

h977
0.9

**EFFECTO DE LA GEOMETRIA DE PARCHES DE VEGETACION SOBRE LA
DISTRIBUCION Y ABUNDANCIA DE TRES ESPECIES DE LEPIDOPTEROS
ASOCIADOS A *BRASSICA OLERACEA* (BRASSICACEAE).**

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de

Magister en Ciencias Biológicas con mención en Ecología.

Facultad de Ciencias

por

Sandra Bibiana Muriel Ruiz

Julio, 1999

Director de Tesis: M. Cs. Audrey A. Grez

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION

TESIS DE MAGISTER

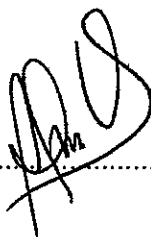
Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magister presentada por

SANDRA BIBIANA MURIEL RUIZ

Ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Ecología, en el examen de Defensa de Tesis rendido en Julio de 1999.

Director de Tesis:

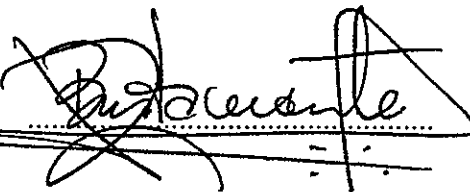
M. Cs. Audrey A. Grez



.....

Comisión de Evaluación de la Tesis:

Dr. Ramiro Bustamante



.....

Dr. Victor Marín

**A la memoria de Isaias,
A mi familia.**

AGRADECIMIENTOS

Mis sinceros agradecimientos van dirigidos a todas aquellas personas e Instituciones que de alguna manera ayudaron a la realización de esta tesis.

Agradezco a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, por otorgarme una beca de arancel y al proyecto FONDECYT N° 1970853 por el apoyo financiero para esta tesis.

Mi reconocimiento a mi tutora, Audrey Grez, por invitarme a participar de su proyecto y por su dedicación a esta tesis. Los profesores Roberto González, Victor Marín y Ramiro Bustamante, integrantes del Comité de Evaluación en alguna o todas las etapas, hicieron sugerencias pertinentes y leyeron las versiones previas de la tesis con prontitud.

Agradezco especialmente a mi amigo Pablo Becerra, quien me ayudó en repetidas ocasiones con el trabajo de terreno. También colaboraron en esta etapa Audrey Grez, León Darío Vélez, Melisa Vélez, Wilson Cardona, y por supuesto, Don Juan, quien no sólo trabajó en el mantenimiento de los parches experimentales sino que con sus atenciones hizo que este trabajo fuera más agradable.

Las personas de La Platina apoyaron en el aspecto logístico. Ernesto Prado, en particular, compartió ideas importantes para esta tesis.

Juan Sandoval y Hugo Flores me asesoraron en el análisis estadístico.

Extiendo mis agradecimientos a los profesores del programa de Ecología, por las sugerencias constantes durante todo el período del Magister. A los compañeros y amigos del programa, de los laboratorios de Botánica, Química Ecológica y especialmente de Ecología, con quienes compartí todo lo que tiene que ver con este espacio. Sus opiniones y su compañía durante este período fueron muy importantes para mí. Agradezco a los amigos chileno-colombianos y otros extranjeros en Chile, por su solidaridad.

La familia Vélez Vargas y mi familia me apoyaron constantemente y estuvieron siempre cerca de mí. Finalmente, agradezco a Darío y a Melisa, por su tiempo de espera y su entusiasmo, ellos constituyen la parte más vital.

INDICE

DEDICATORIA.....	iii
AGRADECIMIENTOS.....	iv
LISTA DE TABLAS	viii
LISTA DE FIGURAS	ix
RESUMEN	xi
ABSTRACT	xiii
INTRODUCCION	1
Antecedentes de las especies.....	4
Hipótesis.....	6
Objetivo General.....	8
Objetivos específicos.....	8
METODOS.....	9
Diseño experimental.....	9
Estratos dentro de los parches.....	11
Muestreo.....	12
Inmigración de lepidópteros.....	12
Biomasa final de <i>B. oleracea</i>	13
Temperatura de los parches.....	13
Análisis de la información.....	14

RESULTADOS	16
Densidad de lepidópteros.....	16
Densidad de lepidópteros según geometría de los parches.....	16
Proporción de plantas de <i>B. oleracea</i> con lepidópteros.....	25
Proporción de plantas con lepidópteros según geometría.....	25
Densidad de lepidópteros en estratos de los parches.....	28
Proporción de plantas con lepidópteros según estratos de los parches..	31
Inmigración de los lepidópteros.....	32
Biomasa final de las plantas.....	36
Temperatura de los parches.....	37
DISCUSION	39
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	46

LISTA DE TABLAS

TABLA 1	Análisis de varianza de medidas repetidas para la densidad de <i>P. brassicae</i> en parches de <i>B. oleracea</i> con diferente geometría.....	19
TABLA 2	Análisis de varianza de medidas repetidas para la densidad de <i>P. xylostella</i> en parches de <i>B. oleracea</i> con diferente geometría.....	22
TABLA 3	Análisis de varianza de medidas repetidas para la densidad de <i>T. ni</i> en parches de <i>B. oleracea</i> con diferente geometría.....	24
TABLA 4	Análisis de varianza de medidas repetidas para la proporción de plantas con larvas de lepidópteros.....	27
TABLA 5	Análisis de varianza para medidas repetidas para la proporción de plantas con huevos de <i>P. brassicae</i> , <i>P. xylostella</i> y <i>T. ni</i>	35
TABLA 6	Análisis de varianza para el peso final de las plantas de <i>B. oleracea</i> , provenientes de parches con diferente geometría.....	37

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1	Geometría de los parches de <i>Brassica oleracea</i>	10
FIGURA 2	Abundancia de <i>P. brassicae</i> , <i>P. xylostella</i> y <i>T. ni</i> en plantas de <i>B. oleracea</i> entre diciembre de 1997 y abril de 1998. a) huevos, b) larvas.....	17
FIGURA 3	Densidad de <i>P. brassicae</i> en parches de <i>B. oleracea</i> con distinta geometría a) huevos, b) larvas	18
FIGURA 4	Densidad de <i>P. xylostella</i> en parches de <i>B. oleracea</i> con distinta geometría a) huevos, b) larvas, c) pupas	21
FIGURA 5	Densidad de <i>T. ni</i> en parches de <i>B. oleracea</i> con distinta geometría a) huevos, b) larvas, c) pupas	23
FIGURA 6	Proporción de plantas de <i>B. oleracea</i> con larvas de lepidópteros en parches con diferente geometría a) <i>P. brassicae</i> , b) <i>P. xylostella</i> , c) <i>T. ni</i>	26
FIGURA 7	Densidad de <i>P. brassicae</i> en estratos de parches de <i>B. oleracea</i> con distinta geometría a) cuadrado, b) con forma de I.....	29
FIGURA 8	Densidad de <i>P. xylostella</i> en estratos de parches de <i>B. oleracea</i> con distinta geometría a) cuadrado, b) con forma de I.....	30
FIGURA 9	Proporción de plantas de <i>B. oleracea</i> con larvas de lepidópteros en estratos de parches con distinta geometría a) <i>P. brassicae</i> b) <i>P. xylostella</i>	31
FIGURA 10	Proporción de plantas de <i>B. oleracea</i> con huevos de <i>P. brassicae</i>	32
FIGURA 11	Inmigración de <i>P. xylostella</i> a parches de <i>B. oleracea</i> con distinta geometría. a) proporción de plantas con huevos, b) adultos capturados por parche.....	33

FIGURA 12	Proporción de plantas de <i>B. oleracea</i> con huevos de <i>T. ni</i>	34
FIGURA 13	Peso final de las plantas de <i>B. oleracea</i> provenientes de a) parches, b) estratos.....	36
FIGURA 14	Diferencias de temperatura en el borde y centro de los parches de <i>B. oleracea</i> con distinta geometría	38

RESUMEN

El efecto de la geometría de los parches de vegetación sobre la abundancia de insectos herbívoros ha sido una variable poco estudiada. A igual tamaño, parches alargados o irregulares tienen una relación perímetro/área (P/A) mayor que parches cuadrados o regulares, lo que determina su grado de exposición a la vegetación que los rodea, lo que a su vez puede condicionar la inmigración y emigración de individuos hacia y desde los parches. En esta tesis se evaluó el efecto de la geometría de parches de *Brassica oleracea* var. *italica* sobre la distribución y abundancia de los lepidópteros *Pieris brassicae* (Pieridae), *Plutella xylostella* (Yponomeutidae = Plutellidae) y *Trichoplusia ni* (Noctuidae). Mientras los dos primeros son especialistas en brassicáceas, *T. ni* es generalista. En función de los antecedentes biológicos de estas especies y de sus respuestas al tamaño de los parches, los que también varían en su P/A, se predijo que *P. brassicae* debiera ser más abundante en parches cuya geometría favorezca una mayor P/A, *P. xylostella* en aquellos con menor P/A y *T. ni* no debiera discriminar entre parches que varíen en geometría.

Para poner a prueba estas hipótesis, se establecieron en el Centro Regional de Investigaciones La Platina, dos tipos de parches, uno con forma cuadrada, con baja relación P/A (el 30 % de las plantas en el borde) y otro con forma de I con alta relación P/A (el 70 % de las plantas en el borde). Alrededor de todos los parches se sembró alfalfa (*Medicago sativa*). Los parches se establecieron en terreno en un diseño en

bloques al azar, con cuatro repeticiones. Los insectos fueron muestreados cada 10 días entre diciembre 1997 y abril 1998. La densidad de cada especie y la frecuencia de plantas ocupadas por cada especie fue evaluada en el borde y centro de cada parche. Además se estimó la inmigración de *P. brassicae*, *P. xylostella* y *T. ni*.

La geometría del parche afectó la abundancia de los dos lepidópteros especialistas, pero no su distribución. Mientras *P. brassicae* fue más densa y frecuente en el parche con forma de I, *P. xylostella* fue más abundante en el parche con forma cuadrada y tendió a ser más densa en el estrato más alejado del borde. La especie generalista *T. ni*, en cambio, no fue afectada por la geometría del parche. La inmigración de *P. brassicae* fue mayor en los parches con forma de I, en cambio, la de *P. xylostella* y *T. ni* fue similar en ambos tipos de parches. Dentro de las especies especialistas no existe una respuesta única a la geometría del parche, siendo ésta dependiente de procesos demográficos asociados a los distintos estados del ciclo de vida tales como inmigración, emigración y sobrevivencia. Los resultados de esta tesis sugieren que la geometría es una variable que debe ser considerada de manera independiente a otras variables de los parches de vegetación por su efecto en las dinámicas poblacionales de los insectos herbívoros.

