen hasta 90% de los defoliadores del complejo genérico *Quercus* (Marquis y Whelan, 1994; Wold y Marquis, 1997), y en selvas tropicales húmedas de México son uno de los tres principales consumidores de follaje (de la Cruz y Dirzo, 1987), junto con algunos coleópteros y las hormigas arrieras (Attini). Nuestros estudios en el bosque mesófilo de Gómez Farías, confirman que los insectos, y dentro de éstos los lepidópteros, son uno de los grupos principales de herbívoros del follaje. Con el fin de caracterizar el papel que juegan los Lepidoptera del bosque mesófilo de Gómez Farías, en el presente estudio abordamos las siguientes preguntas:

¿Cuáles son los principales folívoros lepidópteros dentro de un grupo de especies vegetales representativas de esta comunidad?

¿cómo es la relación generalismo: especificidad dentro de este grupo de herbívoros?

¿cuál es la magnitud de consumo foliar por herbívoros lepidópteros presentes en las seis especies representativas con historia de vida contrastante del bosque mesófilo de Gómez Farías?

MATERIAL Y METODOS

Sitio de estudio

El sitio estudiado corresponde a un bosque mesófilo de montaña situado en la región de Gómez Farías, Tamaulipas, al noreste de la República Mexicana (23°06'13" N y 99°25'43" W), con altitud de 1130 msnm, temperatura promedio anual de 14°C y una precipitación pluvial promedio anual entre 2,000 y 2,500 mm (Puig y Bracho, 1987). El bosque mesófilo en esta región tiene una superficie de 200 km² (Puig y Bracho, 1987) y actualmente está protegido por un decreto de Reserva de la Biosfera-UNESCO denominada El Cielo. Este tipo de vegetación se representa por elementos arbóreos como *Acer skutchii*, *Cercis canadensis* var. *mexicana*, *Clethra pringlei*, *Liquidambar styraciflua*, *Magnolia tamaulipana*, *Podocarpus reichei*, *Quercus germana* y *Quercus sartorii* (Puig, 1993). En este ecosistema de montaña es posible reconocer dos tipos de hábitats en su estado natural: el bosque maduro y las fases de regeneración natural (claros) por el efecto de la caída de árboles sobremaduros (Arriaga, 1987; Sánchez-Ramos, 1998).

Las especies vegetales

Fueron consideradas seis especies con historia de vida contrastante: tres pioneras, demandantes de luz y tres tolerantes a la sombra. La selección de éstas se basó en su alto valor de importancia (VI = Densidad relativa + Frecuencia relativa + Dominancia relativa; ver Sánchez-Ramos, 1998) y representatividad ecológica en los hábitats característicos de este ecosistema. Las especies elegidas, sus historias de vida, hábitat y valor de importancia se presentan en el Cuadro 1.

Mediante un análisis florístico-estructural basado en el estudio de 20 sitios elegidos aleatoriamente, se calculó el valor de importancia (VI) y se eligieron las seis especies vegetales en el bosque mesófilo de Gómez Farfás (Sánchez-Ramos, 1998). Colectivamente, estas 6 especies agrupan el 33% del total registrado en el estudio florístico. Dado que en dicho estudio se detectaron 51 especies de plantas en total, y el promedio por especies fue de 5.8%, el grupo de las seis especies elegidas puede considerarse como representativo del bosque mesófilo El Cielo. Sobre estas especies se registró periódicamente la presencia de herbívoros. Además, se registró el tipo de daño en un grupo aleatorio de hojas marcadas de las seis especies de plantas.

Cuadro 1

Especies seleccionadas para estudio de los lepidópteros herbívoros en el bosque mesófilo, Gómez Farfás, Tamaulipas.

Especies	Hábitat	Historia de vida	Valor de importancia (VI)
<i>Quercus germana</i> Cham et Schlectht. (Fagaceae)	BM*	Tolerante	27.0
<i>Clethra pringlei</i> S. Wats (Clethraceae)	BM	Tolerante	17.1
<i>Podocarpus reichei</i> Buchlz et Gray (Podocarpaceae)	BM	Tolerante	9.2
<i>Liquidambar styraciflua</i> L. (Hammamelidaceae)	Claros	Pionera	20.6
<i>Cercis canadiensis</i> var. <i>mexicana</i> L. (Fabaceae)	Claros	Pionera	10.7
<i>Perymenium ovalifolium</i> (A. Gray) B. Turner (Asteraceae)	Claros	Pionera	14.11

* BM = Bosque mesófilo maduro

El método

Para evaluar el daño por lepidópteros, en primera instancia se identificó a cada larva hasta especie. Se consideró toda la diversidad de larvas de lepidópteros encontradas alimentándose de cada especie de planta. La representación relativa de lepidópteros con los avistamientos, y las cicatrices foliares registradas fueron usadas como criterios para definir los grupos de herbívoros predominantes.

