

Especialización en el uso de hospederos de *Dictyneis asperatus* (Blanchard 1851) en un fragmento de vegetación esclerófila-higrófila en la Península de Hualpén, Chile

Specialization on the host use of *Dictyneis asperatus* (Blanchard 1851) in a fragment of sclerophyllous-higrophyllous shrublands in Península of Hualpén, Chile

CRISTIAN CENTELLA¹, VIVIANE JEREZ¹, URCESINO GONZÁLEZ² & MAGALIS BITTNER³

¹Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile;

e-mail: ccentell@udec.cl; vijerez@udec.cl

²Departamento de Estadística, Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile; e-mail: ugonzalez@udec.cl

³Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile; e-mail: mbittner@udec.cl

RESUMEN

En un fragmento de vegetación esclerófila-higrófila de la Península de Hualpén (36° S) se evaluó si existen asociaciones de tipo trófica entre *D. asperatus* y cinco potenciales plantas hospederas: *Peumus boldus*, *Lithrea caustica*, *Cryptocarya alba*, *Aextoxicon punctatum* y *Luma apiculata*. Se determinó si existe preferencia de hospedero y si esta está relacionada con la forma cóncava de las hojas, carácter esclerófilo de ellas y con la mayor sobrevivencia de los insectos. Los insectos son significativamente más abundantes en boldo, pero no existen diferencias en el consumo foliar entre boldo, litre y arrayán. Boldo y litre tienen hojas más duras respecto de olivillo y arrayán. Los insectos adultos tienden a permanecer bajo hojas cóncavas de *P. boldus*. La mayor y menor sobrevivencia se registró en individuos alimentados con *P. boldus* (72%) y *A. punctatum* (26%), respectivamente. La disponibilidad de refugio que pueden representar las hojas cóncavas de *P. boldus*, la mayor sobrevivencia y abundancia de los insectos que las consumen, a pesar de su alto nivel de esclerofilia, permitirían considerar a *D. asperatus* como un insecto especialista ecológico de *P. boldus*. El registro de *D. asperatus* sobre otras especies vegetales en otras áreas geográficas, permitirían considerar a esta especie como un especialista local de Hualpén.

Palabras clave: Chrysomelidae, *D. asperatus*, insecto, preferencias tróficas, especialista, planta hospedera.

ABSTRACT

We evaluated trophic relationships between the coleopteran *D. asperatus* and five potential hosts plants (*Peumus boldus*, *Lithrea caustica*, *Cryptocarya alba*, *Aextoxicon punctatum* and *Luma apiculata*) in a coastal forest of the Hualpén peninsula (36° S). Leaf shape and degree of sclerophylly were examined as possible determinants of host preferences and insect survival. Although *D. asperatus* was significantly more abundant on *P. boldus*, there were no significant differences in consumption of leaves of *P. boldus*, *L. caustica* and *L. apiculata*. Adults insects tended to stay under the concave leaves of boldo. Highest and lowest survival was registered in insects fed on *P. boldus* (72%) and *A. punctatum* (26%) respectively. The concave leaf of *P. boldus* represents a possible refuge, and the higher abundance and survival of insects, in spite of the highly sclerophyllous nature of this species, suggests that *D. asperatus* is an ecological specialist in *P. boldus*. However, as *D. asperatus* is common on other plant species at other sites, it can only be considered a local specialist on *P. boldus* at Hualpén.

Key words: Chrysomelidae, *D. asperatus*, insect, trophic preferences, specialist, host plant.

INTRODUCCIÓN

De los múltiples factores que estarían regulando la interacción insecto-planta y la evolución de la especialización de los insectos fitófagos hacia uno o varios hospederos, la química de compuestos secundarios ha recibido especial atención en los últimos 40 años (Ehrlich & Raven 1964, Rausher 1984, Keese 1997). Sin embargo, la disponibilidad de recursos (Courtney 1986), la sincronización de la fenología insecto-planta (Feeny 1970), la presencia de depredadores y parasitoides (Keese 1997), la arquitectura de la planta (Weisser 1995) y la calidad nutritiva del hospedero (Fuentes & Yates 1994) son importantes componentes ecológicos que pueden influir o haber influido en la evolución de la especialización trófica en insectos fitófagos (Bernays & Graham 1988). No obstante, características físicas de las hojas como el nivel de esclerofilia, pilosidad, tamaño, forma y estado de madurez son variables que también deben ser consideradas al momento de generar hipótesis acerca de las preferencias en la selección y en el uso de una determinada planta por parte de los insectos (Karban & Ricklefs 1984, Neto 1991, Basset & Burckhardt 1992).

La gran mayoría de los insectos fitófagos considerados especialistas, utilizan como recurso trófico a un grupo restringido de plantas hospederas, cuyo denominador común es compartir una historia evolutiva ya sea a nivel genérico o de familia (Futuyma 1991). Es el caso por ejemplo en Chile de crisomélidos del género *Hornius* asociado a *Nothofagus* (Jerez & Ibarra-Vidal 1992, Jerez 1996), *Procalus* a Anacardiaceae (Grez 1988, Poiani 1985, Jerez 1999) y *Stenomela* a Myrtaceae (Jerez 1996). Por el contrario, generalistas son aquellos insectos que se alimentan de especies no relacionadas filogenéticamente y que pueden abarcar dos o más familias de plantas. Con todo, una especie generalista puede incluir en su rango de distribución geográfica poblaciones especializadas en utilizar como alimento a una especie vegetal en particular o bien a un número reducido de ellas y cuyas causales pueden ser factores ecológicos, químicos y/o morfológicos propios de algunas comunidades en particular (Fox & Morrow 1981, Hanks & Denno 1994, Jolivet et al. 1994, Mafrá-Neto & Jolivet 1994).