ABSTRACT

The effects of plant patch geometry on the abundance of herbivorous insects have been scarcely studied. Patches of the same size but longer or irregular have a higher perimeter/area relationships (P/A) than square or regular ones, which determines their exposition to surrounding vegetation. This, in turn, may condition the immigration and/or emigration of individuals to or from patches. In this thesis, the effect of the geometry of patches of *Brassica oleracea* var. *italica* on the distribution and abundance of the lepidopterans species *Pieris brassicae* (Pieridae), *Plutella xylostella* (Yponomeutidae = Plutellidae) and *Trichoplusia ni* (Noctuidae) was evaluated. While the first two species are specialist on crucifers, *T. ni* is generalist. Based on the biology of these species and on their responses to plant patch size, which also varied in P/A, it was predicted that *P. brassicae* should be more abundant in patches whose geometry enhance a mayor P/A, *P. xylostella* in patches with lower P/A, and *T. ni* should not discriminate between patches with different geometry.

To test these hypotheses, patches of *B. oleracea* varying only in geometry were set up in the Centro Regional de Investigaciones La Platina: square patches, with a low P/A (30 % of the plants in the edge) and I-shaped patches with a higher P/A (70 % of plants in the edge). All *B. oleracea* patches were surrounded by alfalfa (*Medicago sativa*). Patches were distributed in the field in four blocks, following a random design. Insects were sampled every 10 days, between december 1997 and april 1998. The density of each lepidopteran species and the frequency of plants occupied by these species were

evaluated in the border and in the center of each patch. Furthermore, the immigration of *P. brassicae*, *P. xylostella* and *T. ni* were estimated.

Plant patch geometry affected the abundance, but not the distribution, of the two specialist species. While *P. brassicae* was more dense and frequent in I-shaped patches, *P. xylostella* was more abundant in square patches and tended to be more dense in plants located further from edges. The generalist species *T. ni*, instead, was not affected by patch geometry. Immigration of *P. brassicae* was higher to I-shaped patches, but immigration of *P. xylostella* and *T. ni* was not affected by patch geometry. Specialist species did not show a unique response to patch geometry, being this response dependent on demographic processes such as immigration, emigration and survivorship, associated with the different life cycle stages. The results of this thesis suggest that plant patch geometry should be considered, independently from other plant patch variables, in studies dealing with the population dynamics of herbivorous insects.

INTRODUCCIÓN

El patrón espacial de la vegetación afecta la distribución y abundancia de los insectos herbívoros, sobre todo cuando ellos son especialistas (Root 1973, Cromartie 1975, Stanton 1983, Kareiva 1983, Mackay 1985, Stamp *et al.* 1987, Bach 1988a, b, Ohsaki & Sato 1994, Coll & Bottrell 1994). Algunas variables que determinan el patrón vegetacional son la diversidad de plantas en el parche (Coll & Bottrell 1994, Kostal & Finch 1994), la densidad de plantas (Coll & Bottrell 1994), el tamaño del parche (Cromartie 1975, Kareiva 1983, Maguire 1983, Bach 1988 a, b,) y la geometría del parche (Stamps *et al.* 1987).

El tamaño del parche de vegetación y su efecto sobre la abundancia de los insectos herbívoros ha sido una de las variables más estudiadas (Cromartie 1975, Kareiva 1983, Maguire 1983, Bach 1988a, Grez & González 1995). Los parches de gran tamaño generalmente presentan una mayor densidad de herbívoros que parches pequeños, debido a la mayor inmigración o menor emigración de individuos (Root 1973, Maguire 1983, Kareiva 1985, Bach 1988b). Este patrón de abundancia varía con la especie (Kareiva 1987, Bach 1988a, Grez 1991). El tamaño de los parches determina su relación perímetro/área (P/A), de modo que, a igual forma, parches más pequeños tienen una mayor relación P/A, con una mayor proporción de plantas en el borde comparados con parches más grandes. Sin embargo, la relación P/A también varía en función de la geometría de los parches (Stamps *et al.* 1987, Collinge 1996, Harper *et al.* 1993). Así, el

tamaño del parche y la relación P/A podrían afectar independientemente a la fauna asociada. De hecho, Forman (1995) sugiere que algunos de los procesos que dan cuenta de las densidades poblacionales podrían ser mejor explicados por la geometría de los parches que por el tamaño. Los estudios previos para evaluar el efecto del tamaño del parche sobre la densidad de herbívoros podrían haber mezclado los efectos de ambas variables, con lo que la interpretación de los resultados podría ser equivocada.

La geometría o forma de los parches de vegetación ha sido una variable poco estudiada (Stamps *et al.* 1987, Harper *et al.* 1993). La geometría también determina la proporción de vegetación que está en el borde de los parches, en estrecha relación con la vegetación circundante. La relación P/A es un buen indicador de cuan expuesto está un parche, y los organismos que lo habitan, a las condiciones externas (Stamps *et al.* 1987). Así, a igual tamaño, parches alargados o más irregulares tienen una relación P/A mayor que parches cuadrados o regulares, lo que a su vez puede determinar procesos tales como inmigración y emigración de organismos y, en consecuencia, la densidad de individuos dentro del parche.

El efecto de la geometría del parche ha sido estudiado empíricamente principalmente en vertebrados (Stamps *et al.* 1987, Harper *et al.* 1993). Por ejemplo, el roedor *Microtus pennsylvanicus*, aumenta su tasa de emigración en parches de vegetación alargados, lo que no necesariamente se ve reflejado en cambios en densidad (Harper *et al.* 1993). En general, la mayoría de los estudios que proponen la importancia de la geometría son teóricos (e.g., Forman 1995, Collinge 1996, Fagan *et al.* 1999).

La geometría de los parches podría ser más importante para las especies que se establecen y usan principalmente los bordes de los parches de vegetación (Hansson 1998). Algunas de las especies que prefieren los bordes de los parches son, por ejemplo, el ave *Tetrao urogallus*, el cual presenta una densidad de huevos superior en los bordes de fragmentos de bosques maduros que en el centro de los mismos (Storch 1991, Andrés 1995). Otras especies como los lepidópteros *Malacosoma disstria* en bosques fragmentados de Norteamérica (Roland 1993) o *Pieris rapae* en agroecosistemas (Root & Kareiva 1984), alcanzan mayores densidades en parches de vegetación con mayor relación P/A debido a la mayor utilización de los bordes.

En esta tesis se evaluó experimentalmente el efecto de la geometría de los parches de vegetación sobre la distribución y abundancia de los lepidópteros *Pieris brassicae* (Pieridae), *Plutella xylostella* (Yponomeutidae = Plutellidae) y *Trichoplusia ni* (Noctuidae) asociados a *Brassica oleracea* (Brassicaceae). Estas especies son muy abundantes en brasicáceas cultivadas (González 1989, Prado 1991) y fueron seleccionadas debido a que presentan algunas características biológicas diferenciales que permiten avanzar algunas predicciones respecto al efecto que sobre ellas tendría la geometría de los parches.

Antecedentes de las especies

Pieris brassicae es especialista en brasicáceas en el estado larval, como adulto se alimenta de néctar en flores de varias familias de plantas (Schoonhoven *et al.* 1998). Presenta un patrón de oviposición agregado, con un número de huevos que puede ser superior a los 100 por postura (Rothschild & Schoonhoven 1977, Davies & Gilbert 1985, le Másurier 1994, Angulo & Jana Sáenz 1980). Las larvas atraviesan por 5 instares, los tres primeros se distribuyen en forma gregaria y los dos instares posteriores tienen una alta capacidad de dispersión e incluso pueden moverse a otras plantas vecinas después que han defoliado la planta inicial o abandonar el parche para pupar (Angulo & Jana Sáenz 1980, Gilbert 1985, Grez 1991, le Másurier 1994). La duración de su ciclo de vida es de 45 días aproximadamente, desde el estado de huevo hasta la emergencia del adulto (Davis & Gilbert 1985). *Pieris brassicae* tiende a ser más abundante en parches pequeños (Grez 1991, Grez & González 1995), de manera similar a *P. rapae*, una especie congénérica para la cual se ha establecido consistentemente este patrón (Cromartie 1975, Jones 1977, Maguire 1984, Root & Kareiva 1984). Las hembras adultas de *P. rapae* hacen un mayor uso de los bordes de los parches, donde oviponen preferencialmente para luego abandonarlos en busca de nuevos parches (Jones 1977, Root & Kareiva 1984).

Plutella xylostella también es especialista en brasicáceas. Las hembras oviponen entre 11 y 180 huevos durante su vida, principalmente en el haz de las hojas y pocas veces sobre tallos y pecíolos. La larva atraviesa por 4 instares y tienen una baja movilidad,

permaneciendo generalmente en la misma planta inicial (Jones 1979, Grez 1991). En regiones templadas este lepidóptero presenta aproximadamente 4 generaciones al año (Lamb 1989, Talekar & Shelton 1993, Idris & Grafius 1996). Su ciclo de vida dura 25 días aproximadamente, desde el estado de huevo hasta la emergencia del adulto (Salinas 1986, Yang *et al.* 1993, Folcia & Bado 1998). La densidad de *P. xylostella* puede aumentar con el tamaño de los parches de *B. oleracea* (Maguire 1983), o ser independiente del tamaño del parche (Grez & González 1995).

Trichoplusia ni es una especie generalista que se establece en más de 40 especies vegetales, entre las que se encuentran alfalfa y brasicáceas (Hoò *et al.* 1984, Landolt 1989). Las hembras ponen de 275 a 350 huevos durante su vida. Las larvas atraviesan 4 a 6 instares, dependiendo de las condiciones ambientales predominantes y presentan una movilidad intermedia a las larvas de las dos especies anteriores (Hoy *et al.* 1989, Bernays & Minkenberg 1997). Su ciclo de vida dura aproximadamente de 30 a 35 días desde el estado de huevo hasta la emergencia del adulto (Shrorey *et al.* 1962, Toba *et al.* 1973, Guzmán *et al.* 1984). No existen antecedentes sobre el efecto del tamaño del parche en la abundancia de *T. ni*.

Hipótesis

Para poner a prueba las siguientes hipótesis se definieron dos formas de parches con relación P/A contrastantes:

1. Si la geometría del parche afecta la abundancia de lepidópteros, entonces parches con relación P/A contrastantes presentarían densidades y/o frecuencia de plantas con lepidópteros diferentes.
2. Si el efecto de la geometría de los parches se debe al uso diferencial de los bordes, entonces la densidad y/o frecuencia de plantas con lepidópteros en los bordes y centros de los parches será también diferente, particularmente en parches con menor relación P/A.
3. Si la geometría de los parches afecta la inmigración de lepidópteros, entonces parches con diferente relación P/A presentarían una colonización de adultos y frecuencia de plantas con huevos diferencial.

De acuerdo con las características biológicas de las especies y su respuesta al tamaño del parche se hacen las siguientes predicciones:

Pieris brassicae:

1. Parches con mayor relación P/A presentarían una mayor densidad y/o frecuencia de plantas con *P. brassicae*.
2. Los bordes de los parches presentarían una mayor densidad y/o frecuencia de plantas con *P. brassicae* que los centros.

Plutella xylostella:

1. Parches con mayor relación P/A presentarían una menor densidad y/o frecuencia de plantas con *P. xylostella*.
2. Los bordes de los parches presentarían una densidad y/o frecuencia de plantas con *P. xylostella* menor que los centros.

Trichoplusia ni:

Dado que *T. ni* es una especie generalista, la geometría de los parches no afectaría su abundancia, por lo tanto, parches con diferente relación P/A presentarían una densidad y/o frecuencia de plantas con *T. ni* similar.

