

Interacciones entre *Procalus* (Coleoptera, Chrysomelidae) y *Lithraea Caustica* (Sapindales, Anacardiaceae). Un caso de monofagia en el matorral de Chile central

Aldo Poiani

Department of Zoology. La Trobe University. Bundoora. 3083 VIC. Australia.

Key words: *Lithraea caustica*, phenological coupling, *Procalus viridis*, *Procalus malaisei*, specialization.

Abstract. Interactions between *Procalus* (Coleoptera, Chrysomelidae) and *Lithraea caustica* (Sapindales, Anacardiaceae). A monophagy case in the central Chilean matorral. Experiments and observations have been performed in order to show the effective dependence of *Procalus* (Chrysomelidae) beetles on *Lithraea caustica* (Anacardiaceae) shrubs in a preandean matorral site in Central Chile. *Procalus* insects, particularly *P. viridis*, are only found on *L. caustica*, even when they are not able to recognize their host plant while flying. This fact could be explained by the observation that beetles abandon *L. caustica* shrubs more slowly than other shrub species. This behavior of adults is coherent with larvae constraints because the latter feed only on *L. caustica* new leaves in spite of their previous alimentary experience. The above results support the idea that *Procalus* beetles are monophagous of *L. caustica* in the study site. Finally, as the phenology of *L. caustica* in the study site is highly unpredictable both intra and interannually, a possible phenological coupling mechanism is proposed to explain this monophagous relationship.

Resumen. En este trabajo se realizan experimentos y observaciones con el propósito de mostrar el grado de dependencia de los coleópteros del género *Procalus* (Chrysomelidae) sobre el arbusto *Lithraea caustica* (Anacardiaceae) en un sector de matorral preandino en Chile central. Los resultados indican que los insectos del género *Procalus*, en particular *P. viridis*, no son capaces de reconocer su planta hospedadora en vuelo, aunque se distribuyen sólo sobre *L. caustica*. Esto podría tener su explicación en el hecho de que los insectos abandonan los arbustos de *L. caustica* más lentamente de lo que lo hacen con otras especies arbustivas. Esta conducta de los adultos es coherente con las limitaciones biológicas de las larvas, pues éstas, tengan o no experiencia alimentaria previa, sólo se alimentan de hojas nuevas de *L. caustica*. Se muestra así la monofagia de *Procalus* por *L. caustica* en el lugar de estudio. Sin embargo, como la fenología de *L. caustica* en el mismo lugar es altamente impredecible de año en año e incluso dentro del año, se propone un posible mecanismo de acoplamiento fenológico entre los coleópteros del género *Procalus* y *L. caustica*.

Introducción

El género *Procalus* (Clark 1865), (Chrysomelidae, Alticinae), está formado por un mínimo de cuatro especies (Bechyné 1951, Jerez 1985) distribuidas en la zona central de Chile (Jerez 1985).

Las especies del género *Procalus*, en particular *P. viridis* (Philippi & Philippi 1864), se encuentran asociadas a las anacardiáceas aunque esta asociación es susceptible de variaciones geográficas a nivel específico. De hecho, Jerez (1985) menciona una asociación de *P. viridis* con *Schinus latifolius* (Anacardiaceae) en un sector costero, mientras Philippi & Philippi (1864) asocian la misma especie con *Schinus polygamus* (Anacardiaceae) y Etchegaray & Fuentes (1980) mencionan una distribución de *P. malaisei* (morfoespecie 2 en su trabajo) sobre una vasta gama de especies arbustivas aunque con una clara preferencia por *Lithraea caustica* (Anacardiaceae).

En San Carlos de Apoquindo, un sector preandino muy alejado de la costa, la familia Anacardiaceae está representada por *Lithraea caustica*, que se encuentra en gran abundancia, y *Schinus polygamus* presente con sólo poquísimos ejemplares. En esta zona, *L. caustica* manifiesta altas fluctuaciones interanuales en su crecimiento vegetativo (Hoffmann & Alliende 1984) que pueden alcanzar rangos de un 18 % a un 80 % de la población de *L. caustica* presentando hojas nuevas en dos años consecutivos (obs. personales).