El género *Dictyneis* Baly 1865, crisomélido endémico de Chile, incluye nueve especies distribuidas entre los 30° y 41° S asociadas a la vegetación propia de la ecorregión Chile central; estos insectos se caracterizan por presentar bajos grados de vagilidad, por lo cual tienden a permanecer sobre una misma planta hospedera,

ocultos entre el follaje (Jerez 1991, 1996). *Dictyneis asperatus* (Blanchard 1851) se distribuye entre los 34°-38° S y ha sido recolectada sobre especies vegetales pertenecientes a diferentes familias: *Aristotelia chilensis* (Mol.) Stuntz (Alaocarpaceae), *Lomatia dentata* (R. et P.) R. Br. (Proteaceae), *Lomatia hirsuta* (Lam.) Diels ex Macbr (Proteaceae) y *Pinus radiata* D. Don. (Pinaceae) (Jerez 1991). En la Península de Hualpén también se ha recolectado en *Peumus boldus* Mol. (Monimiaceae), *Lithrea caustica* (Mol.) H. et A. (Anacardiaceae), *Cryptocarya alba* (Lauraceae) (Mol.) Looser, *Aextoxicon punctatum* R. et P. (Aextoxicaceae) y *Luma apiculata* (D.C.) Burret (Myrtaceae) (Centella & Jerez 1999¹).

La vegetación de la Península de Hualpén (36° S, 73°10' O) (Fig. 1) corresponde a un bosque costero de carácter relictual, que representa a su vez una zona de transición entre los bosques y matorrales esclerófilos de la zona mediterránea de Chile central y los bosques siempreverdes latifoliados de clima templado (Gajardo 1994, Polyméris 1995).

La mayor parte del bosque y renoval nativo existente pertenece a la comunidad *Cryptocarya - Aextoxicon - Peumus - Lithrea* en forma de matorrales fragmentados y que corresponden a un estado de degradación de la vegetación boscosa original (Polyméris 1995), quien caracteriza el área de estudio como un estrato arbustivo (1-3 m de altura), en el cual boldo presenta los mayores valores de cobertura. Según Coley (1987), la fragmentación de la vegetación puede generar alteraciones en los patrones de asociación trófica entre los insectos fitófagos y sus plantas hospederas, y en el caso de *D. asperatus* podría representar condiciones ecológicas locales, en relación al área total de distribución de la especie y sus plantas hospederas. Esto se vería reflejado en las preferencias dietarias por alguna o algunas de las especies de plantas sobre las que ha sido registrado el insecto (Fox & Morrow 1981).

Entre las características físicas de las plantas, las hojas pueden mostrar un marcado polimorfismo en su forma que incluye hojas simples, elongadas, espiraladas, cilíndricas, esféricas, cónicas, etc., representando un importante estímulo visual para los insectos al momento de seleccionar una planta hospedera

¹ CENTELLA C & V JEREZ (1999) Preferencia dietaria de *Dictyneis asperatus* (Bl. 1851) sobre *Peumus boldus* Mol. en un fragmento de vegetación esclerófila-higrófila de la Península de Hualpén, Chile (Coleoptera-Chrysomelidae). XXI Congreso Nacional de Entomología, Arica, Chile. Libro de Resúmenes 64.