Para la identificación de los lepidópteros detectados, las orugas de éstos fueron mantenidas bajo cautiverio alimentándolas hasta el estadio de pupa en bolsas plásticas; al emerger los imagos fueron trasladados para su determinación al laboratorio de entomología del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México, D.F.

Para detectar diferencias en la preferencia alimenticia de cada especie se designaron cuatro categorías de especificidad: muy alta, alta, media y baja. Lo anterior, bajo el supuesto de que un insecto se alimente de más de una especie de planta en un sistema natural. Las categorías y su equivalencia quedaron integradas como sigue:

Categoría I. Muy alta = aquellos insectos que no fueron localizados en el campo alimentándose de otras plantas y no aceptaron otro alimento al estar en cautiverio

Categoría II. Alta = que no fueron localizados en el campo alimentándose en otra planta, pero que aceptaron alimento de una especie próxima (i.e. mismo género, diferente especie)

Categoría III. Media = que fueron esporádicamente localizadas en el campo en otra especie, aunque de plantas próximas (i.e. mismo género, diferente especie); y que aceptaron alimento de otras plantas.

Categoría IV. Baja = que fueron localizados alimentándose de taxa diferentes de plantas y aceptaron alimento de otras especies.

Para la cuantificación de la magnitud del consumo foliar se midió la herbivoría durante un tiempo determinado en ausencia de enemigos naturales de los lepidópteros. Dichas mediciones reflejan la magnitud de consumo potencial y las tasas de herbivoría de manera comparable entre especies de lepidópteros y de plantas. Para estandarizar aún más estas mediciones se utilizaron plantas ubicadas en el estrato bajo (< 2.5 m) y en la época lluviosa, que es la de mayor consumo foliar (Coley, 1983; Filip *et al.* 1995; Sánchez-Ramos, 1998). Debido a que una

misma especie de lepidóptero (*H. variabilis*) estuvo presente en dos diferentes hospederos (*L. styraciflua* y *P. ovalifolium*), las mediciones se realizaron desde la perspectiva del daño foliar que las larvas efectuaron sobre sus distintos hospederos. Para ello, se utilizaron nueve réplicas de cada especie de lepidóptero sobre su hospedero y dentro de cada réplica se consideraron 10 hojas quedando la muestra representada como sigue: 9 lepidópteros (una larva sobre su hospedero particular) x 9 réplicas x 10 hojas por réplica, $n = 810$ unidades experimentales.

Cada larva de lepidóptero fue excluida en una rama con las 10 hojas terminales (jóvenes) dentro de una cámara construida con red mosquitera fina y soportes de alambre (que por su ductibilidad permitía darle la forma requerida por cada rama) quedando, de esta forma, las cámaras sujetas al árbol. La utilización de las cámaras obedeció a dos razones prácticas fundamentales: i) las larvas quedaban circunscritas a la parte del árbol a estudiar, y ii) estaban protegidas del ataque de posibles depredadores y parasitoides durante el periodo de estudio. Cada hoja dentro de la cámara se identificó mediante anillos de colores. Las hojas fueron analizadas antes y después del periodo de consumo, cuantificando el área foliar verde (AFV) y el área foliar consumida (AFC). Para ello, se utilizó una hoja de acetato con una gradilla cuadrada de 5 x 5 mm (área = 0.25 cm²), cuantificándose el área foliar ocupada por el número de cuadros y las áreas foliares que el lepidóptero consumió en el periodo de evaluación, (ver Coley, 1983; Dirzo, 1987; Ernest, 1989; Farnsworth y Ellison, 1991). Los porcentajes de área foliar consumida en 15 días (18 de agosto -1 de septiembre de 1996) fueron transformados a arcoseno (para que cumplieran con los supuestos de normalidad y homocedasticidad). Se llevó a cabo un análisis de varianza (ANOVA) anidado, anidando las hojas en los hospederos consumidos por larvas de lepidópteros en relación a su consumo foliar. Adicionalmente, con una prueba de t se determinó la diferencia estadística entre las dos historias de vida de los hospederos (pioneras y tolerantes) en relación al consumo foliar.

Para conocer la selectividad de cada especie se realizaron recorridos de campo, en los dos hábitats (bosque maduro y claros) ubicando a cada lepidóptero identificado sobre sus hospederos e indagando sobre la posibilidad de poder ubicarlos en otras plantas distintas. En el caso de encontrar un lepidóptero consumiendo dos o más hospederos, se evaluó el consumo foliar de ésta, utilizando similar metodología.