Es sabido que los insectos defoliadores por lo general no comen hojas viejas, es decir hojas de más de un año (Feeny 1970) y en particular sabemos que las hojas viejas de *L. caustica* no son un buen recurso alimentario para tales insectos (Poiani & Fuentes 1985). Además *L. caustica* es un arbusto cuyo crecimiento se encuentra fenológicamente desplazado, y a veces en un grado apreciable, hacia los meses más calurosos, es decir hacia una época en que la abundancia de insectos defoliadores disminuye notablemente (Fuentes et al. 1981, Poiani, datos inéditos). Por lo tanto *L. caustica* es un recurso altamente impredecible tanto intra como interanualmente para los insectos defoliadores.

Desde un punto de vista teórico entonces, no serían tan justificadas las suposiciones que un insecto defoliador como *Procalus viridis* fuera monófago de un recurso alimentario tan impredecible como es *L. caustica* en San Carlos de Apoquindo. Si es verdad que a un recurso impredecible debiera asociarse una conducta más bien generalista (Levins 1968, Cates & Orians 1975), entonces en nuestro caso esperaríamos una conducta localmente más polifágica de los insectos *Procalus*, especialmente *P. viridis*, en el sector preandino antes mencionado.

El objetivo de este trabajo es determinar el grado de especialización local de los insectos *Procalus*, con especial referencia a *P. viridis*, en un sector de Chile central alejado de la costa, analizando su conducta en distintos niveles de desarrollo: larvas y adultos.

Materiales y métodos

Las experiencias se realizaron en San Carlos de Apoquindo, un sector preandino 20 km al Este de Santiago (33° 27' S, 70° 42' W) y a 1000 m de altitud.

El sitio está caracterizado por la presencia de un matorral esclerófilo preandino sujeto a restricciones climáticas de tipo mediterráneo (Di Castri & Hajek 1976). En el lugar de estudio coexisten, en el espacio y el tiempo, dos especies del género *Procalus*: *P. viridis* y *P. malaisei*.

El método general consistió en observaciones de la conducta de los adultos en terreno en cuanto a sus preferencias por distintas especies de arbustos y luego en experimentos de laboratorio usando larvas.

Distribución de los insectos

Para determinar la distribución natural de los insectos, en diciembre 1982 se muestrearon, en un cono aluvial y durante las primeras horas de la tarde, 20 arbustos para cada una de cinco especies distintas: *Lithraea caustica* (20 plantas que presentarán hojas nuevas), *L. caustica* (20 plantas que no hubiesen crecido ese año), *Quillaja saponaria*, *Colliguaya odorifera*, *Acacia caven* y *Muehlenbeckia hastulata*. Cada arbusto fue apaleado con una red entomológica en cinco lugares distintos de su dosel y los *Procalus* colectados fueron subdivididos en *P. viridis* adultos, *P. malaisei* adultos y larvas (seguramente una mezcla de *P. viridis* y *P. malaisei*). Luego se compararon las densidades promedio de insectos entre las distintas especies de arbustos.

Elección de la planta hospedadora en vuelo

Estos experimentos han sido diseñados para determinar la capacidad de los adultos de discriminar distintas especies de plantas como lugar para posarse. De esta forma sabríamos si la elección de la planta hospedadora es un fenómeno pre-encuentro insecto-arbusto, como es el caso de algunos lepidópteros (Staton 1982), o un fenómeno determinado por mecanismos posteriores al contacto del insecto con la planta.

Las experiencias fueron realizadas en los meses de septiembre 1982 y noviembre 1984 desde las 10 a las 17 horas en días despejados y sin viento, y el método general consistió en coleccionar especímenes adultos de *P. viridis* (machos y hembras) y enfrentarlos a una pareja de arbustos desde una distancia variable entre 2 y 3.5 m y una altura inicial de 1.80 m aproximadamente. Los insectos fueron liberados en dirección del punto medio de la distancia entre arbustos (Fig. 1). Se registraron las frecuencias con que los insectos se posaban sobre uno u otro arbusto y la frecuencia con que pasaban por la zona intermedia entre arbustos. Cada individuo fue usado una sola vez para evitar cualquier tipo de condicionamiento o efecto de la manipulación.

Las frecuencias observadas fueron comparadas con las esperadas por la hipótesis de indiferencia, en que frecuencia esperada $E_i = N a_i/A$, donde N es el número total de individuos liberados, a_i es el área de la zona i (arbusto 1, arbusto 2 o espacio libre entre arbustos) y A es el área total de las tres zonas.