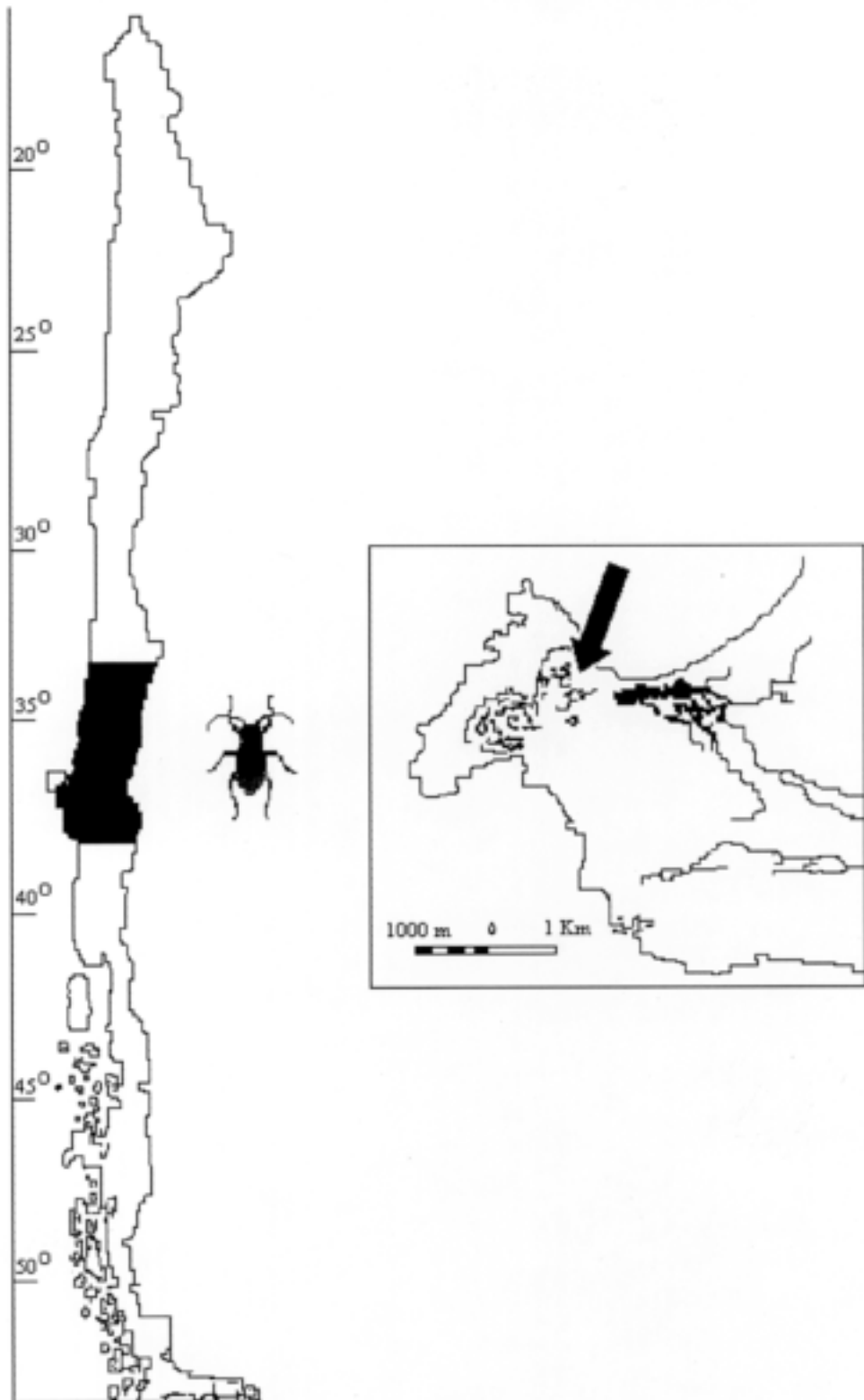


Fig. 1: Área de distribución del género *Dictyneis*. Se indica la zona de muestreo en la Península de Hualpén, Octava Región de Chile.

Distribution area of genus *Dictyneis*. The sample area of the Hualpen Peninsula, Eighth Region of Chile, is indicated.

(Roques 1987, Neto 1991, Neuvonen 1999). Por otra parte, hojas duras con altos niveles de esclerofilia representan para los insectos un sustrato de baja calidad nutricional, lo que afecta negativamente a la preferencia y niveles de defoliación sobre la planta (Speight et al. 1999, Gonzales et al. 2001).

El objetivo de este trabajo es determinar la abundancia de *D. asperatus* sobre cinco potenciales especies de plantas hospederas presentes en la Península de Hualpén y mediante ensayos de laboratorio poner a prueba la hipótesis que la selección de hospedero está asociada a la forma cóncava de las hojas, carácter esclerófilo de ellas y la mayor sobrevivencia de los insectos. Por el amplio espectro de plantas hospederas que frecuenta *D. asperatus*, tanto en su rango de distribución como en la Península de Hualpén, es factible suponer que se trata de una especie generalista; sin embargo, no existen antecedentes experimentales ni de terreno sobre las preferencias dietarias de esta especie de insecto, ni de los factores que explican las relaciones que establece con sus plantas hospederas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Abundancia

El estudio se realizó en la Península de Hualpén, Octava Región de Chile, sobre un fragmento de vegetación de tipo esclerófila e higrófila en estado arbustivo, en el que predominan *P. boldus*, *L. caustica*, *C. alba*, *A. punctatum* y *L. apiculata*. Para determinar la abundancia, se realizaron recolecciones de individuos en estado adulto, consistentes en siete muestreos cada 15 días entre agosto y octubre de 1998, por medio de un paraguas entomológico, con un esfuerzo de muestreo de 30 min para cada especie de planta, las cuales presentaron coberturas similares y con una altura máxima de 2 m. No se consideró el estado de larva, ya que forma parte de la fauna húmica (Jerez 1996).

Selección trófica

Para estimar la selección trófica en laboratorio, se recolectaron hojas de estados fenológicos similares, las que fueron cortadas en forma de discos foliares de 1 cm de diámetro, según la metodología propuesta por Kokko et al. (1995), Richardson & Whittaker (1982) y Zvereva et al. (1995). Los ensayos experimentales fueron realizados en placas Petri en cuyo interior se ubicaron cinco insectos más un disco foliar de cada especie de planta, el cual fue previamente

pesado en una balanza analítica de 0,0001 g de sensibilidad. Como control se utilizaron discos foliares de todas las plantas pero sin insectos. Previo al ensayo, los insectos fueron alimentados durante una semana con una dieta mixta de boldo, litre, peumo, olivillo y arrayán, y luego fueron sometidos a 12 h de ayuno. La magnitud del consumo foliar, después de 24 h de ensayo, se evaluó mediante la fórmula:

$$C = (pi - pf) / pi - (di - df) / di$$

donde, pi = peso inicial del disco, pf = peso final del disco, df = peso final del control, di = peso inicial del control (modificado de Kokko et al. 1995). La modificación corresponde al segundo factor, que se usó como una corrección del consumo relativo debido a la disminución de peso de los discos por pérdida de humedad. Se incluyeron 18 réplicas, cada una con su respectivo control. Los ensayos se realizaron a temperatura promedio de 18 °C y fotoperíodo aproximado a 10 h de luz y 14 h de oscuridad (agosto-octubre).

Forma de las hojas

Peumus boldus es la única de las cinco especies de plantas que presenta hojas con una amplia gama de grados de concavidad. Para evaluar la preferencia de los insectos en relación a la forma foliar, se utilizaron hojas de boldo con tres grados de concavidad: plana (1), semicóncava (2) y cóncava (3). Estos tres tipos de hojas fueron puestos en forma equidistante alrededor del perímetro de una placa Petri, en cuyo centro se colocaron cinco insectos. Luego de 24 h se registró el número de individuos presentes en cada uno de los tres diseños de hoja y se establecieron tres grupos de frecuencia: cero individuo, un individuo y dos o más individuos por cada diseño. Un alto número de observaciones de frecuencia dos o más individuos, se interpretó como preferencia del insecto por ese diseño. Se incluyeron 15 réplicas.