OBJETIVO GENERAL

Evaluar experimentalmente el efecto de la geometría de los parches de *Brassica oleracea* var. *itálica* (brócoli) sobre la distribución y abundancia de juveniles de los lepidópteros *Pieris brassicae*, *Plutella xylostella* y *Trichoplusia ni*.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Determinar la densidad de las tres especies de lepidópteros en parches de *B. oleracea* con diferente geometría (comparaciones entre parches).
2. Comparar las densidades de lepidópteros en los estratos de parches (i.e., borde, centro) con igual geometría (comparaciones intraparche).
3. Comparar la frecuencia de plantas con lepidópteros entre parches con distinta geometría.
4. Comparar la frecuencia de plantas con lepidópteros en los estratos de parches con igual geometría (comparaciones intraparches).
5. Determinar el efecto de la geometría del parche sobre la inmigración de *P. brassicae*, *P. xylostella* y *T. ni*.
6. Caracterizar los parches de vegetación en términos del tamaño de las plantas y las condiciones de temperatura en el borde y centro de los mismos.

MÉTODOS

Este estudio se realizó en el Centro Regional de Investigaciones La Platina, INIA, Santiago, entre noviembre de 1997 y abril de 1998.

Diseño experimental:

Los parches estuvieron formados por plantas de *Brassica oleracea* var. *italica* (brócoli). Esta especie vegetal ha sido el substrato experimental de una serie de estudios relacionados con el efecto de diferentes variables de los parches de vegetación sobre la dispersión y densidad de insectos herbívoros (e.g., Cromartie 1975, Latheef & Ortiz 1983, Root & Kareiva 1984, Fahrig & Paloheimo 1988, Grez & González 1995), lo cual facilita un análisis comparativo.

En el campo se establecieron cuatro bloques, separados a lo menos por 45 m, cada uno conteniendo un parche cuadrado y uno con forma de I. Cada parche consistió en 144 plantas separadas 1 m entre sí. Las formas de ambos parches presentaron una relación P/A contrastante (Fig. 1). En el parche cuadrado, con menor P/A, el 30.6 % de las plantas estuvo en el borde y el 69.4 % restante se ubicaron hasta 5.8 m del borde. En el parche con forma de I, con mayor P/A, el 68.1 % de las plantas estuvo en el borde y el 31.9 % restante se ubicó a 1.8 m del borde.

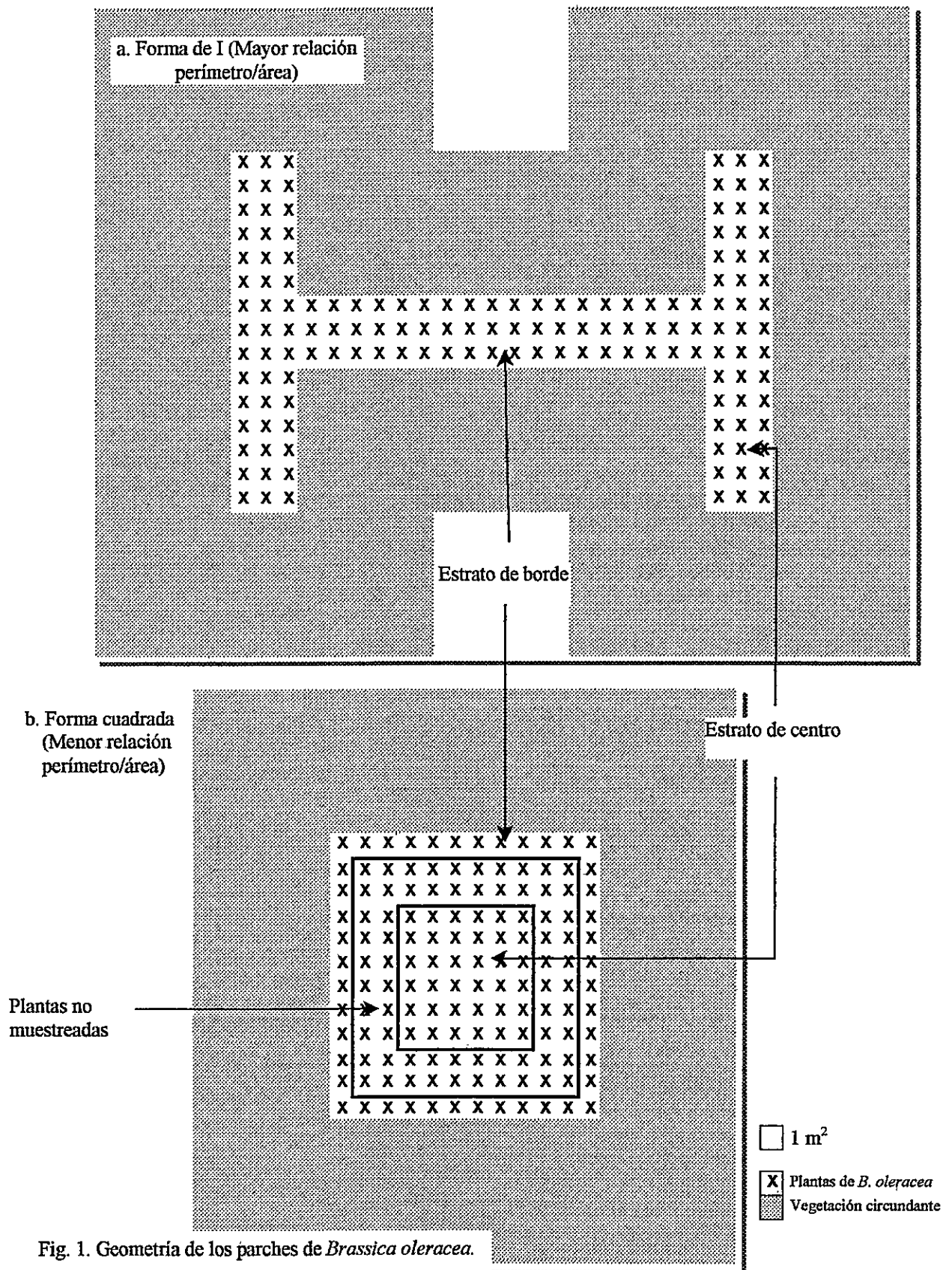


Fig. 1. Geometría de los parches de *Brassica oleracea*.

La vegetación circundante de todos los parches fue alfalfa (*Medicago sativa* L), la cual fue sembrada directamente en campo la primera semana de octubre de 1997, dos meses y medio antes del establecimiento de los parches de *B. oleracea*. La alfalfa tuvo un ancho de seis metros alrededor de todos los parches.

Las plantas de *B. oleracea* se sembraron en invernadero y fueron trasplantadas a los diferentes tipos de parches cuando tenían aproximadamente de 10 a 15 cm de altura, del 7 al 12 de diciembre de 1997. Los parches experimentales fueron desmalezados manualmente en forma periódica y regados cada diez días.

Estratos dentro de los parches

La definición de estratos dentro de cada parche se realizó con el fin de reconocer las diferencias en la distribución de los lepidópteros al interior de un parche por parte de los lepidópteros. Se identificaron dos estratos, el de borde constituido por las plantas ubicadas en la fila más externa del parche y el de centro, constituido por plantas ubicadas internamente, en el parche cuadrado a partir de la cuarta fila del borde (Fig. 1). Los centros de ambos parches son equivalentes conceptualmente como centros geométricos, aunque en el parche con forma de I la proximidad espacial del centro al borde podría determinar que todo el parche fuera percibido como un borde por las especies.

Muestreo

El muestreo de lepidópteros se realizó entre el 20 de diciembre de 1997, una semana después del establecimiento de los parches, y el 3 de abril de 1998. El número de huevos, larvas y pupas de estos lepidópteros presentes en toda la planta se cuantificó cada 10 días. Las pupas de *P. brassicae* no se incluyeron debido a que este herbívoro abandona la planta para pupar en los alrededores (Angulo & Jana Sáenz 1980, le Masurier 1994). El muestreo se hizo sobre el 10% de las plantas de cada estrato, elegidas al azar. Esta información permitió determinar: i) La densidad de las tres especies de lepidópteros en los parches de brócoli, siendo ésta una medida de su abundancia y ii) La proporción de plantas con larvas de los tres herbívoros (presencia – ausencia), lo que permitió reconocer el uso diferencial de las plantas, ampliando la información obtenida a través de la densidad promedio.

Inmigración de lepidópteros

La inmigración de los tres lepidópteros se evaluó, indirectamente, a través de la proporción de plantas con huevos. Para *P. brassicae* se consideraron todas las fechas del muestreo debido a que los adultos no se establecen en el parche sino que llegan desde fuera a oviponer. Para *P. xylostella* y *T. ni* la proporción de plantas con huevos se evaluó por un período de 20 y 30 días, respectivamente, desde el establecimiento de los parches. Este es el tiempo aproximado que demora un individuo en pasar del estado de huevo al de adulto (Shorey *et al.* 1962, Toba *et al.* 1973, Rosario & Cruz 1986, Salinas 1986,

Lamb 1989, Yang *et al.* 1993, Folcia & Bado 1998); las fechas posteriores podrían incluir la presencia de huevos de la segunda generación del mismo parche. Adicionalmente, la inmigración de *P. xylostella* se midió a través de la captura de adultos en trampas ubicadas dentro de los parches al inicio del experimento y por 20 días. Las trampas consistieron en recipientes amarillos de 20 cm de diámetro, los cuales contenían agua y glicerina. Se instaló un total de 16 trampas, dos en cada parche.

Biomasa final de *B. oleracea*:

La biomasa final de las plantas se determinó con el objeto de establecer si la geometría del parche y la ubicación de las plantas dentro del parche afectó su desarrollo, y además para relacionar este factor con la distribución y abundancia de las tres especies de lepidópteros. El 20 % de las plantas de cada parche, elegidas al azar, fueron pesadas en el campo al final del experimento (5 de abril de 1998), incluyendo ejemplares de los diferentes estratos.

Temperatura de los parches

Para evaluar la posible existencia de diferencias abióticas entre los estratos de los parches se tomaron medidas de temperatura en el borde y centro de ellos, que es donde se expresarían las condiciones extremas.

En la última semana del experimento se colocaron 4 termómetros a nivel del suelo en el borde y centro de los parches de un bloque, para medir las temperaturas máxima y mínima (grados centígrados). Los termómetros fueron leídos después de 24 horas, en la mañana, y rotados por los parches de todos los bloques durante 8 días.

Análisis de la información

1. La densidad de lepidópteros se analizó a través de comparaciones en dos niveles: Entre parches y entre estratos de un mismo parche. Se hizo un análisis de varianza para medidas repetidas usando el procedimiento General Lineal Model (GLM) de SAS Institute (1996). El modelo comprendió los efectos principales fecha, geometría, el efecto anidado estrato dentro de geometría y las interacciones de la fecha con los otros factores. Los datos fueron transformados con $\ln(n + 0.5)$ ó raíz cuadrada de $(n + 0.5)$, de acuerdo con una evaluación de los residuales. Para satisfacer el supuesto de esfericidad se usó la P ajustada según Hunh & Feldt (1970). Como prueba *a posteriori* se halló la Diferencia Mínima Significativa (LSD de Fischer), para determinar las diferencias entre los parches en cada fecha.
2. La frecuencia de plantas con larvas de lepidópteros se analizó a través de comparaciones entre parches y entre estratos de cada parche, considerando los mismos factores del análisis de densidad. Se hizo un análisis de varianza para medidas repetidas (SAS Institute 1996). En este caso los datos fueron proporciones, por lo que se transformaron usando $1/\sqrt{(n + 0.5)}$, después de evaluar los residuales.