Adicionalmente, cinco individuos de cada lepidóptero fueron recluidos en jaulas entomológicas de madera con tela mosquitera plástica, con una dimensión de 30 x 30 x 45 cm para evaluar el grado de generalismo de cada lepidóptero. Para ello, las larvas permanecieron separadas una de otra, y se ofreció a cada larva una muestra de hoja joven, constituida por una porción de hoja extraída con un

sacabocado ($3.5 \text{ cm}^2 \times 5 = 17.5 \text{ cm}^2$ por lepidóptero) de 12 especies arbóreas representativas de este ecosistema, adicionales a las seis estudiadas. Estas especies se definieron con base en un trabajo florístico previo en el sitio de estudio (Sánchez-Ramos, 1998), y fueron las siguientes: *Quercus xalapensis* (Fagaceae); *Quercus sartorii* (Fagaceae); *Exostema mexicana* (Rubiaceae); *Ilex discolor* (Aquifoliaceae); *Rhamnus caroliniana* (Rhamnaceae); *Meliosma alba* (Sabiaceae); *Sapindus saponaria* (Sapindaceae); *Prunus serotina* (Rosaceae); *Magnolia tamaulipana* (Magnoliaceae); *Rapanea myricoides* (Myrcinaceae); *Cestrum oblongifolium* (Solanaceae) y *Acer skutchii* (Aceraceae).

Se ofreció a cada larva una especie vegetal diferente por día, junto a la que se consideró la hospedera preferencial (i.e. donde se encontró frecuentemente en el campo). Los resultados fueron medidos en cm^2 de materia vegetal consumida. Para determinar el grado de especificidad de los lepidópteros y la historia de vida de las plantas se efectuó un análisis de contingencia (χ^2).

RESULTADOS

Del total de avistamientos de fitófagos sobre el follaje de las especies estudiadas (19 plantas de cada especie vegetal; $n = 114$ plantas), el 81.8% correspondió a lepidópteros. Asimismo, de las 256 cicatrices foliares cuantificadas el 74.8% fueron de Lepidoptera. Estos datos apuntan a que los lepidópteros son claramente uno de los grupos predominantes en el consumo de follaje en el bosque mesófilo de Gómez Farías.

Diversidad de Lepidoptera

Se registró un total de ocho especies de lepidópteros alimentándose sobre las seis especies vegetales estudiadas en el bosque mesófilo El Cielo (Cuadro 2). Una especie (*Hyperia variabilis*) se encontró indistintamente sobre dos de las plantas estudiadas (*L. styraciflua* y *P. ovalifolium*). Agrupados por familias taxonómicas, la familia Geometriidae quedó mejor representada con cinco especies (56%), la familia Noctuidae con dos especies (22%) y las familias Arctiidae y Hesperidae con una especie cada una (22%). Tres de las especies vegetales estudiadas presentaron sólo una especie de lepidóptero asociado, ésta representación quedó como sigue: 1) *Quercus germana* con un geométrido (no identificado); 2) sobre *Podocarpus reichei* se identificó la especie *Anisodes gigantula* (Geometriidae); y 3) en *Liquidambar styraciflua* se identificó el noctuído *Hyperia variabilis*. En las tres especies vegetales restantes se identificaron dos especies de lepidóptero para cada una: 1) *Perymenium ovalifolium* con *Oleus calavius* (Hesperidae) e *Hyperia*

variabilis (Noctuidae); 2) sobre *Cercis canadensis* se observó a *Microgonia* sp., y a *Oxydia* sp. (ambos Geometriidae); y 3) sobre *Clethra pringlei* fueron identificadas las especies *Halysota fugilinoso* (Arctiidae) y *Melese russata* (Geometriidae).

Generalismo y especificidad

De las especies de Lepidoptera estudiadas, cuatro especies (*A. gigantula*, *H. fugilinoso*, *M. russata* y *Oxydia* sp.) presentaron muy alta especificidad, dos (especie 1 y *O. calavius*) presentaron especificidad alta, una especie (*Microgonia* sp.) mostró especificidad media, y una más (*H. variabilis*) especificidad baja (Cuadro 2). En global, los datos del Cuadro 2 sugieren una marcada especialización dentro de los lepidópteros detectados. No obstante, es de interés analizar la variación entre especies dentro del grupo.

Cuadro 2

Especies de Lepidoptera y especies que consumen en el bosque mesófilo de la Reserva de la Biósfera EL Cielo. Se enlistan las especies preferenciales (las plantas de las cuales se alimentan comúnmente) hospederos adicionales registrados en el campo y hospederos aceptado en laboratorio. Entre paréntesis aparece el número de larvas encontradas sobre otra especie en los recorridos de campo y las que aceptaron follaje de otra especie en laboratorio.