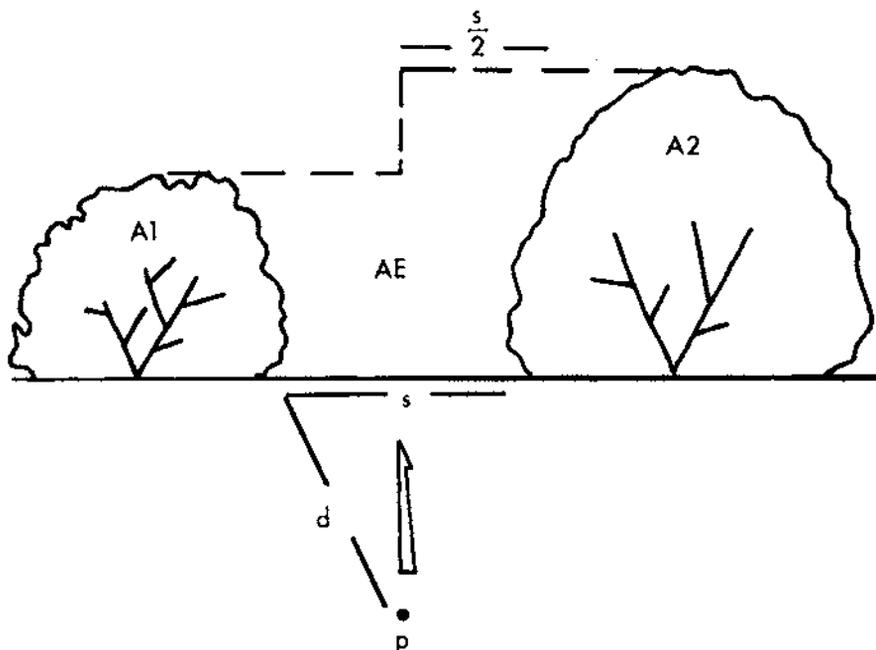


Figura 1. Diagrama del sistema experimental usado en las experiencias de liberación de insectos. Separación entre los dos arbustos (s), punto de liberación (p), distancia de liberación (d), área de «choque» del arbusto 1 ($A1$), área de «choque» del espacio abierto entre arbustos 2 ($A2$). Los insectos fueron liberados en dirección del punto medio de s ($s/2$) desde una altura de 1.80 m. La altura del espacio entre arbustos está acotada por la proyección de la altura de cada arbusto hasta la mitad de la distancia que los separa ($s/2$).

Las frecuencias esperadas y observadas fueron comparadas a través de una prueba de G (Sokal & Rohlf 1981).

La Tabla 1 muestra la serie completa de experiencias realizadas.

Comportamiento de los insectos una vez alcanzado el arbusto

En noviembre 1982 se colectaron especímenes de *Procalus viridis* (machos y hembras) en *L. caustica*. Estos especímenes fueron depositados sobre pequeñas plantas (1m^3 volumen foliar) de *L. caustica* (con y sin hojas nuevas) y *C. odorifera*, de cada tipo de arbusto se usaron tres plantas suficientemente alejadas la una de la otra.

Sobre cada arbusto fueron colocados 10 insectos iniciales, marcados con un lunar de pintura azul en cada élitro para su reconocimiento, en su gran mayoría los insectos eran hembras.

Tabla 1. Reconocimiento de la planta hospedadora en vuelo. Diseño experimental.

Pareja de arbustos		Número de <i>Procalus viridis</i> liberados	Dirección a los arbustos*	Distancia arbusto-punto de liberación (m)	Área arbusto 1 (m ²)	Área espacio entre arbustos (m ²)	Área arbusto 2 (m ²)
1	2						
<i>L. caustica</i> c/crecim.	<i>L. caustica</i> s/crecim.	30	S	3.5	9.9	7.3	6.1
<i>L. caustica</i> s/crecim.	<i>L. caustica</i> s/crecim.	46	NW	2.8	6.1	13.2	29.2
<i>L. caustica</i> c/crecim.	<i>O. saponaria</i>	12	E	3.5	7.1	-	9.4
<i>L. caustica</i> c/crecim.	<i>O. eodorifera</i>	9	W	2.0	1.9	-	2.2

* Medida desde el punto de liberación del insecto.

La cantidad de insectos en cada arbusto fue controlada periódicamente y al cabo de 96 horas se anotó el número total de individuos aún en los arbustos. Estos valores fueron comparados entre tipos de arbustos con una ANDEVA de un criterio, después de una transformación $\sqrt{x+1}$ de los datos.