Para satisfacer el supuesto de esfericidad se usó la P ajustada según Hunh & Feldt (1970).

3. La proporción de plantas con huevos de *P. brassicae*, *P. xylostella* y *T. ni* se analizó a través de un análisis de varianza para medidas repetidas considerando los mismos factores que para los datos de densidad descritos anteriormente. Los adultos de *P. xylostella* capturados en trampas fueron analizados a través de un ANOVA no paramétrico (Kruskal Wallis), debido al bajo número de datos. La variable independiente fue geometría de parches y la dependiente fue adultos capturados. Se usó el programa Systat versión 6.01 (1996).
4. La biomasa de las plantas se analizó a través de un análisis de varianza de dos vías considerando los factores geometría y estrato dentro de geometría en SAS Institute (1996). Los datos fueron transformados con la fórmula $1/n$, con la cual se cumplieron los supuestos de normalidad.
5. Las diferencias de temperatura en el borde y centro de los parches fueron analizadas a través de prueba t de Student en SAS Institute (1996).

RESULTADOS

Densidad de lepidópteros

Pieris brassicae, *P. xylostella* y *T. ni* mostraron diferentes patrones de colonización y abundancia en los parches de vegetación. *Plutella xylostella* fue la especie más temprana y abundante, presentándose desde el primer muestreo, ocho días después del establecimiento de los parches y permaneciendo durante las 12 fechas de muestreo. *Trichoplusia ni* tuvo una abundancia intermedia a la observada en las otras dos especies, colonizando a partir de la tercera fecha de muestreo, 23 días después del establecimiento de los parches. *Pieris brassicae* tuvo la abundancia más baja, presentándose sólo desde la sexta fecha de muestreo, 45 días después (Fig. 2a y 2b).

Densidad de los lepidópteros según geometría de los parches

Pieris brassicae

La densidad de huevos de *P. brassicae* en el parche con forma de I fue significativamente mayor que en el parche cuadrado. Mientras en el primer tipo de parche se encontraron huevos en 5 fechas, en el parche cuadrado sólo se observaron huevos en una ocasión (marzo 3) (Fig. 3a, Tabla 1).

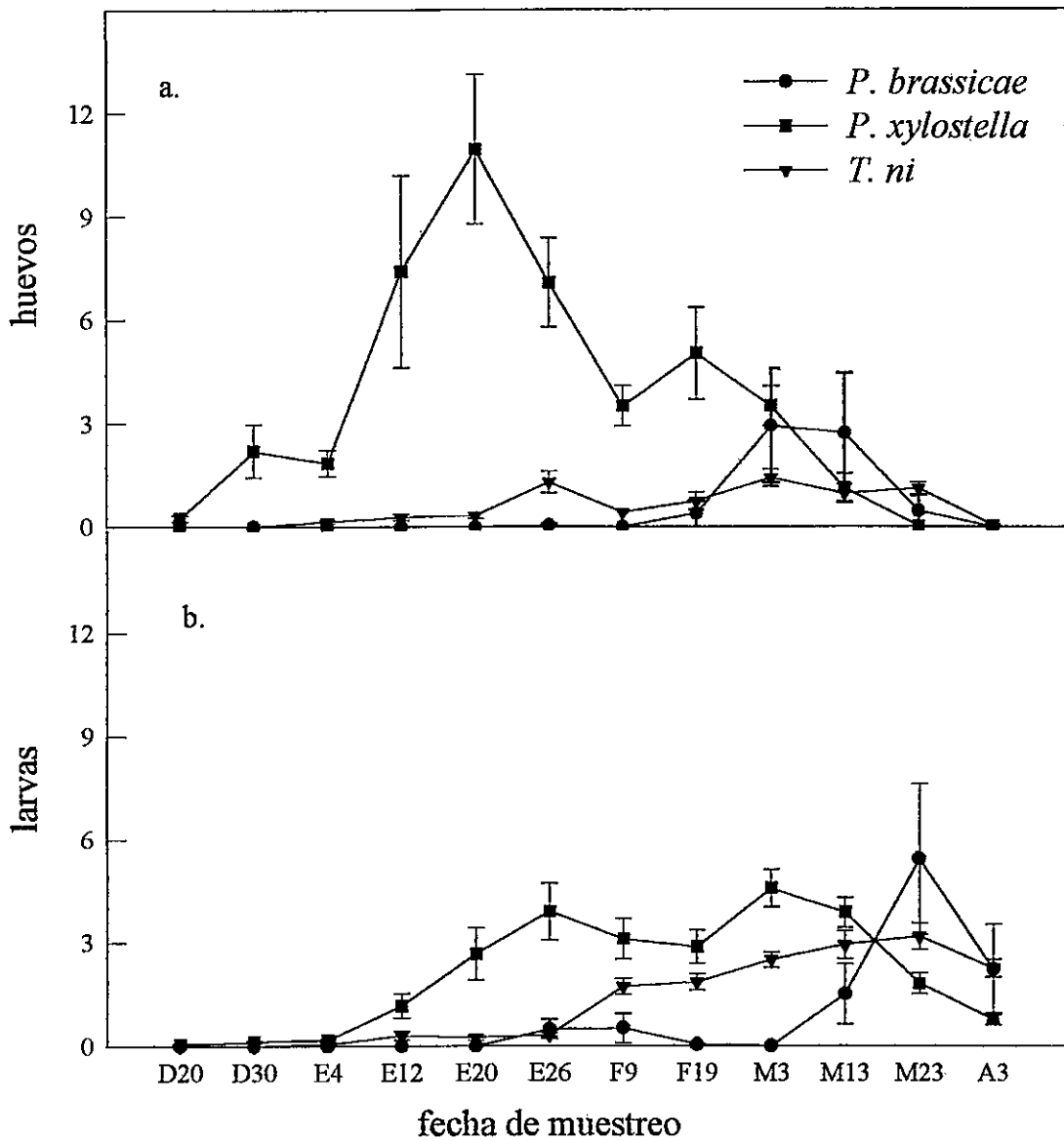
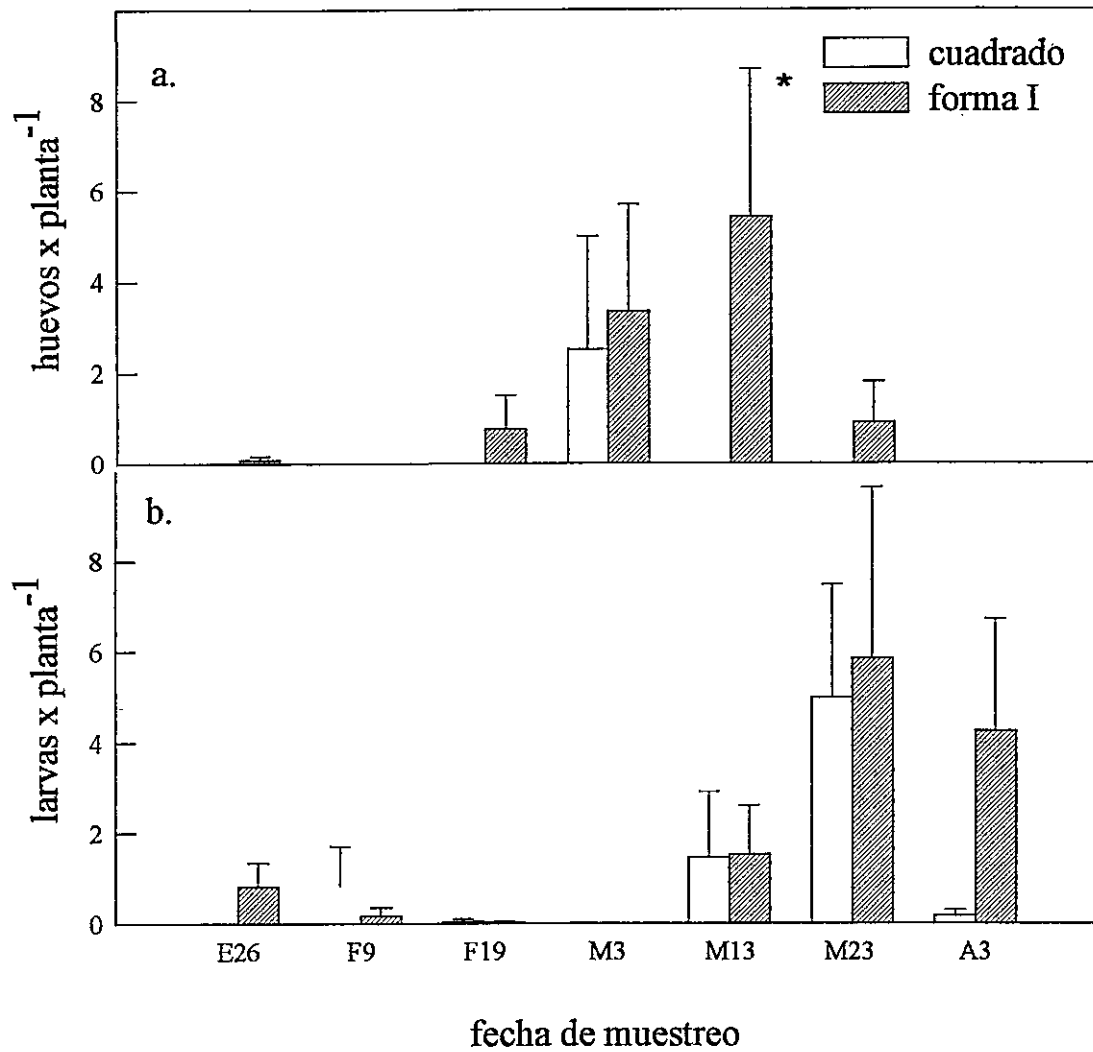


Fig. 2. Abundancia de *P. brassicae*, *P. xylostella* y *T. ni* en parches de *B. oleracea* entre diciembre de 1997 y abril de 1998. a) huevos, b) larvas. ($\bar{x} \pm 1 ee$).



* Diferencia significativa

Fig. 3. Densidad de *P. brassicae* en parches de *B. oleracea* con distinta geometría a) huevos, b) larvas. ($\bar{x} \pm 1 ee$).

La densidad de larvas de *P. brassicae* presentó una tendencia a ser mayor en el parche con forma de I que en el cuadrado, sobre todo hacia finales del experimento ($P = 0.0614$). No hubo interacción entre fecha y forma (Fig. 3b, Tabla 1).

TABLA 1. ANDEVA DE MEDIDAS REPETIDAS PARA LA DENSIDAD DE *P. brassicae* EN PARCHES DE *B. oleracea* CON DIFERENTE GEOMETRIA.