Especie y familia de Lepidoptera	Especie de hospedero preferencial	Otras spp. en el campo (# de larvas)	Aceptación de otras spp. en laboratorio (# de larvas) *
Especie 1 (Geometriidae)	<i>Quercus germana</i>	-	<i>Quercus sartorii</i> (2)
<i>Anisodes gigantula</i> (Geometriidae)	<i>Podocarpus reichei</i>	-	-
<i>Halysota fugilinoso</i> (Arctiidae)	<i>Clethra pringlei</i>	-	-
<i>Melese russata</i> (Geometriidae)	<i>Clethra pringlei</i>	-	-
<i>Hyperia variabilis</i> (Noctuidae)	<i>Liquidambar styraciflua</i>	<i>Peryerium ovaliforium</i> (indefinido) **	<i>Peryerium ovaliforium</i> (5) <i>Rapanea myricoides</i> (2)
<i>Microgonia</i> sp. (Geometriidae)	<i>Cercis canadensis</i>	<i>Acer skutchii</i> (2)	<i>Acer skutchii</i> (2)
<i>Oxydia</i> sp. (Geometriidae)	<i>Cercis canadensis</i>	-	-
<i>Oleus calavius</i> (Hesperiidae)	<i>Perymenium ovalifolium</i>	-	<i>Cestrum oblongifolium</i> (1)

* de un total de 5 larvas a las que se les ofreció follaje.

** Indefinido = que se encontraron por igual en ambos hospederos pero no se contaron.

El Noctuidae *Hyperia variabilis* fue encontrado alimentándose en el campo invariablemente en dos especies pioneras distintas (*Liquidambar styraciflua* y *Perymenium ovalifolium*). Bajo condiciones de laboratorio *H. variabilis* aceptó limitadamente (3 de 10 de las larvas) a otra especie pionera (*Rapanea myricoides*), pero no se le detectó en campo alimentándose sobre dicha especie.

Del total de los 17.5 cm² ofrecidos de *P. ovalifolium* a las cinco larvas de *H. variabilis*, ésta consumió 12.3 (media) \pm 1.3 (D.E.) cm (70.3%). De *L. styraciflua* las cinco larvas defoliaron 13.8 \pm 2.1 cm² (ca. 79%). La aceptación de *Rapanea myricoides* en laboratorio fue baja, sólo en una ocasión una larva consumió 1.4 cm² (8% del total ofrecido) de la hoja, y en la segunda ocasión entre dos larvas defoliaron 2.1 \pm 1.9 cm² de dos hojas (12% del total). Esta fue la especie que presentó el mayor grado de generalismo (Cuadro 2).

La especie no identificada *Microgonia* cuyo hospedero principal es *Cercis canadensis*, fue encontrada en el campo alimentándose de otra especie pionera (*Acer skutchii*). Es destacable que el número de individuos observados bajo condiciones de campo fue apenas perceptible (sólo dos larvas) sobre un árbol joven de *A. skutchii*. Sin embargo, en el laboratorio dos de las cinco larvas estudiadas (40%) aceptaron a *Acer skutchii* como alimento. Las dos larvas de *Microgonia* sp. que aceptaron *Acer skutchii* consumieron 3.2 \pm 1.3 cm² (18.3%) del total de la materia verde ofrecida. Para esta especie de *Microgonia* la especificidad puede considerarse como media (Cuadro 2).

La especie 1 (Geometriidae), que se alimenta sobre *Quercus germana*, no fue observada en el campo sobre otros hospederos. Sin embargo, en condiciones de laboratorio dos de las cinco larvas (40%) aceptaron otra especie de *Quercus* (*Q. sartorii*), por lo que su especificidad se puede considerar como alta. El hespérido *Oleus calavius* (consumidor de *P. ovalifolium*) mostró también especificidad alta, ya que en el campo no se le encontró sobre ningún otro hospedero, si bien una larva de las cinco evaluadas aceptó alimento de la Solanaceae pionera *Cestrum oblongifolium* (1.9 cm² = 10.8%).

Finalmente, las especies *Anisodes gigantula* (de *Podocarpus reichei*); *Halysota fugiliosa* y *Melese russata* (consumidores de *Clethra pringlei*); así como *Oxydia* sp. (de *Cercis canadensis*), no fueron encontradas bajo condiciones de campo sobre ninguna otra especie y tampoco aceptaron follaje proveniente de ninguna de las otras especies en el laboratorio. Estas especies podrían catalogarse como de muy alta especificidad. El geométrido *Anisodes gigantula* llega a consumir ca. 80% del follaje de *P. reichei* (G. Sánchez. obs. pers.).

Considerando la historia de vida de las plantas, se percibe una mayor especificidad de consumo en el caso de las especies tolerantes, en contraste con las pioneras. Para interpretar esto se llevó a cabo un análisis de contingencia (χ^2),

bajo el supuesto de independencia entre el grado de especificidad y la historia de vida de las plantas (considerando dos categorías de lepidópteros, los catalogados como de especificidad muy alta y el resto de las categorías como generalistas). Se advierte un patrón significativo (Cuadro 3). Hay una sobre-representación de los muy selectivos entre las especies tolerantes, y de los herbívoros más generalistas en las plantas de historia de vida pionera ($\chi^2 = 56.4$; $P < 0.001$).