Carácter esclerófilo

El carácter esclerófilo de las hojas de las cinco plantas hospederas se evaluó a través del cálculo del cociente entre el peso seco y el área de la hoja según la metodología propuesta por Alberdi (1997). Para la obtención del peso seco, se pesaron hojas frescas en balanza analítica de 0,0001 g de sensibilidad y se mantuvieron en estufa a 105 °C durante 1 h; luego fueron pesadas nuevamente y llevadas a estufa a 70 °C durante 2 h. Este procedimiento se repitió hasta obtener peso constante. Se trabajó con 20 réplicas.

Sobrevivencia

Debido a la baja abundancia de *D. asperatus*, la sobrevivencia se estimó a través del número de días que sobrevivió cada individuo adulto, alimentado con dietas mono-específicas de cada una de las cinco plantas. Para ello se utilizaron en total 80 insectos distribuidos en grupos de 16 individuos por dieta, cuyas hojas fueron renovadas diariamente. El ensayo finalizó al registrarse el 100 % de mortalidad de los insectos en todas las placas.

Análisis estadístico

La significancia estadística de la diferencia del consumo foliar entre las distintas especies de plantas fue analizada mediante una prueba de comparaciones múltiples de Bonferroni. Para evaluar las diferencias de sobrevivencia sobre los distintos sustratos y los niveles de esclerofilia se utilizó un análisis de varianza paramétrico de una vía y una prueba de comparaciones múltiples de Tukey. Para el efecto de la forma de la hoja y la preferencia del insecto una prue-

ba de Chi-cuadrado. En todos los casos se realizó una prueba de homogeneidad de varianzas (Zar 1984).

RESULTADOS

Abundancia

Dictyneis asperatus es 20 veces más abundante sobre boldo que sobre el resto de las plantas ($F_{4,30} = 877,5$; $P < 0,001$) (Fig.2). Entre litre, peumo, olivillo y arrayán no hay diferencias en las abundancias (prueba de Tukey HSD; $P > 0,20$), encontrándose al menos un individuo por cada especie de planta en cada uno de los muestreos.

Selección trófica

El consumo relativo de discos foliares varió según la especie vegetal ($F_{4,103} = 5,31$; $P = 0,0006$), (Fig. 3), siendo este significativamente mayor sobre litre que sobre peumo (Tukey HSD; $P = 0,002$) y olivillo (prueba de Tukey HSD; $P = 0,0008$). Sin embargo, no hubo dife-

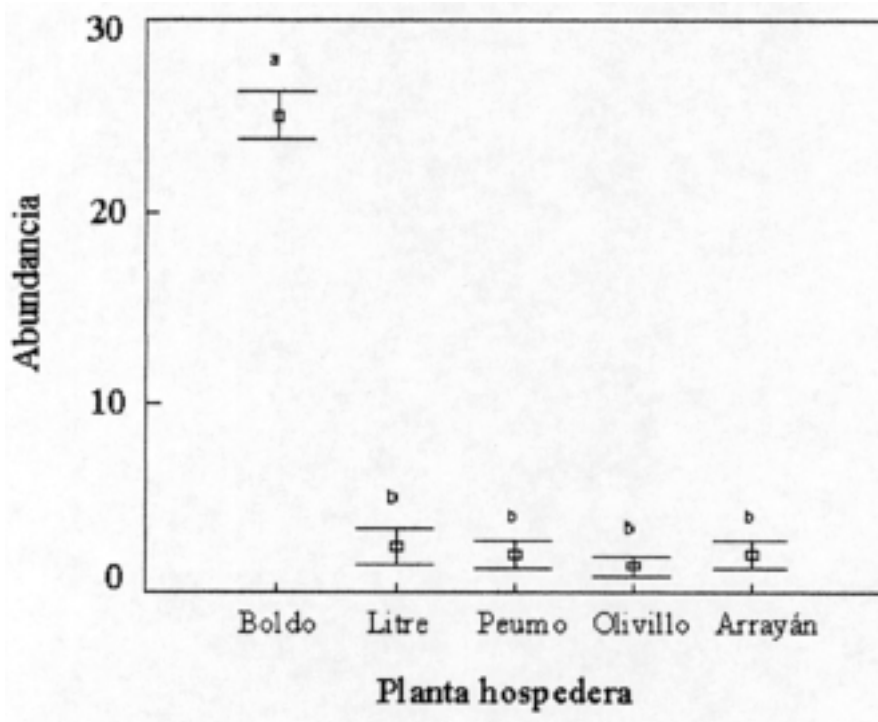


Fig. 2: Abundancia promedio (número de insectos adultos por planta hospedera) de *D. asperatus* entre agosto y septiembre de 1998 en cinco especies de plantas hospederas. Los cuadrados indican la media y las barras verticales los límites de confianza al 95%.

Average abundance (number of adult insects per host plant) of *D. asperatus* between August and September of 1998 in five host plants. The square indicate mean and vertical bars the 95% confidence interval.