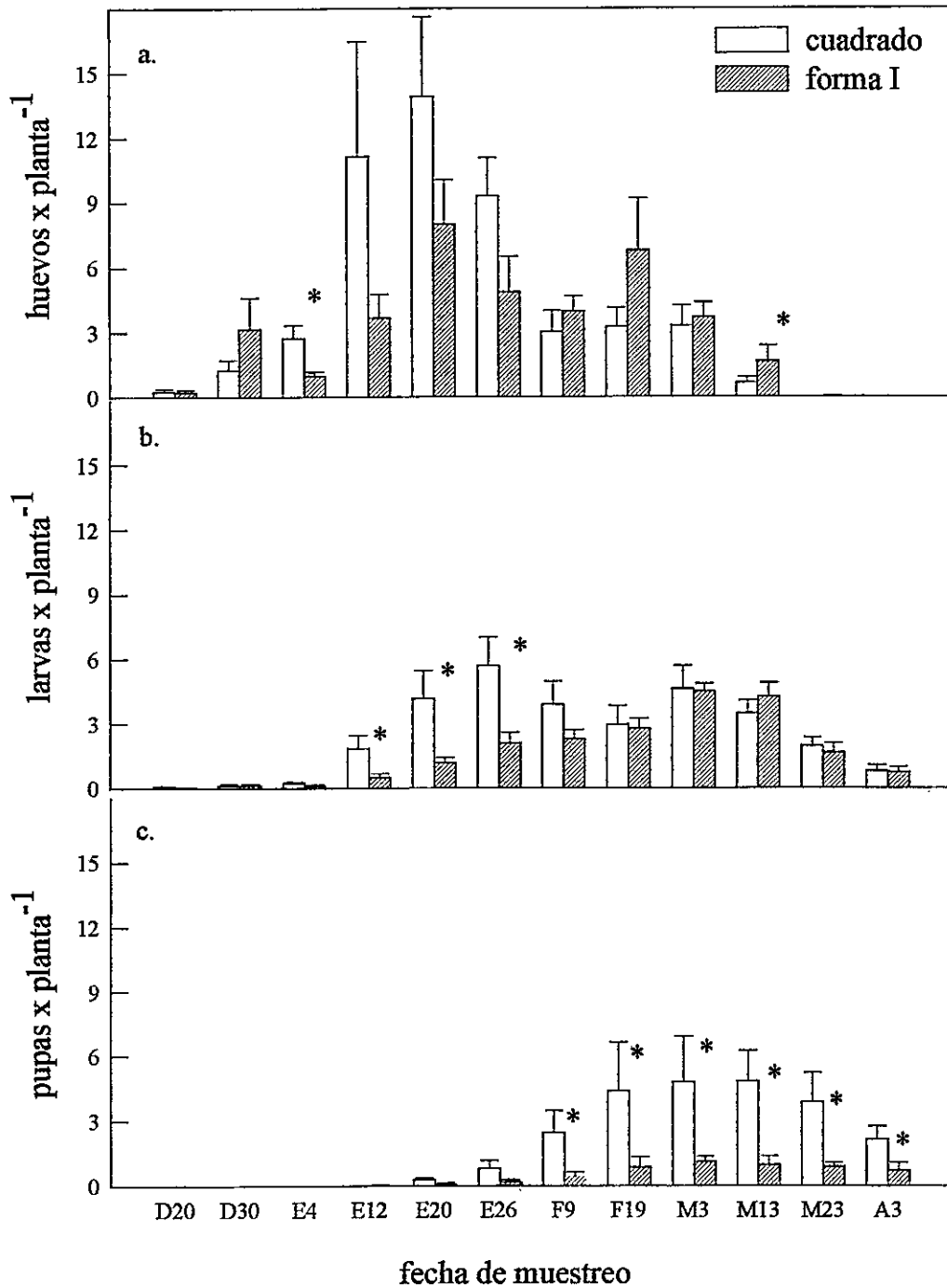
Fuente de Variación	g.l.	C.M.	F	P
HUEVOS				
Geometría	1	0.5894	7.91	0.0157
Estrato(geometría)	1	0.0110	0.35	0.7064
Error	12	0.0074		
Fecha	4	0.1222	1.12	0.3573
Fecha*geometría	4	0.073	0.67	0.6151
Fecha*	4	0.0887	0.81	0.5223
estrato(geometría)				
Error	48	0.1089		
LARVAS				
Geometría	1	0.5673	4.26	0.0614
Estrato(geometría)	1	0.0073	0.7	0.4202
Error	12	0.1323		
Fecha	6	0.5234	4.36	0.0021
Fecha*geometría	6	0.6399	0.71	0.6128
Fecha*	6	0.1156	0.96	0.4472
estrato(geometría)				
Error	72	0.1201		

Plutella xylostella

La densidad de huevos, larvas y pupas de *P. xylostella* en general no fue afectada por la geometría del parche. Sin embargo, la interacción fecha * geometría significativa indica que, en algunas fechas, los tres estadios fueron más densos en parches cuadrados (Fig. 4a, 4b y 4c, Tabla 2). La densidad de huevos fue mayor en el parche cuadrado el 4 de enero pero fue mayor en el parche con forma de I el 23 de marzo (Fig. 4a). La densidad de larvas fue mayor sólo en el parche cuadrado en enero 12, enero 20 y enero 26 (Fig. 4b). La densidad de pupas fue mayor en el parche cuadrado en todas las fechas muestreadas de los meses de febrero, marzo y abril (Fig. 4c).

Trichoplusia ni

La abundancia de huevos, larvas y pupas de *T. ni* nunca fue afectada por la geometría del parche (Fig. 5a, 5b y 5c, Tabla 3).



* Diferencia significativa

Fig. 4. Densidad de *P. xylostella* en parches de *B. oleracea* con distinta geometría. a) huevos, larvas, c) pupas ($\bar{x} \pm 1ee$).

TABLA 2. ANDEVA DE MEDIDAS REPETIDAS PARA LA DENSIDAD DE *P. xylostella* EN PARCHES DE *B. oleracea* CON DIFERENTE GEOMETRIA.

Fuente de Variación	g.l.	C.M.	F	P
HUEVOS				
Geometría	1	0.3660	0.59	0.4557
Estrato(geometría)	1	0.9560	1.55	0.2366
Error	12	0.6160		
Fecha	11	10.0812	19.57	0.0001
Fecha*geometría	11	1.1955	2.32	0.0419
Fecha* estrato(geometría)	11	0.2159	0.42	0.8640
Error	132	0.5153		
LARVAS				
Geometría	1	2.3855	2.35	0.1510
Estrato(geometría)	1	0.5373	0.53	0.4806
Error	12	12.1674		
Fecha	11	9.2750	49.42	0.0001
Fecha*geometría	11	0.4817	2.57	0.0083
Fecha* estrato(geometría)	11	0.2675	1.43	0.1800
Error	132	0.1877		
PUPAS				
Geometría	1	0.0961	0.80	0.3883
Estrato(geometría)	1	0.1918	1.60	0.2300
Error	12	0.1199		
Fecha	10	1.9151	80.70	0.0001
Fecha*geometría	10	0.0555	2.34	0.0406
Fecha* estrato(geometría)	10	0.0201	0.85	0.5381
Error	120	0.02373		

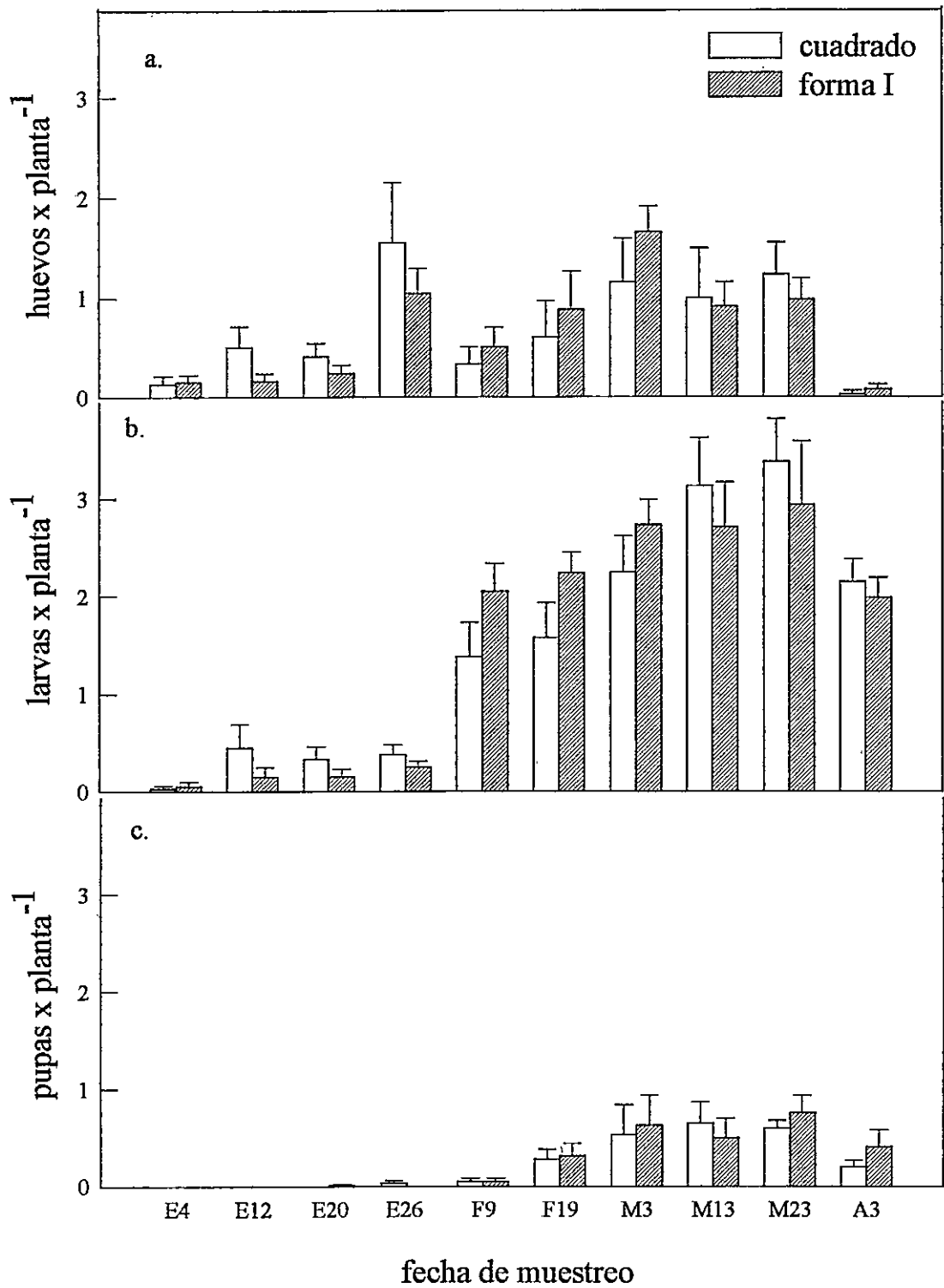


Fig. 5. Densidad de *T. ni* en parches de *B. oleracea* con distinta geometría, a) huevos, b) larvas, c) pupas ($\bar{x} \pm 1 ee$)

TABLA 3. ANDEVA DE MEDIDAS REPETIDAS PARA LA DENSIDAD DE *T. ni* EN PARCHES DE *B. oleracea* CON DIFERENTE GEOMETRIA.