Supervivencia diferencial de larvas con experiencia previa

Para determinar las preferencias de las larvas por distintas especies hospedadoras potenciales se colectaron, desde arbustos de *L. caustica*, 140 larvas, probablemente una mezcla de *P. viridis* y *P. malaisei*. Los tamaños larvales iban de 5 a 10 mm de longitud por lo que representaban toda la gama de las tres fases larvianas descritas en estas especies (Jerez, datos no publicados).

Las larvas fueron subdivididas en 7 grupos de 20 individuos y cada grupo fue alimentado con un tipo de hoja distinto en frascos de plástico a 25 °C, excepto el grupo control que fue mantenido en ayunas. Los tratamientos fueron: hojas nuevas de *L. caustica*, hojas viejas de *L. caustica*, hojas nuevas de *C. odorifera*, hojas nuevas de *Q. saponaria*, hojas nuevas de *A. caven*, hojas nuevas de *M. hastulata*.

Luego, cada dos días, las larvas fueron contadas y las hojas reemplazadas por otras frescas.

Los experimentos se prolongaron hasta que uno de los grupos de larvas hubo alcanzado el 100 % de mortalidad. Entonces, se contó el número de larvas supervivientes en el resto de los frascos.

Supervivencia diferencial de larvas sin experiencia previa

Como se mencionó con anterioridad, las larvas en el experimento anterior fueron colectadas directamente de *L. caustica*, por lo tanto los resultados obtenidos podrían estar sesgados por posibles condicionamientos alimentarios de los insectos (Dethier 1954).

Para obviar este problema, se obtuvieron huevos de *P. viridis* a partir de adultos mantenidos en laboratorio. Luego, los huevos fueron incubados en una cámara climática a 21°C hasta la eclosión. Las larvas así obtenidas se subdividieron en 7 grupos de 10 larvas cada uno, que fueron sometidos al mismo diseño experimental usado para larvas con experiencia alimentaria previa. La edad de las larvas en el momento del experimento era de 1 ó 2 días.

Resultados

Distribución de los insectos

La Tabla 2 muestra las densidades promedio de insectos *Procalus* sobre *Lithraea caustica*. Dichos resultados no precisan de análisis estadístico alguno, puesto que se observa claramente que las densidades promedio de insectos to-

Tabla 2. Densidades de crisomélidos *Procalus* en dos tipos de arbustos. \bar{X} = densidad promedio (individuos/unidad de muestreo), EE = error estándar. Muestreos realizados en diciembre 1982.

<i>Procalus</i>	<i>L. caustica</i> con hojas nuevas			<i>L. caustica</i> sin hojas nuevas		
	\bar{X}	\pm	EE	\bar{X}	\pm	EE
<i>P. viridis</i> adultos	0.15		0.08	0.15		0.10
<i>P. malaisei</i> adultos	0.65		0.24	0.15		0.07
Larvas						
(<i>P. viridis</i> + <i>P. malaisei</i>)	12.90		1.76	0.45		0.22
Total <i>Procalus</i>	13.65		1.95	0.75		0.27

tales son mucho mayores en *L. caustica* con crecimiento que en *L. caustica* sin crecimiento (diferencias del orden de 1800 %). Las otras tres especies de arbustos no parecen ser plantas hospedadoras pues no se encontraron insectos *Procalus* sobre ninguna de ellas.

No existen diferencias entre los promedios de número de adultos de *P. viridis* y hay pequeñas diferencias entre los de *P. malaisei* sobre *L. caustica* con y sin hojas nuevas lo cual probablemente se debe a la época en que se muestreó (diciembre), pues sabemos que el período de vida de los adultos tiene un límite máximo en los meses de noviembre y diciembre (Jerez, datos no publicados).

Sobre los poquísimos ejemplares de *Schinus polygamus*, la otra anacardiacea presente en el sitio de estudio, no fueron encontrados ejemplares de *Procalus*.

Elección de la planta hospedadora en vuelo

Los resultados de estos experimentos se han resumido en la Tabla 3. Los únicos resultados significativos se refieren a los dos primeros experimentos, cuya diferencia más notable respecto de los últimos es la presencia de un espacio abierto entre los dos arbustos. Analizando las discrepancias entre valores esperados y observados para los primeros experimentos, resulta evidente que la mayor diferencia, y por lo tanto el mayor aporte al valor de G, es debida al espacio abierto entre los arbustos. De hecho, si repetimos las pruebas estadísticas sin incluir los valores de la zona entre los arbustos encontramos que, tanto para el primero como para el segundo caso, los valores esperados y observados ya no difieren significativamente: $G = 0.01$ g.l. = 1 $P > 0.90$ y $G = 0.79$ g.l. = 1 $P > 0.25$, respectivamente. De ello prodría deducirse que los insectos adultos de la especie *Procalus viridis* no serían capaces de reconocer en vuelo su especie hospedadora de otra que no lo es, y tampoco serían

Tabla 3. Reconocimiento de la planta hospedadora en vuelo.