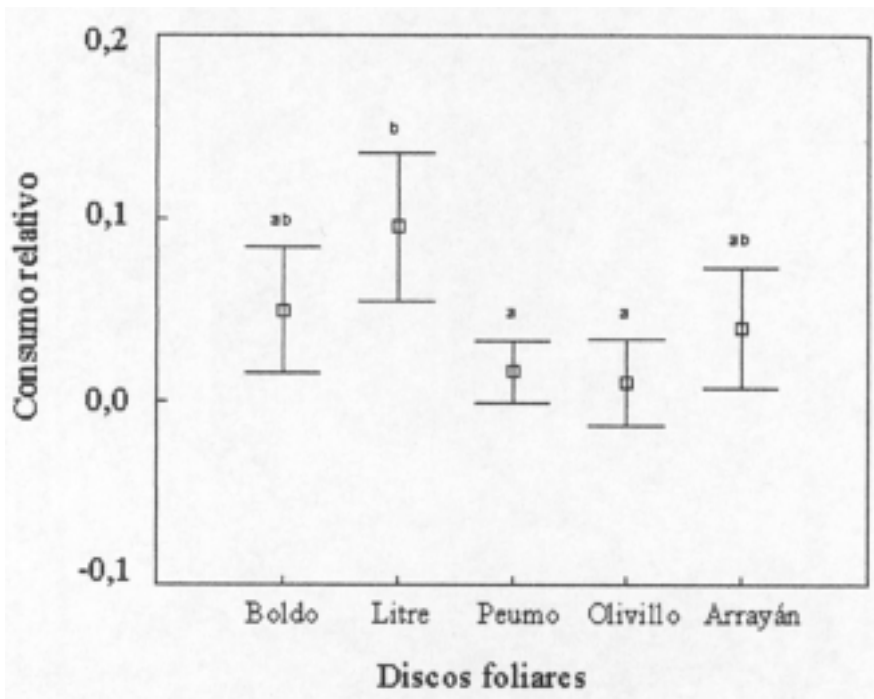


Fig. 3: Consumo foliar de *D. asperatus* sobre cinco especies de plantas hospederas: boldo, litre, peumo, olivillo y arrayán. Los valores indican la proporción de hoja consumida de cada especie de planta por 10 insectos adultos en 24 h. Los cuadrados indican la media y las barras verticales los límites de confianza al 95%.

Foliar consumption of *D. asperatus* in five host plant; boldo, litre, peumo, olivillo y arrayán. The number show the ration of each kind of leaf consumed by 10 adult insect in 24 h. The square indicate mean and vertical bars the 95% confidence interval.

rencias en el consumo de boldo, litre y arrayán ni entre boldo, peumo, olivillo y arrayán (prueba de Tukey HSD; $P > 0,05$).

Forma de las hojas

Los insectos fueron registrados en el envés de los tres diseños de hoja ofertados; sin embargo, la frecuencia sobre cada uno de ellos fue distinta ($P = 0,00001$). Para el diseño de hoja semicóncava (2) el 66% de las observaciones corresponde a la frecuencia de tipo 1. Para el diseño de hoja cóncava (3) el 100% de las observaciones corresponde a la frecuencia de dos o más individuos por hoja. Por otro lado, frecuencias de cero individuos fueron mayores para el diseño de hoja plana (1) (Fig. 4).

Carácter esclerófilo

El carácter esclerófilo promedio para las cinco especies de plantas difirió significativamente ($F_{4,95} = 12,54$; $P < 0,001$). Boldo y litre presentan mayores niveles de esclerofilia respecto de olivillo y arrayán (prueba de Tukey HSD; $P <$

$0,001$); en cambio, peumo presentó niveles intermedios de esclerofilia (Fig. 5).

Sobrevivencia

El número promedio de días de vida de los insectos varió significativamente según la dietas ($F_{4,75} P < 0,001$) (Tabla 1). Las varianzas resultaron homogéneas entre grupos (prueba de Bartlett; $P = 0,105$). Los insectos alimentados con boldo y arrayán registraron la mayor sobrevivencia, no existiendo diferencias entre ambos sustratos; tampoco se obtuvo diferencias entre los insectos alimentados con litre, peumo y olivillo (prueba de Tukey HSD; $P > 0,05$).

DISCUSIÓN

Los resultados muestran que la presencia de un insecto herbívoro sobre un amplio rango de especies vegetales en un área determinada no implica necesariamente una asociación de tipo trófica entre el insecto y su planta hospedera. En la Península de Hualpén *D. asperatus* fue registrada en las cinco especies de plantas muestreadas,

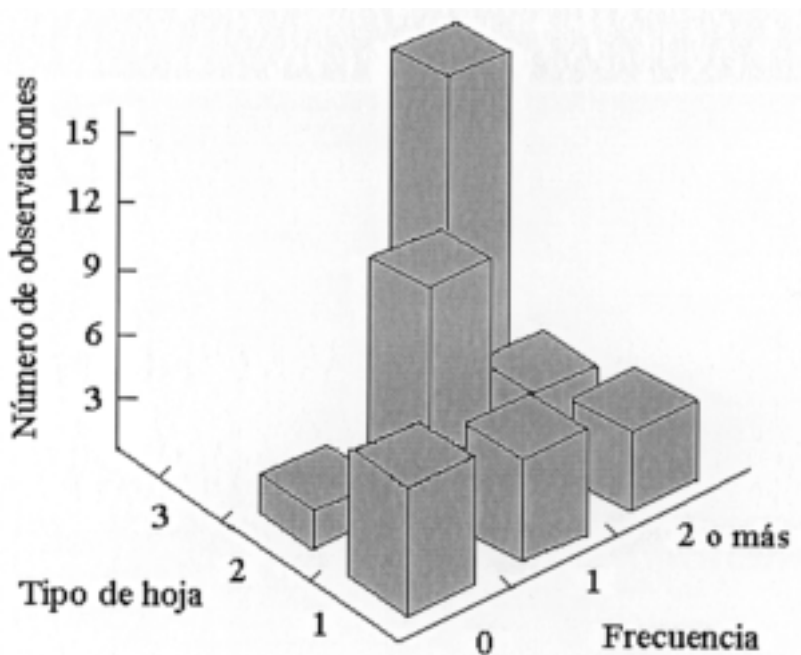


Fig. 4: Frecuencia de individuos de *D. asperatus* sobre tres diseños de hojas de boldo; (1) = plana, (2) = semicóncava, (3) = cóncava. Se muestra el número de observaciones para cada tipo de frecuencia observada.