Cuadro 3

Valores observados y esperados (entre paréntesis) del número de larvas de lepidópteros ($n=98$) considerando el grado de especificidad de las larvas y la historia de vida de las plantas.

Especificidad	Pioneras	Tolerantes	Total
Específicos	9 (27.55)	51 (32.44)	60
Generalistas	36 (17.44)	2 (20.55)	38
Total	45	53	98

Consumo foliar

a) Por especie de Lepidoptera

El consumo (%) de área foliar por los lepidópteros, independientemente de las especies vegetales, resultó altamente variable entre especies de lepidópteros, y dicha variación fue estadísticamente significativa entre los lepidópteros con $F_{(8, 800)} = 20.12$; $P < 0.001$. Los resultados obedecen a una clara diferenciación de dos grupos de lepidópteros en función de la magnitud del consumo (Fig. 1). En el primer grupo, la especie *Hyperia variabilis*, registrada en dos hospederos diferentes (*Liquidambar styraciflua* y *Perymenium ovalifolium*), mostró un nivel de consumo entre 10.4% (media) \pm 3.6% (E.E.) y 8.8% \pm 2.8%, relativamente similar al de los geométridos *Microgonia* sp. (10.3 \pm 3.6%) y *Oxydia* sp. (9.17 \pm 2.9%), así como al del hespérido *Oleus calavaius* (8.5 \pm 2.8%) y el noctuido *Hyperia variabilis* (8.8 \pm 2.8%). Estas cinco especies constituyen un grupo estadísticamente homogéneo de consumo relativamente alto (9.39%) (Fig. 1).

En el segundo grupo se encuentran *Melese russata* (3.3 \pm 1.7%) y *Halysota fugiliosa* (3.4 \pm 1.7%), la especie de geométrido no identificado (3.7 \pm 1.9%) y el geométrido *Anisodes gigantula*, que mostró el valor más bajo de consumo de

todas las especies ($3.08 \pm 1.7\%$). Este grupo homogéneo (Fig. 1) consumió en promedio 3.34% .

b) Por hospedero

Se detectó una considerable variación del consumo foliar entre las especies hospederas, con un ámbito que varió por un factor de ca. 3 veces (Fig. 2). Debido a que la relación de especies de lepidóptero/especies hospederas es cercana a 1:1, no es de extrañar que se obtuvo un patrón muy similar al de los lepidópteros con dos grupos distinguibles (Fig. 2). Así, el mayor consumo foliar registrado correspondió a *Liquidambar styraciflua* con una media de $10.4 \pm 3.6\%$ (E.E.) seguido por *Cercis canadensis* ($9.7 \pm 3.3\%$) y *Perymenium ovalifolium* ($8.6 \pm 2.8\%$) de consumo por día. En las otras tres especies *Clethra pringlei*, *Podocarpus reichei* y *Quercus germana*, los valores oscilaron alrededor de 3.4% ($3.4 \pm 1.7\%$, $3.1 \pm 1.8\%$ y $3.7 \pm 1.9\%$ respectivamente).