Fuente de Variación	g.L.	C.M.	F	P
HUEVOS				
Geometría	1	0.2793	1.77	0.2084
Estrato(geometría)	1	0.0611	0.39	0.5455
Error	12	0.1580		
Fecha	9	2.3766	7.73	0.0001
Fecha*geometría	9	0.2033	0.66	0.6894
Fecha*	9	0.2551	0.83	0.5563
estrato(geometría)				
Error	108	0.3076		
LARVAS				
Geometría	1	0.0003	0.01	0.9355
Estrato(geometría)	1	0.000	0.00	0.9792
Error	12	0.0504		
Fecha	9	3.1664	37.03	0.0001
fecha*geometría	9	0.1185	1.39	0.2204
Fecha*	9	0.0495	0.58	0.7751
estrato(geometría)				
error	108	0.0855		
PUPAS				
Geometría	1	0.0084	0.31	0.5907
Estrato(geometría)	1	0.0030	0.11	0.7489
Error	12	0.0277		
Fecha	7	0.4629	14	0.0001
fecha*geometría	7	0.0081	0.24	0.9152
Fecha*	7	0.0328	0.99	0.4214
estrato(geometría)				
error	84	0.0331		

Proporción de plantas de *B. oleracea* con lepidópteros

Las larvas de las tres especies de lepidópteros ocuparon las plantas de los parches en proporciones diferentes. *Plutella xylostella* fue muy frecuente, presentándose en gran parte de las plantas de ambos tipos de parche, en algunas fechas llegando a ocupar cerca del 100% de las plantas. *Trichoplusia ni* tuvo una frecuencia intermedia, tal como en el patrón de densidades. *Pieris brassicae* se presentó en un porcentaje de plantas inferior al 40 % en ambos tipos de parche (Fig. 6a, 6b y 6c).

Proporción de plantas con lepidópteros según geometría

Pieris brassicae

En algunas fechas, sobre todo al final del experimento, una mayor proporción de las plantas de *B. oleracea* de parches con forma de I tendieron a presentar larvas de *P. brassicae* en comparación con parches cuadrados ($P= 0.0759$) (Fig. 6a, Tabla 4).

Plutella xylostella* y *Trichoplusia ni

La proporción de plantas con larvas de *P. xylostella* y *T. ni* siempre fue similar en los parches con diferente geometría, lo cual se expresa en el análisis de efectos principales, así como la interacción entre fecha y geometría (Fig. 6b y 6c, Tabla 4).

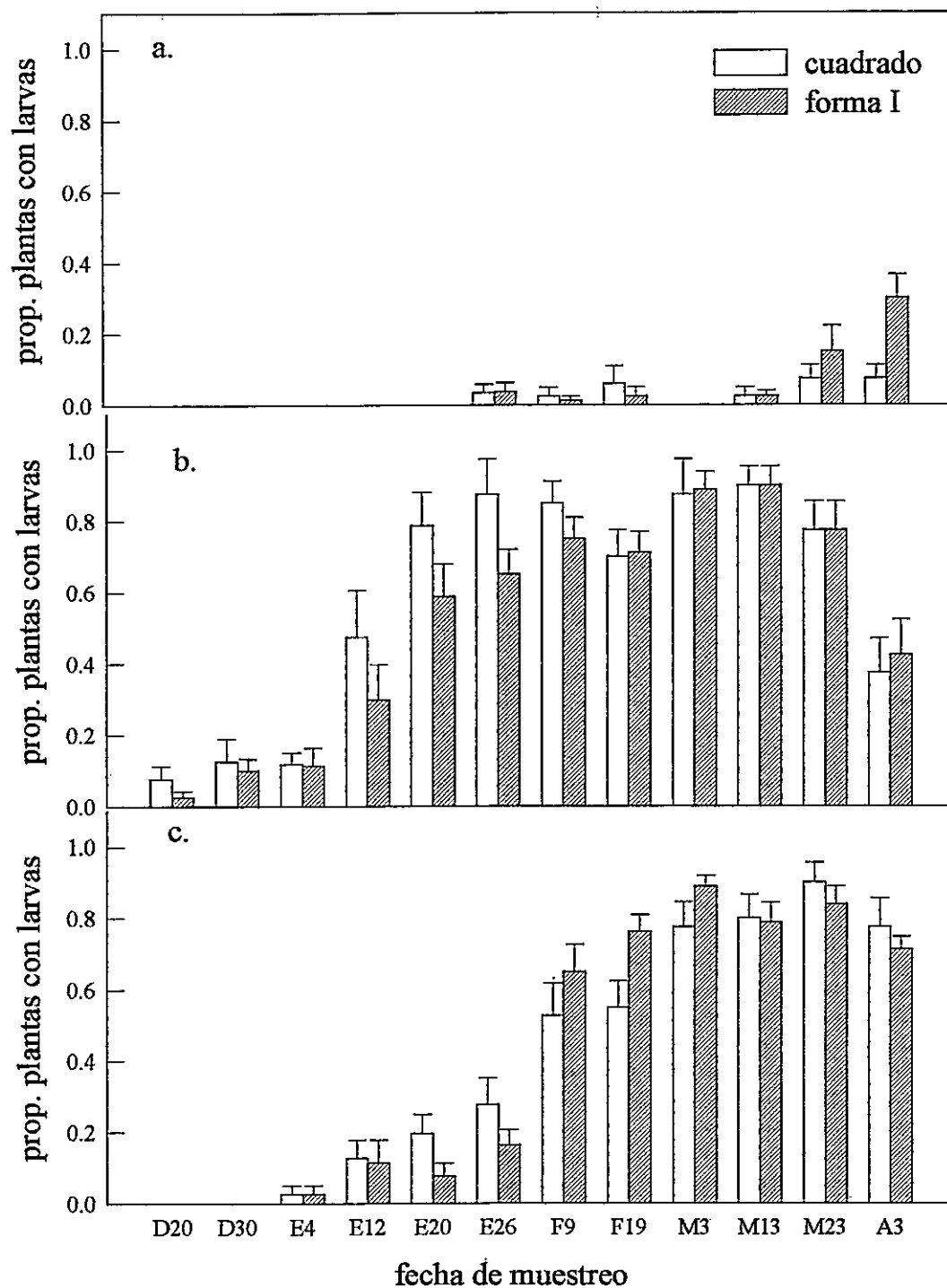


Fig. 6. Proporción de plantas de *B. oleracea* con larvas de lepidópteros en parches con distinta geometría. a) *P. brassicae*, b) *P. xylostella*, c) *T. ni* ($\bar{x} \pm 1ee$).

TABLA 4. ANDEVA DE MEDIDAS REPETIDAS PARA LA PROPORCION DE PLANTAS DE *Brassica oleracea* CON LARVAS DE LEPIDÓPTEROS EN PARCHES CON DIFERENTE GEOMETRIA

Fuente de Variación	g.L	C.M.	F	P
Plantas con <i>P. brassicae</i>				
Geometría	1	0.0920	2.29	0.1557
Estrato(geometría)	1	0.0210	0.52	0.4834
Error	12	0.0412		
Fecha	6	0.2230	6.34	0.0001
Fecha*geometría	6	0.0755	2.15	0.0759
Fecha*estrato(geometría)	6	0.0217	0.62	0.6789
Error	72			
Plantas con <i>P. xylostella</i>				
Geometría	1	0.3425	1.36	0.2660
Estrato(geometría)	1	0.0332	0.13	0.7226
Error	12	0.2516		
Fecha	11	2.0742	48.60	0.0001
Fecha*geometría	11	0.0434	1.02	0.4348
Fecha*geometría(estrato)	11	0.0535	1.26	0.2575
Error	132	0.0427		
Plantas con <i>T. ni</i>				
Geometría	1	0.0133	0.30	0.5917
Estrato(geometría)	1	0.0043	0.33	0.5749
Error	12	0.0146		
Fecha	9	2.3391	57.21	0.0001
Fecha*geometría	9	0.0519	1.27	0.2654
Fecha*geometría(estrato)	9	0.0568	1.39	0.2062
Error	108	0.0409		

Densidad de lepidópteros en estratos de los parches

La densidad de huevos y larvas de *P. brassicae* fue estadísticamente similar en el borde y centro de ambos tipos de parches (Fig. 7a y 7b, Tabla 1). Cabe hacer notar, sin embargo, que las pocas oviposiciones encontradas a lo largo de todo el experimento fueron observadas en el estrato de borde o en las plantas de la fila inmediatamente vecina al borde, en ambos tipos de parches.

Se observa una tendencia consistente de mayor densidad de huevos, larvas y pupas de *P. xylostella* en el centro de ambos parches, sobre todo del parche cuadrado (Fig. 8a y 8b), sin embargo esta tendencia no fue significativa (Tabla 2).