Frequency of specimens of *D. asperatus* in three kinds of leaf of boldo; (1) = flat, (2) = semiconcave, (3) = concave. The number of observations for each types of observes frequency are showed.

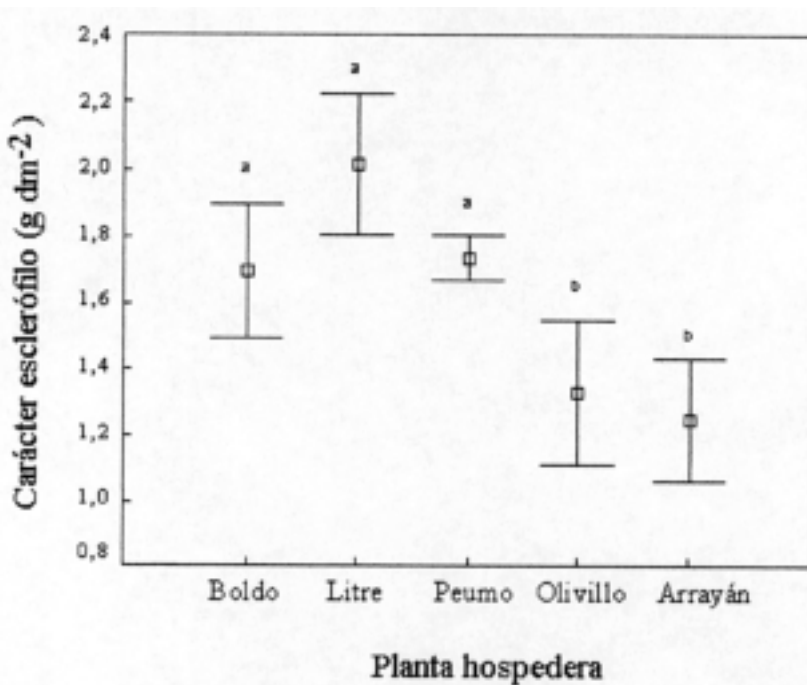


Fig. 5: Carácter esclerófilo de las hojas de boldo, litre, peumo, olivillo y arrayán. Los cuadrados indican la media y las barras verticales los límites de confianza al 95 % (n = 20).

Sclerophyllous trait of the leaves of boldo (b), litre (l), peumo (p), olivillo (o) and arrayán (a). The square indicate mean and vertical bars the 95 % confidence interval.

TABLA 1

Sobrevivencia de adultos de *D. asperatus* sometidos a dietas mono-específicas de hojas de 5 especies de plantas. Se indica los días de vida promedio (d) de insectos adultos

Survivorship of *D. asperatus* exposed to monospecific leaf diets of 5 plants.
Mean days of life (d) of insects adults are showed

Grupo	n	Rango (d)	Promedio (d)	Varianza
Boldo	16	25-111	72,06	1028,596
Litre	16	1-90	43,69	910,763
Peumo	16	7-53	32,88	322,517
Olivillo	16	1-51	26,06	370,596
Arrayán	16	14-111	63,38	574,783

pero su mayor abundancia fue sobre boldo, lo que haría predecible una mayor actividad trófica (consumo foliar) y una mayor sobrevivencia de los insectos que se alimentan de esta planta. Sin embargo, en laboratorio los mayores niveles de consumo fueron registrados para boldo, litre y arrayán, lo cual no se relaciona con los bajos niveles de abundancia de *D. asperatus* sobre litre y arrayán, como tampoco con los altos niveles de esclerofilia de las hojas de boldo y litre. Diferencias intra e interespecíficas en la dureza de la hoja (carácter esclerófilo) están frecuentemente asociadas con variaciones en los niveles de herbivoría en general, reportándose correlaciones negativas entre la dureza de la hoja y la ontogenia, preferencia y niveles de defoliación por parte de los insectos (Basset & Burckhardt 1992, Speight et al. 1999).

Al respecto, hojas con una alta calidad nutricional (generalmente hojas blandas) serían preferidas por los insectos (Coley 1987). Así también se han señalado otros casos en que la buena calidad nutricional de las hojas y el mayor consumo de ellas en laboratorio, no tendrían relación con patrones de preferencia de hospedero observados en terreno (Holdren & Ehrlich 1982). Boldo, litre y arrayán tienen hojas de buena calidad nutricional (Centella 2002), empero, litre y arrayán no son preferidos por el insecto en terreno, a pesar de la alta sobrevivencia que registra el insecto en laboratorio al alimentarse con arrayán y el alto consumo de litre en laboratorio. Gilbert (1979) señala que estas restricciones alimenticias corresponderían a un ejemplo de monofagia ecológica, lo que podría estar ocurriendo en el caso de *D. asperatus* y boldo.

Se ha registrado para otros insectos fitófagos, que la forma de la hoja podría representar un importante estímulo visual en la selección del insecto por un diseño particular, independiente

de la especie vegetal a la cual pertenece (Neto 1991). Weisser (1995) señala que la arquitectura de la planta influencia el éxito de oviposición de los parasitoides, porque modela la conducta de búsqueda de la hembra, o bien provee refugio a los herbívoros hospederos de estos. La mayor frecuencia de dos o más individuos en hojas de tipo cóncava reflejan la preferencia del insecto por este diseño. Además, la amplia gama de grados de concavidad que presentan las hojas de boldo permitirían considerarla como un buen lugar de refugio para estos insectos.