Situación experimental	Área de «choque» (m ²)	Frecuencia esperada	Frecuencia observada	Grados de libertad	G	P
<i>L. caustica</i> con brotes	9.9	12.72	17	2	8.33	< 0.025
Área entre arbustos	7.3	9.39	2			
<i>L. caustica</i> sin brotes	6.1	7.86	11			
<i>L. caustica</i> sin brotes	6.1	5.67	11	2	25.04	< 0.001
Área entre arbustos	13.2	12.24	1			
<i>L. caustica</i> sin brotes	29.2	27.07	34			
<i>L. caustica</i> con brotes	7.0	5.14	6	1	0.24	> 0.75
<i>Q. saponaria</i>	9.4	6.87	6			
<i>L. caustica</i> con brotes	1.9	3.98	4	1	0.58	> 0.25
<i>C. odorifera</i>	2.2	4.77	5			

capaces de reconocer un espécimen de *L. caustica* que presente crecimiento vegetativo de otro que sólo tiene hojas viejas. En cambio, sabrían reconocer un arbusto como lugar para posarse, puesto que atraviesan el espacio abierto entre arbustos con una probabilidad significativamente menor de la esperada por azar.

Una posibilidad no explorada directamente en esta sección es que los insectos podrían guiarse en vuelo siguiendo gradientes de sustancias volátiles provenientes de los arbustos. Si ello fuera cierto, probablemente los insectos hubiesen mostrado alguna preferencia por lo menos en las experiencias de elección interespecificas, aún en circunstancias de falta de viento, puesto que la distancia de liberación de los insectos fue en general pequeña. La elección en vuelo no ocurre y esto me parece que confuta la hipótesis anterior. Si hay reconocimiento químico de la planta por parte del insecto esto ocurriría solamente una vez que el insecto se ha posado sobre el arbusto.

La importancia del viento, más que como vector de sustancias volátiles, en este caso parecería consistir en su efecto de perturbación mecánica de la dirección de vuelo de los insectos. Observaciones realizadas liberando insectos del género *Procalus* en dirección S frente a una pareja de *L. caustica*, uno pequeño y con pocas hojas nuevas (ubicado al E del punto de lanzamiento) y otro grande y creciendo profusamente (ubicado al W del punto de lanzamiento), en presencia de viento con dirección SW, indican que los insectos prefieren posarse significativamente más sobre el arbusto pequeño y sin crecimiento, contradiciendo la hipótesis del gradiente químico y apoyando la hipótesis del simple efecto mecánico de las corrientes de aire sobre la dirección de vuelo de estos coleópteros.

Comportamiento de los insectos una vez alcanzado el arbusto

Los datos obtenidos se han resumido en las Tablas 4 y 5. El resultado del análisis de la varianza arroja un valor de F significativo ($P < 0.01$) (Tabla 4) lo cual demuestra que existen diferencias entre los tres tipos de manchones. La prueba de Tukey para esos datos (Tabla 5) muestra que la única diferencia estadísticamente significativa es entre el número promedio de insectos sobre *L. caustica* con crecimiento y *C. odorifera*.

Tabla 4. Abandono de arbustos. Resultado de la ANDEVA de un criterio para el número final de *Procalus viridis* adultos sobre *L. caustica* y *C. odorifera* después de 96 horas.

Tipo de arbustos	N.º de individuos			
<i>L. caustica</i> con brotes	5	7	3	F = 23.43
<i>L. caustica</i> sin brotes	2	2	3	g.1.1 = 2
<i>C. Odorifera</i>	0	0	0	g.1.2 = 6
				**P < 0.01

Tabla 5. Abandono de arbustos. Prueba de Tukey para la cantidad promedio de *P. viridis* sobre *L. caustica* y *C. odorifera* después de 96 horas. En la tabla aparecen los valores después de una transformación $\sqrt{x + 1}$. (** = $P < 0.01$).