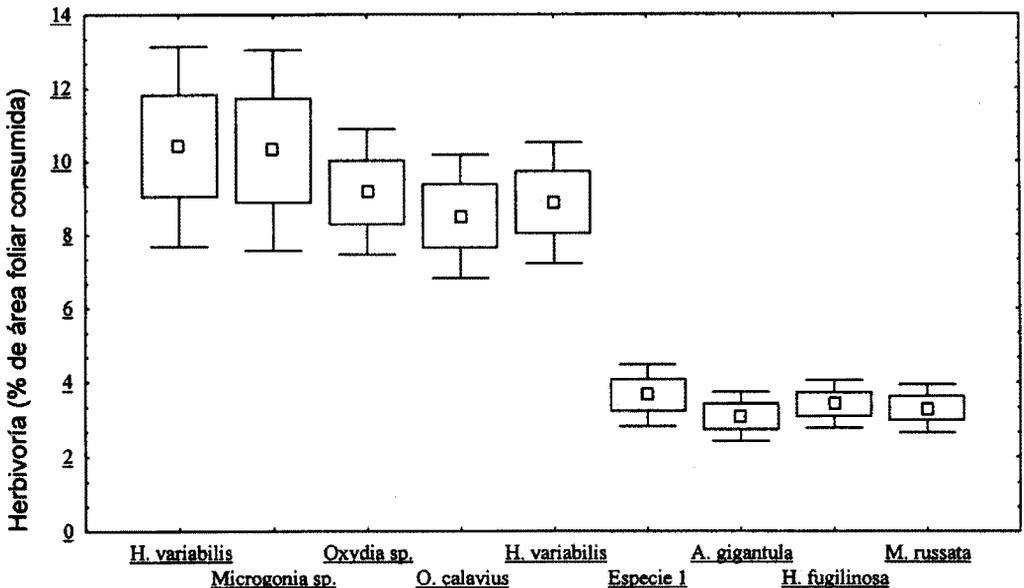


Figura 1

Consumo foliar total (% de área foliar/15 días) de los diferentes herbívoros lepidópteros presentes en las seis especies evaluadas del bosque mesófilo, Gómez farlas, Tamaulipas. Los datos corresponden al promedio (± 1 error estándar; $n=81$ larvas). Los cuadros grandes muestran el error estándar y los cuadros pequeños el valor de la media.

Lo más sobresaliente al analizar los datos desde la perspectiva de los hospederos es que los dos grupos definidos corresponden a las dos historias de vida de las plantas analizadas, pioneras y tolerantes. Del contingente de las 810 hojas analizadas, las especies pioneras tuvieron, en promedio $9.5 \pm 3.2\%$ (E.E.) de área foliar consumida, en tanto que en las tolerantes el promedio fue $3.4 \pm 1.8\%$. Al ser analizada la diferencia entre el daño que los hospederos presentaron en un ANOVA anidado se observa que las hojas (al anidarse en los hospederos) no mostraron significancia estadística $F_{(54, 749)} = 1.16$; $P = 0.15$. Sin embargo, entre los hospederos la diferencia fue muy significativa ($F_{(5, 749)} = 33.80$; $P < 0.001$). El número de hojas sanas promedio para las especies pioneras fue de 9.4 ± 2.6 ; mientras que para las tolerantes el valor fue 20.3 ± 1.7 . La diferencia fue estadísticamente significativa entre los dos grupos con $t_{(1, 808)} = 10.63$; $P < 0.001$.

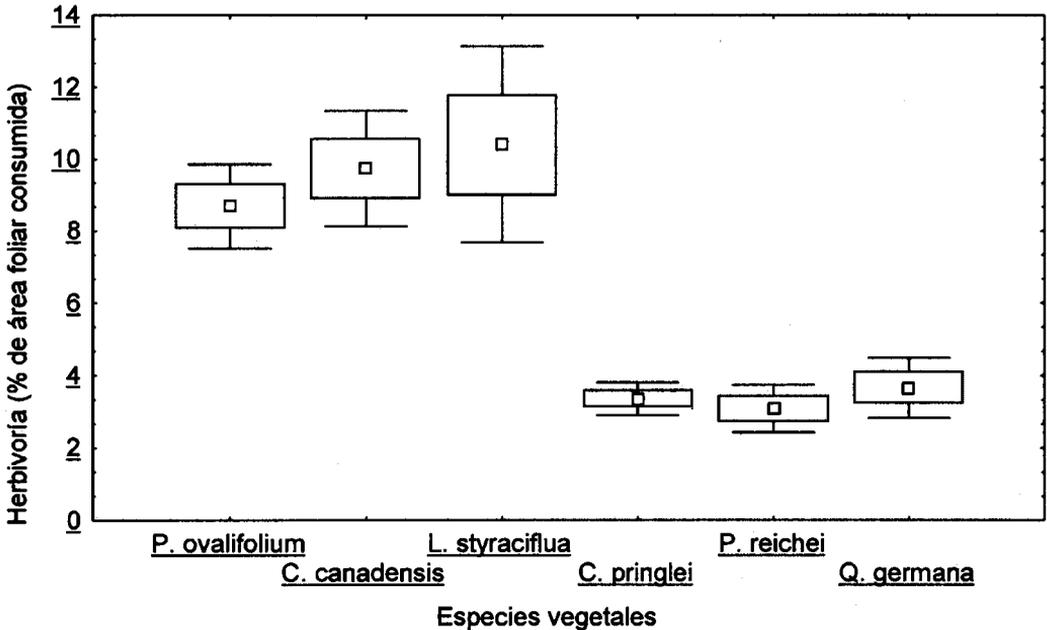


Figura 2

Consumo foliar (% área foliar/15 días) por larvas de Lepidoptera, de las seis especies de plantas en el bosque mesófilo, Gómez farías, Tamaulipas. Los datos corresponden al promedio (± 1 error estándar; $n=81$ larvas). Los cuadros grandes muestran el error estándar y los cuadros pequeños el valor de la media.