Por otra parte, la baja sobrevivencia de los insectos adultos al ser alimentados con litre, peumo y olivillo, sumado a las bajas abundancias registradas en terreno, parecen indicar que estas plantas no serían un buen hospedero para *D. asperatus*.

La carencia de alas metatorácicas podría explicar la tendencia de los insectos a permanecer en un mismo hospedero. Hanks & Denno (1994) mencionan que en coccidos fitófagos, los bajos grados de vagilidad restringen la alimentación y oviposición hacia individuos vegetales ya utilizados por la generación anterior. Jerez (1996) también menciona esta característica poco móvil para las larvas húmicas de *Dictyneis*. Al respecto, la significativa mayor abundancia del insecto registrada en boldo podría ser el reflejo de mortalidades diferenciales de sus estados inmaduros entre las diferentes especies de plantas. Probablemente la carencia de alas metatorácicas, la biología de estados inmaduros y la mayor disponibilidad del recurso boldo restringe la conducta de búsqueda hacia nuevas plantas hospederas, favoreciendo la especialización e incluso la monofagia (Jainike 1990). La baja abundancia que presenta el insecto sobre litre y arrayán en condiciones naturales, a pesar de la alta actividad trófica registrada en laboratorio, podría explicarse por las

menores coberturas de estas plantas con respecto al resto de las especies hospederas de *D. asperatus* (Polmériis 1995).

La mayoría de los Eumolpinae presentan conductas alimenticias de tipo generalistas (Jolivet 1988). *Dictyneis asperatus* ha sido registrada en un gran número de especies pertenecientes a diferentes familias de plantas y con distintas áreas de distribución (Jerez 1991, Centella & Jerez 1999¹). Jerez & Arce (1990) señalan actividad trófica de *D. asperatus* sobre acículas de *Pinus radiata*, en una plantación de la Provincia de Ñuble. Sin embargo, en Hualpén esta especie fue registrada en cinco especies nativas, entre las cuales boldo es el taxón que, a pesar de poseer altos niveles de esclerofilia, representaría para *D. asperatus* un hospedero preferencial debido a la disponibilidad de refugio que le otorga la forma cóncava de sus hojas y a la mayor abundancia y sobrevivencia de los insectos que se alimentan de esta especie. Por lo tanto, considerando además las particulares condiciones ecológicas que representa el área de estudio, podríamos señalar a *D. asperatus* como un especialista local de la Península de Hualpén.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Miriam Alberdi (Universidad Austral de Chile), por las sugerencias en la estimación de esclerofilia; al Dr. Pedro Victoriano (Universidad de Concepción), por sus comentarios en la estimación del consumo foliar, y al Dr. Christopher Lusk, por la colaboración en la traducción del resumen. Este trabajo formó parte del Proyecto 200.113.055-1.0 de la Dirección de Investigación de la Universidad de Concepción.

LITERATURA CITADA

- ALBERDI M (1997) Ecofisiología de especies leñosas de los bosques higrófilos templados de Chile: resistencia a la sequía y bajas temperaturas. En: Armesto J, C Villagrán & M Arroyo (eds) Ecología de los bosques nativos de Chile: 279-315. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- BALY F (1865) An attempt at a classification of de Eumolpidae. Journal of Entomology 12: 433-436.
- BASSET Y & D BURCKHARDT (1992) Abundance, species richness, host utilization and host specificity of insect folivores from a woodland site, with particular reference to host architecture. Revue Suisse de Zoologie 93: 771-791.
- BERNAYS E & M GRAHAM (1988) On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. Ecology 69: 886-892.
- BLANCHARD E (1851) Fauna chilena de insectos: Coleópteros. En: Gay C (ed) Historia física y política de Chile 5: 522-558.
- CENTELLA C (2002) Interacción insecto-planta: factores que explican la especialización de *Dictyneis asperatus* (Coleoptera: Chrysomelidae). Tesis de Grado de Magíster, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile. xxxvi + 66 pp.
- COLEY PD (1987) Patrones en las defensas de las plantas: ¿por qué los herbívoros prefieren ciertas especies? Revista de Biología Tropical 35: 151-164.
- COURTNEY SP (1986) Why insects move between host patches: some comments on "risk spreading". Oikos 47: 112-114.
- EHRlich PR & PH RAVEN (1964) Butterflies and plants: a study in coevolution. Evolution 18: 586-608.
- FEENY P (1970) Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. Ecology 51: 565-581.
- FOX LR & PA MORROW (1981) Specialization: species property or local phenomenon? Science 211: 887-893.
- FUENTES JE & LR YATES (1994) Host nutritional value in larval feeding preference of *Ormiscodes socialis* (Feisthammel) (Lepidoptera: Saturniidae) in Chile. Revista Chilena de Historia Natural 67: 27-33.
- FUTUYMA DJ (1991) Evolution of host specificity in herbivorous insect: genetic, ecological, and phylogenetic aspects. En: Price PW, TM Lewinsohn, GW Fernandes & WW Benson (eds) Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions: 431-454. John Wiley & Sons, Inc., New York, New York, USA.
- GAJARDO R (1994) La vegetación natural de Chile: clasificación y distribución geográfica. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 156 pp.
- GILBERT LE (1979) Development of theory in the analysis of insect-plant interactions. En: Horn DJ & RD Mitchell (eds) Analysis of ecological systems: 117-154. Ohio State University Press, Columbus, Ohio, USA.
- GONZALES W, E GIANOLI & H NIEMEYER (2001) Plant quality vs. risk of parasitism: within-plant distribution and performance of the corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis*. Agricultural and Forest Entomology 3: 29-33.
- GREZ A (1988) *Procalus lenzi* y *Procalus malaisei* (Coleoptera: Chrysomelidae): dos especialistas del matorral. Revista Chilena de Entomología 16: 65-67.
- HANKS LM & RF DEENO (1994) Local adaptation in the armored scale insect *Pseudaulacaspis pentagona* (Homoptera: Diaspididae). Ecology 75: 2301-2310.
- HOLDREN CE & PR EHRlich (1982) Ecological determinants of food plant choice in the checkerspot butterfly *Euphydryas editha* in Colorado. Oecologia 52: 417-423.
- JAINIKE J (1990) Host specialization in phytophagous insects. Annual Review of Ecology and Systematics 21: 243-273.
- JEREZ V (1991) El género *Dictyneis* Baly, 1865 (Coleoptera: Chrysomelidae: Eumolpinae). Taxonomía, distribución geográfica y descripción de nuevas especies. Gayana Zoológica (Chile) 55: 31-52.
- JEREZ V (1996) Biology and Phylogenetic remarks of the subantarctic genera *Hornius*, *Stenomela* and *Dictyneis* (Chrysomelidae: Eumolpinae). En: Jolivet PHA & ML Cox (eds) Chrysomelidae biology, Volume 3: 239-258. SPB Academic Publishing, Leiden, The Netherlands.
- JEREZ V (1999) Biology and ecology of the genus *Procalus* Clark, 1865, endemic to the Andinopatagonian region (Alticinae). En: Cox ML (ed) Advances in Chrysomelidae biology: 545-555. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.