	\bar{Y}_i	$\bar{Y}_i - \bar{Y}_{C.o.}$	$\bar{Y}_i - \bar{Y}_{L.c.}$ sin brotes
<i>L. caustica</i> con brotes	2.42	**1.42	0.60
<i>L. caustica</i> sin brotes	1.82	0.82	
<i>C. odorifera</i>	1.00		

Resulta evidente que los adultos de *P. viridis* abandonan *C. odorifera* con una rapidez mayor que *L. caustica*. *L. caustica* sin hojas nuevas representa una situación intermedia entre *L. caustica* con crecimiento y *C. odorifera*. Podemos estar seguros que los insectos abandonaron las plantas y no fueron depredados diferencialmente pues ejemplares marcados fueron encontrados en arbustos cercanos a los arbustos experimentales.

Supervivencia diferencial de larvas con experiencia previa

La Tabla 6 muestra la cantidad de larvas supervivientes a lo largo de 8 días de observaciones en los seis tratamientos experimentales más el control. Los resultados obtenidos no requieren análisis estadístico alguno pues las diferencias entre larvas alimentadas con hojas nuevas de *L. caustica* y las tratadas con otro tipo de alimento, y por supuesto respecto a los controles, son de un mínimo de un 700 %. Un motivo adicional para estar seguros de que las diferencias observadas no son atribuibles al azar es que los insectos no mordieron ninguna hoja a no ser las nuevas de *L. caustica*. Sólo *Q. saponaria* resultó muy ligeramente roída pero ese experimento indujo a una mortalidad total al cabo de 8 días (Tabla 6).

Supervivencia diferencial de larvas sin experiencia previa

Los resultados obtenidos (Tabla 7) muestran que también las larvas de *P. viridis* sin experiencia alimentaria previa son incapaces de consumir otro alimento que no sean hojas nuevas de *L. caustica*. El comportamiento observado sigue exactamente el mismo patrón del experimento anterior, es decir las larvas sin experiencia alimentaria son monófagas de hojas nuevas de *L. caustica*. En este caso ninguno de los otros tipos de hojas fue siquiera mordido.

Discusión

Los resultados obtenidos en este trabajo indican claramente que los insectos del género *Procalus*, y en particular *P. viridis*, son monófagos de *L. caustica* en el sector de San Carlos de Apoquindo (Chile central). Si bien los insectos

adultos no parecen disponer de mecanismos para localizar la planta hospedadora en vuelo, una vez que encuentran un ejemplar de *L. caustica*, permanecen más tiempo sobre aquel que si éste fuera de otra especie. Además abandonan con más facilidad un individuo de *L. caustica* que presente hojas viejas que otro que sólo presente hojas nuevas (Tablas 4, 5). Estas observaciones resultan coherentes con los datos de distribución de los insectos adultos sobre distintas especies de arbustos (Tabla 2). Por otro lado, la conducta de las larvas es consistente con el comportamiento de los adultos, pues aquellas sólo se alimentan de hojas nuevas de *L. caustica* (Tablas 6 y 7).

Los resultados anteriores contrastan con las observaciones de Philippi & Philippi (1864), Jerez (1985) y Etchegaray Fuentes (1980), quienes describieron que *P. viridis* se asocia con *Schinus polygamus* y *Schinus latifolius* y que *P. malaisei*, aunque sea más abundante sobre *L. caustica* se asocia también con especies arbustivas no anacardiáceas.

Sin embargo, al complementar la información bibliográfica con los resultados de este trabajo, veríamos que ambos serían coherentes con una visión de la especialización como fenómeno local. Es decir, los insectos *Procalus* serían especialistas estrictos a nivel de familia taxonómica, las anacardiáceas (Ehrlich & Raven 1964), pero una misma especie (ej. *Procalus viridis*) puede mostrar una monofagia local por distintas especies de esa familia en distintos lugares geográficos (Fox & Morrow 1981). Sólo los datos de Etchegaray y Fuentes parecen ser anómalos puesto que mostrarían una distribución de *P. viridis* sobre especies no anacardiácea. Sin embargo, esos datos son perfectamente explicables si tomamos en cuenta los resultados sobre los mecanismos de elección de la planta hospedadora en vuelo.

Efectivamente, tales datos parecen indicar que si bien los insectos son capaces de reconocer en vuelo un arbusto en cuanto sitio para posarse, no logran distinguir entre diferentes especies de arbustos. Si consideramos además los posibles efectos del viento como agente que impone una componente estocástica a la dirección de vuelo y la poco plausible sensibilidad de los insectos *Procalus* a gradientes químicos como estímulos orientadores, entonces los resultados de Etchegaray y Fuentes podrían ser explicables simplemente pensando que su sitio de muestreo haya sido un matorral denso y de alta diversidad puntual, puesto que en esa circunstancia es muy probable que un insecto se pose por azar sobre una especie de arbusto distinta de su planta hospedadora. Efectivamente, Etchegaray y Fuentes hicieron sus muestreos en un sector de matorral costero caracterizada por una alta cobertura arbustiva.