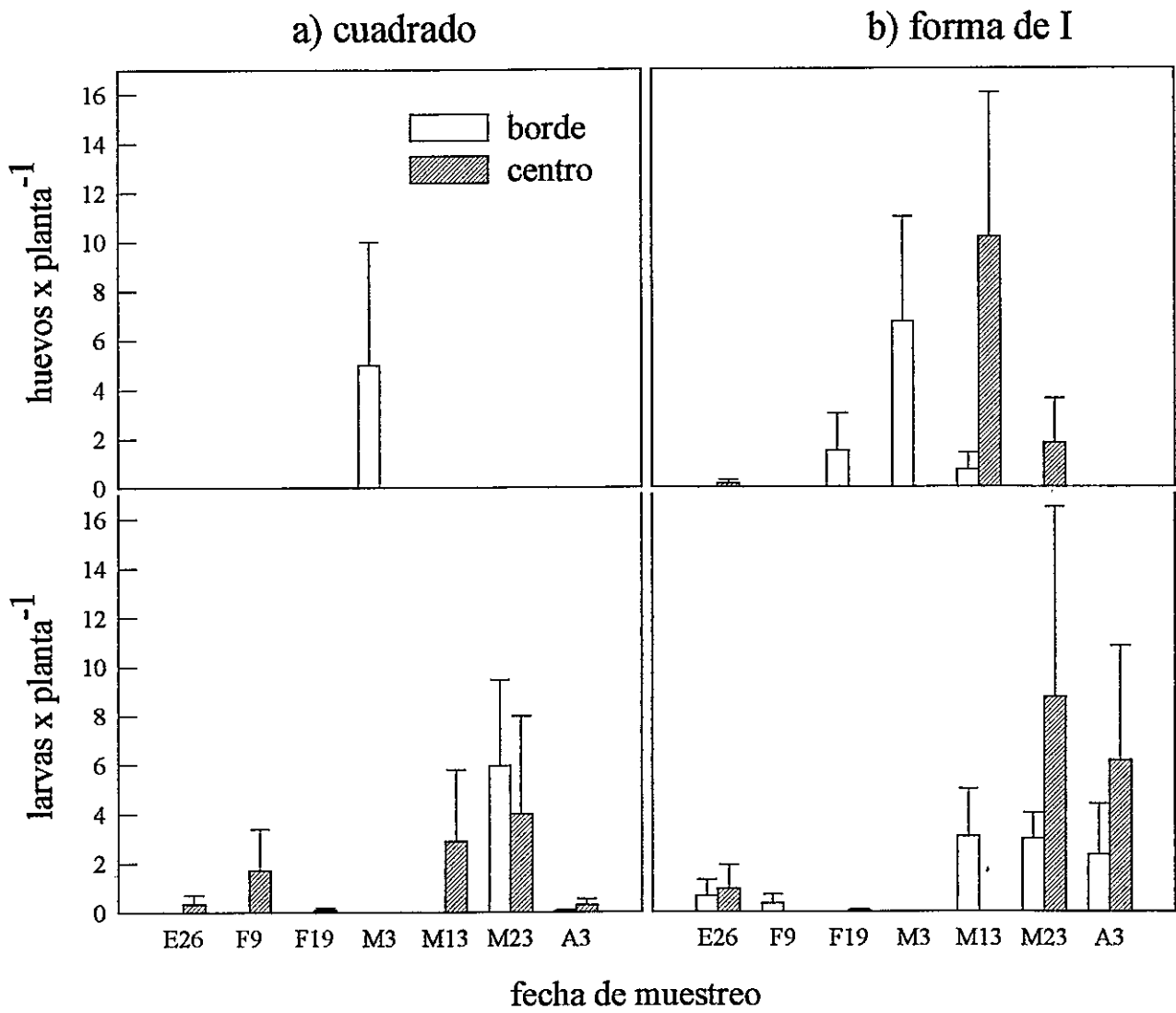


Fig. 7. Densidad de *P. brassicae* en estratos de parches de *B. oleracea* con distinta geometría. a) cuadrado, b) con forma de I. ($\bar{x} \pm 1$ ee).

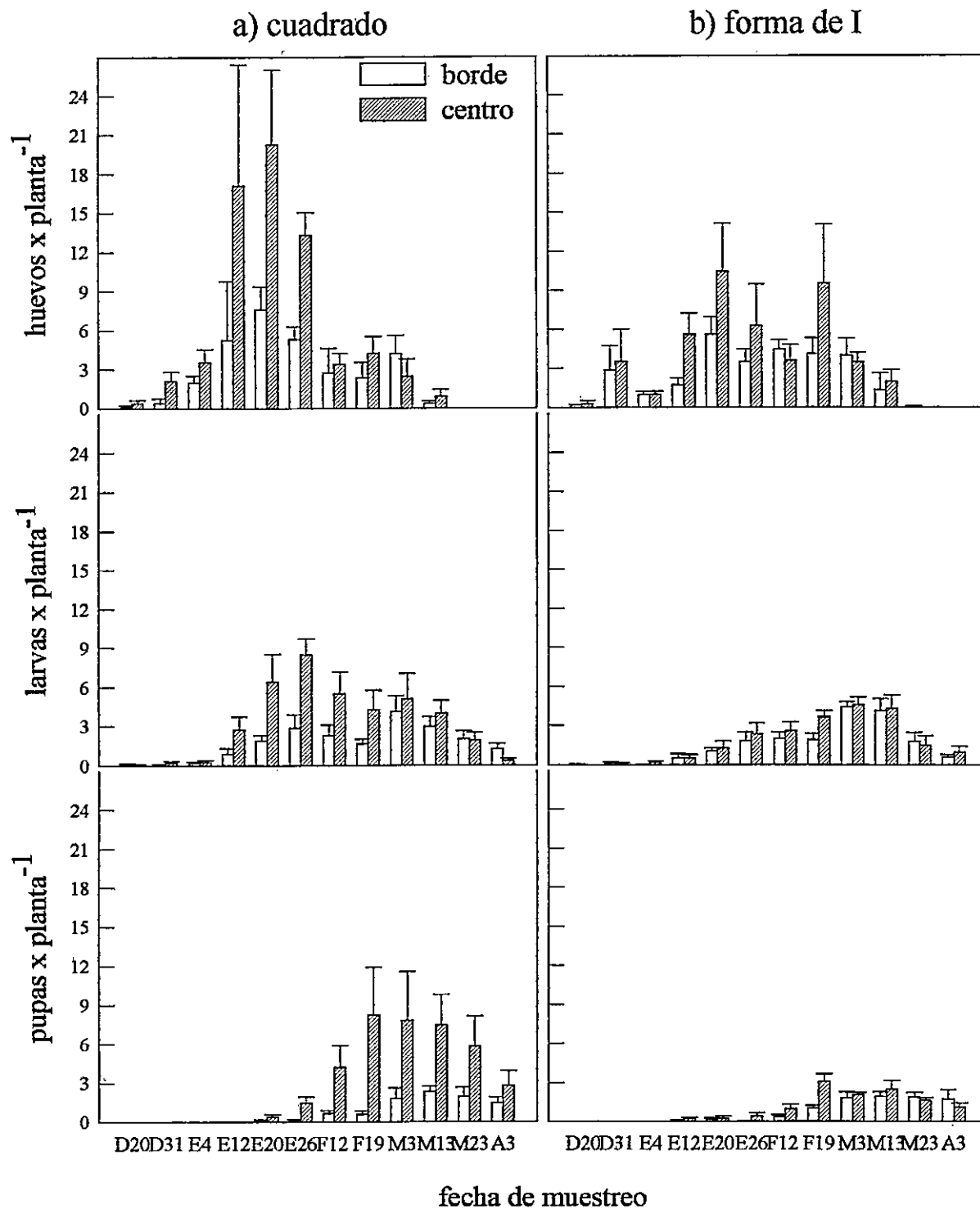


Fig. 8. Densidad de *P. xylostella* en estratos de parches de *B. oleracea* con distinta geometría. a) Parche cuadrado, b) Parche con forma de I. ($\bar{x} \pm 1 ee$).

Proporción de plantas con larvas de lepidópteros según estratos de los parches

Las plantas del borde y centro de los parches cuadrado y con forma de I presentaron larvas de *P. brassicae* y *P. xylostella* en igual proporción (Fig. 9a y 9b, Tabla 4).

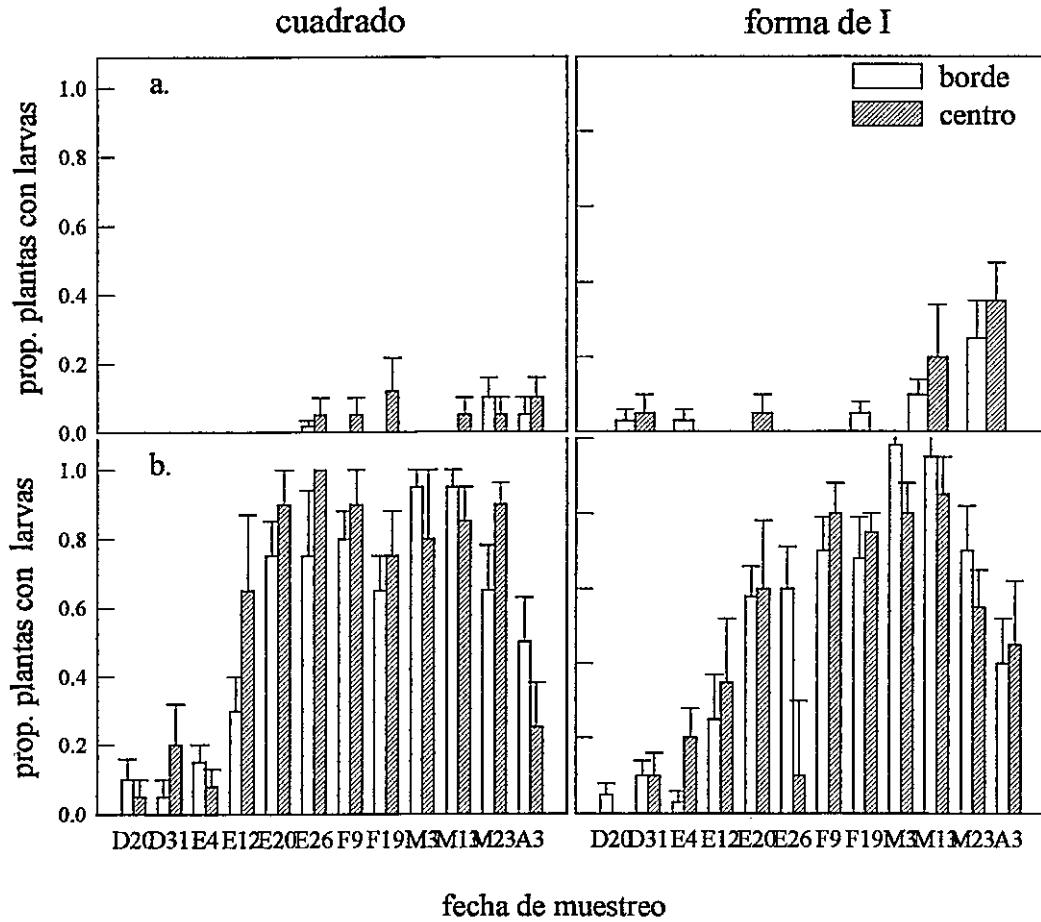


Fig. 9. Proporción de plantas de *B. oleracea* con larvas de lepidópteros en estratos de parches con diferente geometría a) *P. brassicae*, b) *P. xylostella*, ($\bar{x} \pm 1ee$).

Inmigración de lepidópteros

Pieris brassicae

La inmigración de *P. brassicae*, medida indirectamente a través de la proporción de plantas con huevos, fue mayor en el parche con forma de I que en el parche cuadrado (Fig. 10). No hubo un efecto significativo fecha * geometría (Tabla 5).

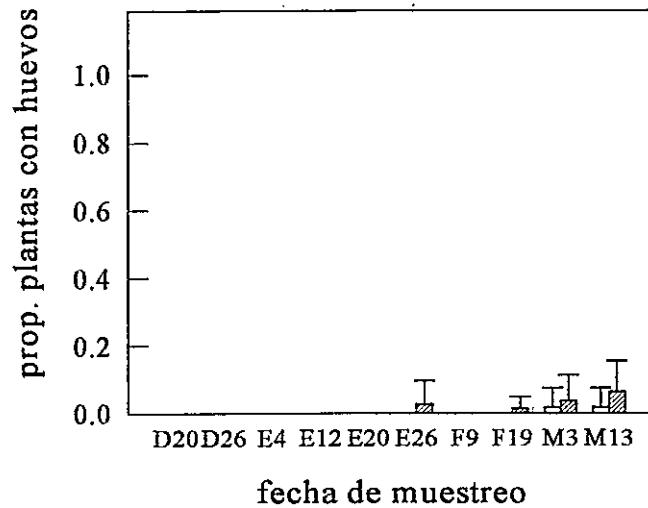


Fig. 10. Proporción de plantas de *B. oleracea* con huevos de *P. brassicae* ($\bar{x} \pm 1 ee$)

Plutella xylostella

La proporción de plantas con huevos de *P. xylostella* fue similar en ambos tipos de parches (Fig. 11a, Tabla 5). Del mismo modo, la captura de adultos de *P. xylostella* en parches de *B. oleracea* con diferente geometría fue similar, en el período del 12 de Diciembre de 1997 a 5 de enero de 1998 (Fig. 11b) (prueba de Kruskal Wallis, $U = 3500$, g.l. = 1, $P = 0.155$).