DISCUSION

Los resultados del estudio muestran la prevalencia de los lepidópteros como folívoros en un grupo de plantas representativas de la comunidad. Este hallazgo es consistente con lo encontrado en otros ecosistemas tropicales (Janzen, 1981; Dirzo, 1987), aunque no existen datos comparables para otros bosques mesófilos de montaña. El contingente de lepidópteros asociados a este grupo de plantas representativas está constituido por ocho especies de cinco familias. La actividad trófica de las larvas de éstos, observadas como predominantes en el campo se confirmó con las cámaras de exclusión colocadas en las plantas. Bajo estas condiciones las larvas consumieron consistentemente el follaje de sus hospederos.

Por otra parte, los lepidópteros estudiados se ubicaron hacia el extremo de la monofagia a lo largo del gradiente generalismo-especialización. La concentración en un solo hospedero, por parte de *Halysota fugiliosa*, *Melese russata* y *Anisodes gigantula* remarca la alta especificidad de estos herbívoros sobre especies tolerantes en el bosque mesófilo de Gómez Farías. Además, considerando que los insectos especializados han sido definidos como aquellos que se alimentan en forma restringida sobre una familia de plantas, y los generalistas en más de una familia (Damman, 1993), la especie 1 (Geometriidae), que bajo condiciones de laboratorio (pero no de campo) se alimentó sobre otra especie del mismo género y diferente especie (*Q. sartorii*), es también considerada como de alta especificidad.

El noctuido *Hyperia variabilis* mostró las más baja especificidad, alimentándose en el campo de dos especies pioneras y en el laboratorio de un tercer hospedero (*Rapanea myricoides*). El generalismo de esta especie es compatible con el hecho de que en un análisis comparativo de macrolepidópteros de las Islas Británicas, Gaston y Reavey (1989) encontraron que la familia Noctuidae es la que posee el mayor número de especies con hábitos generalistas. Además, el generalismo de esta especie es consistente con el patrón que detectamos en este estudio, de que el generalismo es más prominente entre las especies que se alimentan de plantas pioneras que en el área de estudio parecen ser las de mayor valor nutricional (mayor contenido de agua y nitrógeno foliar, menor dureza y menor concentración de fenoles) que las especies tolerantes (Sánchez-Ramos, 1998; ver también Coley, 1983).

La marcada tendencia hacia la especialización detectada en las especies de esta zona merece estudios futuros. Un primer paso es investigar la consistencia de nuestros resultados con otros bosques mesófilos de montaña y a lo largo del tiempo en éste y otros sitios. Sin duda, este es un aspecto que se perfila como promisorio.

Colectivamente los lepidópteros analizados consumen aproximadamente el 7% del área foliar disponible. Este valor es menor que la cifra típicamente citada de ca. 9-15% (Dirzo, 1987). Con los datos obtenidos se pueden calcular las tasas de herbivoría por día e intentar confrontarlas con las calculadas en otros sitios. En general, nuevamente, los valores obtenidos con las especies del bosque mesófilo de Gómez Farías resultan entre 1.5 y 5 veces más bajos que las estimadas en mediciones comparables con plantas tropicales en la Isla Barro Colorado en Panamá (Coley, 1983). Sin embargo, es necesario considerar que en el presente estudio sólo fue cuantificado el daño foliar causado por los lepidópteros identificados, aislando al resto de los herbívoros. Si considerásemos que los datos de Barro Colorado como representativos de las plantas tropicales podríamos especular que los lepidópteros contribuyen con un tercio a un quinto de la herbivoría total por insectos. Esto, nuevamente, enfatiza la importancia de este grupo como consumidores de follaje.

Finalmente, la herbivoría por lepidópteros mostró una variación significativa entre especies de plantas, en la que la fuente sobresaliente de la variación es la historia de vida de las plantas. Las plantas pioneras mostraron un nivel de daño ca. 3 veces mayor, en promedio, que las plantas tolerantes. Estos hallazgos son compatibles con las expectativas de la teoría de la disponibilidad de recursos (Coley *et al.* 1985), que postula que las plantas adaptadas a vivir en ambientes de alta disponibilidad de recursos (i.e. las plantas pioneras en los claros con abundante luz) tienen tasas de crecimiento altas que demandan una asignación limitada de recursos hacia la defensa, en contraste con las especies tolerantes. Nuestro estudio sobre las características químicas y la ecología de las plantas pioneras y tolerantes en el bosque mesófilo de Gómez Farías (ver Sánchez-Ramos, 1998) aporta un apoyo adicional a esta interpretación.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer al Depto. Rancho del Cielo de la Universidad de Texas en Brownsville, Texas (USA), especialmente a Larry Lof. Al Sr. Juan Córdova por su apoyo en el trabajo de campo y a Elizabeth Martínez-Niño por los análisis de herbivoría. Esta investigación fue parcialmente financiada por el CONACyT (3687-N) y COTACyT otorgados a GSR. La colecta del material biológico estuvo autorizada por el permiso No. A00.70(2) 04400 de la SEMARNAP.