Desde el punto de vista teórico es sorprendente descubrir un insecto monófago de una planta altamente impredecible en el tiempo, esto estaría en contradicción con nuestra hipótesis inicial.

La impredecibilidad de *L. caustica* como recurso alimentario para los insectos *Procalus* está corroborada por las siguientes evidencias: 1) *L. caustica* no presenta hojas nuevas todos los años, mostrando altas fluctuaciones poblacionales interanuales (Hoffman & Alliende 1984); 2) las hojas viejas (más de un

Tabla 6. Supervivencia de larvas con experiencia. Las larvas de *Procalus* (*P. viridis* + *P. malaisei*) fueron alimentadas con hojas frescas de cinco especies de arbustos a lo largo de ocho días de observaciones.

Especies	Días					Supervivencia (%)
	0	1	4	6	8	
<i>L. caustica</i> hojas nuevas	20	20	19	16	15	75
<i>L. caustica</i> hojas viejas	20	20	10	4	2	10
<i>C. odorifera</i>	20	20	15	5	1	5
<i>Q. saponaria</i>	20	17	11	4	0	0
<i>A. caven</i>	20	20	12	7	1	5
<i>M. hastulata</i>	20	20	3	1	0	0
Control	20	12	4	1	0	0

Tabla 7. Supervivencia de larvas sin experiencia. Las larvas de *Procalus viridis* fueron alimentadas con hojas frescas de cinco especies de arbustos a lo largo de cuatro días de observaciones.

Especie	Días			Supervivencia (%)
	0	2	4	
<i>L. caustica</i> hojas nuevas	10	10	9	90
<i>L. caustica</i> hojas viejas	10	6	0	0
<i>C. odorifera</i>	10	5	0	0
<i>Q. saponaria</i>	10	7	1	10
<i>A. caven</i>	10	6	0	0
<i>M. hastulata</i>	10	6	0	0
Control	10	5	0	0

año) de *L. caustica* no son un alimento para estos insectos; 3) a veces *L. caustica* crece en el verano (enero-febrero) época en que los insectos no son capaces de sobrevivir (Poiani, inédito).

Una posible explicación de esta monofagia local por un recurso altamente impredecible podría ser que los ciclos fenológicos de los insectos estuviesen acoplados a los de las plantas, de tal forma que la diapausa de *Procalus* se rompería si la planta bajo la que están da algún indicio de brotar.

Hasta el momento no hay evidencia empírica suficiente para contrastar la hipótesis de acoplamiento fenológico, pero parecería razonable a la luz de las evidencias aportadas en este trabajo. Sabemos que *P. viridis* es una especie univoltina (Jerez, datos no publicados) y siendo monófaga de *L. caustica* difícilmente podría soportar la alta impredecibilidad de esta especie como recurso alimentario a menos que entre ambas no se establezca algún tipo de acoplamiento fenológico. Es posible que la cantidad de precipitaciones caídas, u otros factores ambientales, sean un estímulo clave para estimular tanto el crecimiento de *L. caustica* como la salida de los insectos *Procalus* de la diapausa. Para años muy lluviosos esto es correcto, pero no parece tan obvio para años anormales en los que la cantidad de agua caída es constante pero el crecimiento de la población de *Lithraea* variable. Más razonable sería postular algún tipo de acoplamiento más directo, quizás de tipo químico, entre la fenología de la planta y los estados de desarrollo del insecto.

Una estrategia alternativa al acoplamiento fenológico podría ser la variación de los ciclos de reproducción desde univoltinos a bivoltinos asociados por ejemplo al porcentaje de plantas con hojas nuevas en la población de *L. caustica*. Esta estrategia permitiría así compensar las disminuciones poblacionales debidas a las fluctuaciones del recurso, pero no eliminaría los verdaderos cuellos de botella representados por aquellos años de crecimiento bajísimo o nulo en la población de *L. caustica*. Para sobrevivir a una temporada en que el recurso alimentario no fuera disponible, los insectos deberían aumentar la duración de la diapausa. Incidentalmente, son muy poco probables las migraciones en masa en tales especies.