- JEREZ V & R ARCE (1990) Selección trófica de *Dictyoneis asperatus* (Blanchard, 1851) (Coleoptera: Chrysomelidae: Eumolpinae) sobre *Pinus radiata* D. Don. Revista Chilena de Entomología 18: 97-98.
- JEREZ V & H IBARRA-VIDAL (1992) Morfología y bionomía de *Hornius grandis* (Phil. & Phil., 1864). (Chrysomelidae-Eumolpinae). Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile) 63: 93-100.
- JOLIVET PH (1988) Food habits and food selection of chrysomelidae bionomic and evolutionary perspectives. En: Jolivet PH, E Petitpierre & TH Hsiao (eds) Biology of Chrysomelidae: 1-20. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- JOLIVET PH, ML COX & E PETITPIERRE (1994) Novel aspects of the biology of Chrysomelidae, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. 582 pp.
- KARBAN R & RE RICKLEFS (1984) Leaf traits and the species richness and abundance of Lepidopteran larvae on deciduous trees in southern Ontario. Oikos 43: 165-170.
- KEESE MC (1997) Does escape to enemy-free space explain host specialization in two closely related leaf-feeding beetles (Coleoptera: Chrysomelidae)? Oecologia 112: 81-86.
- KOKKO EG, RA DE CLERK-FLOATE & FL LEGGETT (1995) Method to quantify leaf beetle consumption of leaf disks using image analysis. Canadian Entomologist 127: 519-525.
- MAFRA-NETO A & P JOLIVET (1994) Entomophagy in Chrysomelidae: adult *Aristobrotica angulicollis* (Erichson) feeding on adult meloids (Coleoptera). En: Jolivet PH, ML Cox & E Petitpierre (eds) Novel aspects of the biology of Chrysomelidae: 171-178. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- NETO JV (1991) Interactions between Ithomiine Butterflies and Solanaceae: feeding and reproductive strategies. En: Price PW, TM Lewinsohn, GW Fernandes & WW Benson (eds) Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions: 291-313. John Wiley & Sons, Inc., New York, New York, USA.
- NEUVONEN S (1999) Random foraging by herbivores: complex patterns may be due to plant architecture. Journal of Ecology 87: 526-528.
- POIANI A & E FUENTES (1985) Efecto de los insectos defoliadores sobre manchones de matorral: casos mono y multiespecíficos. Revista Chilena de Historia Natural 58: 47-56.
- POLYMERIS C (1995) Vegetación actual de la Península de Hualpén: clasificación y dinámica. Tesis de Grado de Magíster en Ciencias, Mención Botánica, Universidad de Concepción, Concepción, Chile. cxlii + 190 pp.
- RAUSHER MD (1984) Trade-offs in performance on different host: evidence from within-and between-site variation in the beetle *Deloyala guttata*. Evolution 38: 582-595.
- RICHARDSON B & JB WHITTAKER (1982) The effect varying the preference material on ranking of acceptability indices of plant species to a polyphagous herbivore, *Agriolimnax reiculaus*. Oikos 39: 237-240.
- RODRÍGUEZ R, O MATTHEI & M QUEZADA (1983) Flora arbórea de Chile. Ediciones Universidad de Concepción, Universidad de Concepción, Concepción, Chile. 408 pp.
- ROQUES A (1987) Interaction between visual and olfactory signal in cone recognition by insect pests. En: Labeyrie V, G Fabres & D Lachaise (eds) Insect-plants: 153-160. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- SPEIGHT MR, MD HUNTER & AD WATT (1999) Ecology of insects: concepts and applications. Blackwell Science Ltd., Oxford, United Kingdom. 350 pp.
- WEISSER WW (1995) Within-patch foraging behaviour of the aphid parasitoid *Aphidius funebris*: plant architecture, host behaviour, and individual variation. Entomologia Experimentalis et Applicata 76: 133-141
- ZVEREVA EL, MV KOZLOV & S NEUVONEN (1995) Decrease in feeding niche breadth of *Melasoma lapponica* (Coleoptera: Chrysomelidae) with increase in pollution. Oecologia 104: 323-329.
- ZAR JH (1984) Biostatistical analysis, Second Edition. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey, USA. 718 pp.

Editor Asociado: Rodrigo Medel

Recibido el 11 de abril de 2002; aceptado el 2 de marzo de 2003