LITERATURA CITADA

Arriaga, L. 1987. Perturbaciones naturales por la caída de árboles. In: Puig H. y R. Bracho (eds.). *El bosque mesófilo de montaña de Gómez Farías, Tamaulipas*. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México. pp. 133-152.

- Coley, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecol. Monog.* 53: 209-33.
- Coley, P.D., J.P. Bryant y F.S. Chapin III. 1985. Resources availability and plant antiherbivore defenses. *Science* 230: 895-899.
- Crawley, M.J. 1983. *Herbivory*. Univ. of California Press. Berkeley, USA. 437 pp.
- Damman, H. 1993. Patterns of interaction among herbivore species. In: Stamp, E.N. y T.M. Casey (eds.). *Caterpillars ecological and evolutionary constraints on foraging*. Chapman & Hall Inc. USA. pp. 132-169.
- de la Cruz, M. y R. Dirzo. 1987. A survey of standing levels of herbivory on seedlings from a Mexican rain forest. *Biotropica* 19: 98-106.
- Dirzo, R. 1984. Insect-plant interactions: Some ecophysiological consequences of herbivory. In: Medina, E., H.A. Mooney and C. Vázquez-Yanes (eds.). *The physiological ecology of the wet tropics*. W. Junk La Haya. pp. 209-225.
- _____. 1987. Estudios sobre interacciones planta-herbívoro en Los Tuxtlas, Veracruz. In: Clark, D.A., R. Dirzo y N. Fetcher (eds.). *Ecología y ecofisiología de plantas en los bosques mesoamericanos*. *Rev. Biol. Trop.* 35. Supl. 1 pp. 119-131.
- _____. 1994. *Diversidad de la flora mexicana*. CEMEX y Agrupación Sierra Madre. México. 199 p.
- Ehrlich, P.R. & P.H. Raven. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
- Ernest, K.A. 1989. Insect herbivory on a tropical understory tree: effects of leaf age and habitat. *Biotropica* 21: 194-199.
- Farnsworth, J.E. & A.M. Ellison. 1991. Patterns of herbivory in Belizian mangrove swamps. *Biotropica* 23: 555-567.
- Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. *Recent Adv. Phytochem.* 10:1-40.
- Filip, V., R. Dirzo, J.M. Masss & J. Sarukhán. 1995. Within-among year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a Mexican tropical deciduous forest. *Biotropica* 27: 78-86.
- Gaston, K.J. & D. Reavey. 1989. Patterns in the life histories and feeding strategies of British macrolepidoptera. *J. Linn. Soc.* 37: 367-381.
- Gehring, J.L. & Y.B. Linhart. 1993. Sexual dimorphisms and response to low resources in the dioecious plant *Silene latifolia* (Caryophyllaceae). *Int. J. Plant Sci.* 154: 152-162.
- Janzen, D. H. 1981. Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 13: 271-282.
- Louda, S.M. 1982. Limitation of the recruitment of the shrub *Haploppapus squarrosus* (Asteraceae) by flower and seed feeding insects. *J. Ecology* 70: 43-53.
- Marquis, R.J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 223: 537-539.
- Marquis, R.J. & C.J. Whelan. 1994. Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf chewing insects. *Ecology* 75: 2007-2014.
- Puig, H. 1993. *Arboles y arbustos del bosque mesófilo de montaña*. Instituto de Ecología, A.C., C.N.R.S., UNESCO Xalapa, Ver. México. 84 pp.
- Puig, H. & R. Bracho. 1987. *El bosque mesófilo de montaña en Tamaulipas*. Instituto de Ecología A.C. México. D.F. 186 pp.

- Rhoades, D.F. & R.G. Cates. 1976. Towards a general theory of plant antiherbivore chemistry. *Rec. Adv. Phytochem.* 10: 168-213.
- Rzedowski, J. 1986. *Vegetación de México*. 2a. ed. Limusa, México, D.F. 432 pp.
- Sánchez-Ramos, G. 1998. *Estudio en la interacción planta-herbívoro en el bosque mesófilo de montaña, Gómez Farías Tamaulipas, México*. Tesis Doctoral. Inédita. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 112 pp.
- Schowalter, T.D. 1981. Insect herbivory relationships to the state of the host plant: Biotic regulation of ecosystem nutrient cycling through ecological succession. *Oikos* 37: 126-130.
- Whithman, T.G. & S. Mopper. 1985. Chronic herbivory: Impacts on architecture and sex expression of pinyon pine. *Science* 228: 1089-1091.
- Wold, E.N. & R.J. Marquis. 1997. Induced defense in white oak: Effects on herbivores and consequences for the plant. *Ecology* 78: 1356-1369.

Recibido: 16 de junio 1998

Aceptado: 15 d enero 1999