Probablemente lo mejor para estos insectos sería una estrategia mixta: no romper la diapausa a menos que hayan arbustos de *L. caustica* creciendo y pasar de un régimen univoltino a otro multivoltino a medida que aumente el porcentaje de plantas en crecimiento vegetativo.

Sin embargo, observaciones ocasionales realizadas durante un año de elevado crecimiento vegetativo en la población de *L. caustica* en San Carlos de Apoquindo (80 % de los arbustos presentaron hojas nuevas) no dieron indicios que se hubiese producido más de un máximo en la abundancia de adultos y larvas, por lo tanto estas especies no parecerían ser capaces de pasar por ciclos de bivoltinismo. De todos modos el problema queda abierto para investigaciones más acuciosas. Futuras observaciones del ciclo biológico de *Procalus* en relación a poblaciones de *L. caustica* muy fluctuantes anualmente en su crecimiento vegetativo, arrojarán más luz sobre la efectividad y caracterización del mecanismo de acoplamiento aquí postulado.

En resumen, los datos obtenidos comprueban la monofagia de *Procalus*, en particular *P. viridis*, sobre *L. caustica* en San Carlos de Apoquindo, lo que ampliaría el nicho trófico conocido de esta especie, resaltando además el hecho que el género *Procalus* muestra una especialización estricta a nivel de familia (Anacardiaceae) pero una variabilidad local de la relación específica con su planta hospedadora.

Agradecimientos

Mis mayores agradecimientos a Marisa Cordella por su gran ayuda en el trabajo de campo y la localización de parte del material bibliográfico. Agradezco a la Sra. Vivian Jerez la identificación del material colectado y a Mario Elgueta su asistencia en la localización bibliográfica. Gracias también a los Dres. Alicia Hoffmann, Mario George-Nascimento y Leonel Sierralta y a dos revisores anónimos por sus comentarios críticos.

Bibliografía

- Bechyné, J. 1951. Chrysomeloidea américains nouveaux o peu connus. (Coleoptera). Rev. Chil. Ent. 1: 75-112.
- Cates, R.G. & Orians, G.H. 1975. Successional status and the palatability of plants to generalized herbivores. Ecology 56: 410-418.
- Clark, H. 1865. An examination of the Dejeanian Genus *Coelomera* (Coleoptera-Phytophaga) and its affinities. An. Mag. Nat. Hist. 16: 256-268.
- Dethier, V.G. 1954. Evolution of feeding preferences in phytophagous insects. Evolution 8: 33-54.
- Di Castri, F & Hajek, E. 1976. Bioclimatología de Chile, vicerrectoría Académica de la Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- Ehrlich, P.R. & Raven, P.H. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. Evolution 18: 586-608.
- Etchegaray, J.M. & Fuentes, E.R. 1980. Insectos defoliadores asociados a siete especies arbustivas del matorral. An. Mus. Hist. Nat. Valpo. 13: 159-166.
- 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, L.R. & Morrow, P.A. 1981. Specialization: species property or local phenomenon? Science 211: 887-893.
- Fuentes, E.R., Etchegaraya, J.M., Aljaro, M.E. & Montenegro, G. 1981. Shrub defoliation by matorral insects. In: F. Di Castri, D.W. Goodall, R. Specht (eds.) Ecosystems of the World, vol. 11. Mediterranean-type shrublands. Elsevier, Amsterdam. pp.345-359.
- Hoffmann, A.J. & Alliende, M.C. 1984. Interactions in the patterns of vegetative growth and reproduction in woody dioecious plants. Oecologia 61: 109-114.
- Jerez, V.R. 1985. Posición Taxonómica y redescrición de *Procalus viridis* (Philippi y Philippi, 1864) (Coleoptera-Chrysomelidae). Bol. Soc. Biol. Concepción 56: 43-47.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Philippi, R.A. & Philippi, F. 1864. Beschreibung einiger neuen Chilenische käfer. Ent. Zeit. Stettin. 25: 382-401.
- Poiani, A. & Fuentes, E.R. 1985. Efecto de los insectos defoliadores sobre manchones de matorral: casos mono y multiespecíficos. Rev. Chil. Hist. Nat. 58: 47-56.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1981. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. W.H. Freeman, San Francisco, 2nd Ed.
- Stanton, M.L. 1982. Searching in a patchy environment: foodplant selection by *Colias P. eriphyle* butterflies. Ecology 63: 839-853.

Manuscrito recibido en abril de 1987.