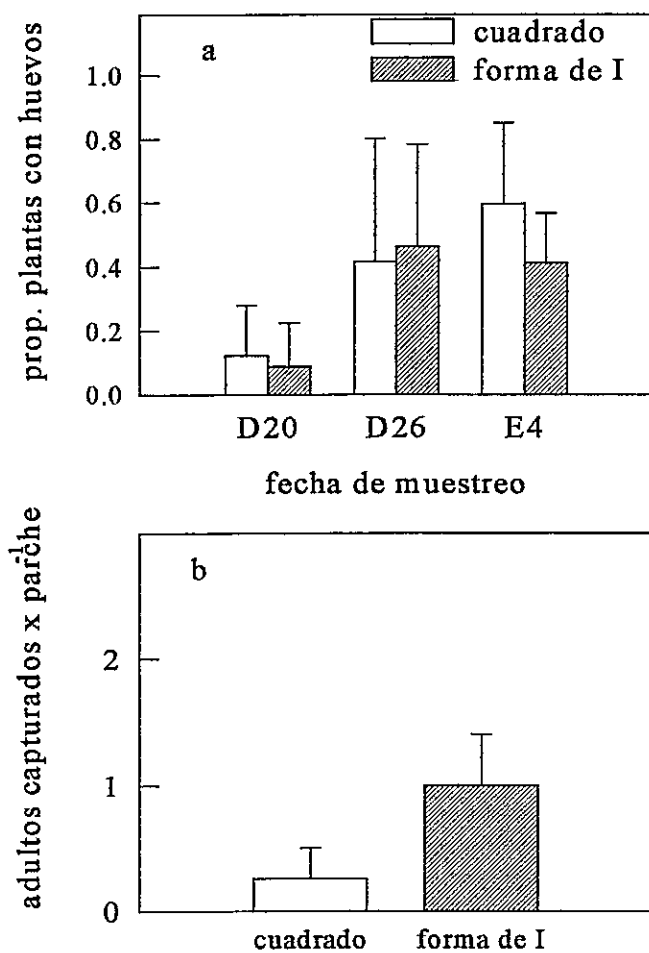


Fig 11. Inmigración de *P. xylostella* a parches de *B. oleracea* a) proporción de plantas con huevos, b) adultos capturados por parche ($\bar{x} \pm 1$ ee)

Trichoplusia ni

La proporción de plantas con huevos de *T. ni* fue similar en ambos tipos de parches (Fig. 12, Tabla 5).

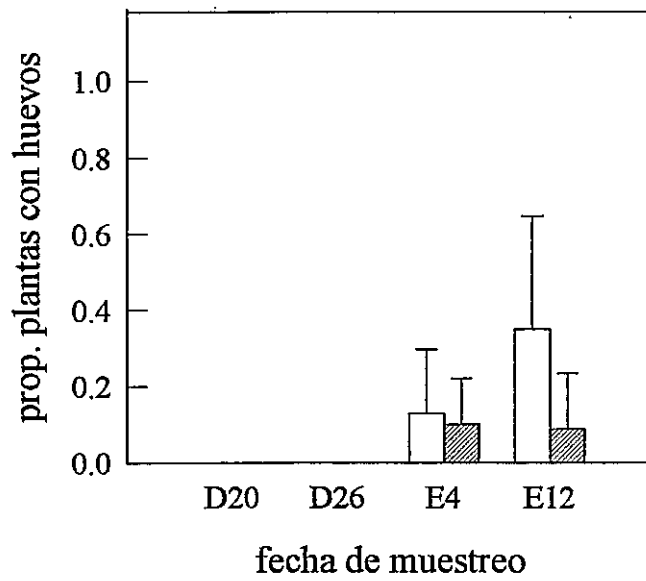


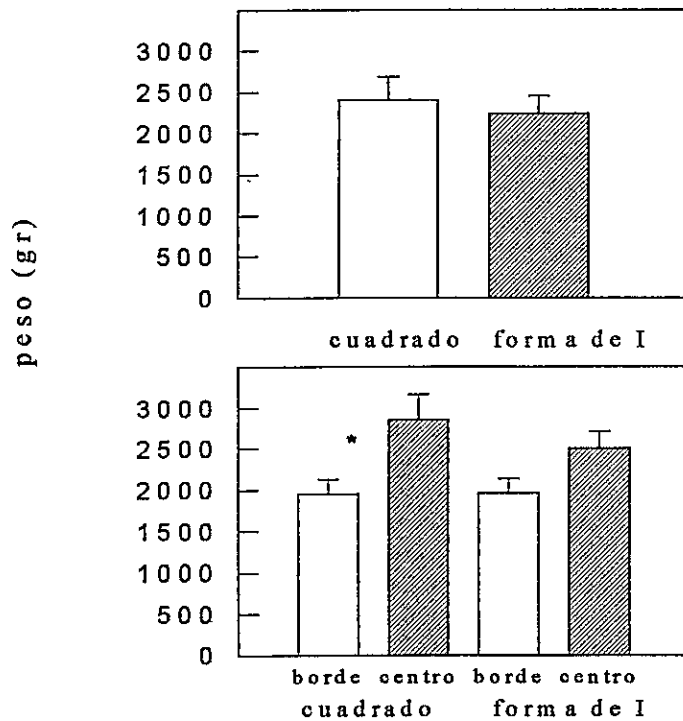
Fig. 12. Proporción de plantas de *B. oleracea* con huevos de *T. ni* ($\bar{x} \pm 1$ ee).

**TABLA 5. ANDEVA DE MEDIDAS REPETIDAS PARA LA
PROPORCION DE PLANTAS CON HUEVOS
DE *P. brassicae*, *P. xylostella* Y *T. ni***

Fuente de Variación	g.l.	C.M.	F	P
<i>P. brassicae</i>				
Geometría	1	0.0794	6.32	0.0272
Estrato(geometría)	1	0.0143	1.14	0.3075
Error	1	0.0126		
Fecha	4	0.0111	0.63	0.6425
Fecha*geometría	4	0.0102	0.56	0.6781
Fecha*estrato(geometría)	4	0.0150	0.85	0.4989
Error	48	0.0176		
<i>P. xylostella</i>				
Geometría	1	0.00767	0.11	0.7466
Estrato(geometría)	1	0.6545	2.13	0.1698
Error	12	0.0701		
Fecha	9	1.2405	15.20	0.0001
Fecha*geometría	9	0.00727	0.89	0.5357
Fecha*estrato(geometría)	9	0.0196	0.24	0.9876
Error	108	0.0816		
<i>T. ni</i>				
Geometría	1	0.0409	0.60	0.4543
Estrato(geometría)	1	0.0052	0.08	0.7864
Error	12	0.0684		
Fecha	9	0.5962	5.93	0.0001
Fecha*geometría	9	0.0792	0.79	0.6203
Fecha*estrato(geometría)	9	0.0739	0.71	0.6887
Error	108	0.1005		

Biomasa final de *B. oleracea*

El peso final de las plantas de *B. oleracea* fue similar en los parches cuadrados y con forma de I; en cambio, el efecto anidado de estrato dentro de forma presentó diferencia significativa ($P = 0.05$). En el parche cuadrado las plantas del borde tuvieron un peso final menor que las plantas del centro, en cambio, en el parche con forma de I las plantas de borde y centro no difirieron en su peso final (Fig. 13, Tabla 6).



*Diferencia significativa

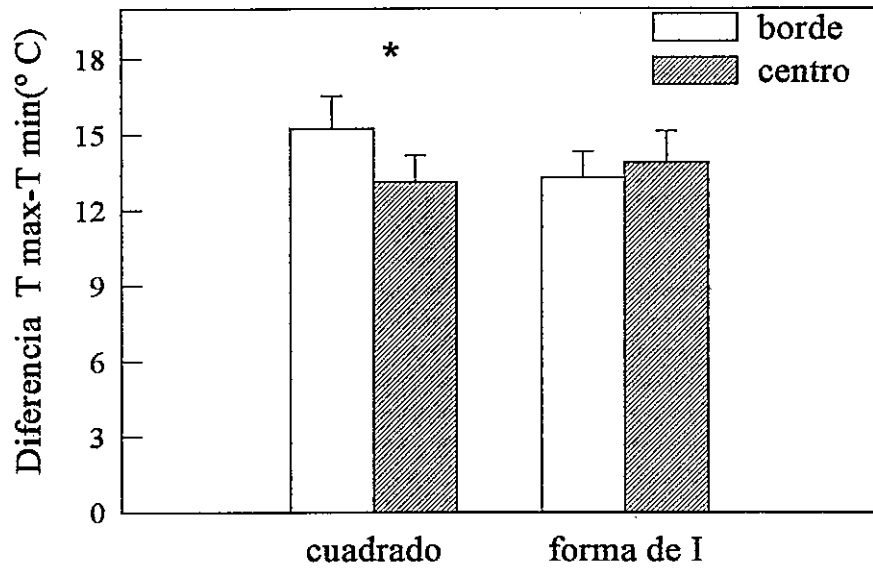
Fig. 13. Peso final de las plantas de *B. oleracea* provenientes de a) parches, b) estratos ($\bar{x} \pm 1ee$)

**TABLA 6. ANDEVA PARA EL PESO FINAL DE LAS PLANTAS DE *B. oleracea*,
PROVENIENTES DE PARCHES CON DIFERENTE GEOMETRÍA**

Fuente de variación	g.L.	CM	F	P
Geometría del parche	1	1.92×10^{-8}	0.06	0.81
Estrato (geometría)	2	6×10^{-8}	3.78	0.05
Error	12	3.2×10^{-7}		

Temperatura de los parches

En el borde de los parches cuadrados se registraron temperaturas máximas y mínimas más extremas que en el centro (prueba *t* de Student $P = 0.0436$). En cambio, en el parche con forma de I las temperaturas máxima y mínima son similares en ambos estratos ($P = 0.1805$, Fig. 14).



* Diferencia significativa

Fig. 14. Diferencias de temperatura (máx - min) en el borde y centro de los parches de *B. oleracea* con distinta geometría ($\bar{x} \pm 1$ ee).

DISCUSION

Este estudio demuestra que la geometría de los parches de vegetación afecta diferencialmente la abundancia de lepidópteros, aunque no necesariamente la distribución de los mismos.

Pieris brassicae presentó mayores abundancias en parches con forma de I, los cuales tienen mayor relación P/A, y por tanto con un mayor porcentaje de plantas en el borde. Este resultado apoya la predicción de esta tesis a nivel de parche. Además, coincide con el patrón encontrado por Grez (1991), quien observó una tendencia de *P. brassicae* a ser más abundante en parches más pequeños, en los cuales también la relación P/A es mayor que en parches más grandes. Este patrón ha sido observado en otras especies de *Pieris* (Cromartie 1975, Maguire 1983). Así, los resultados de los estudios anteriores podrían haberse debido no sólo al efecto del tamaño del parche sino también a su geometría.

La mayor abundancia de *P. brassicae* en parches con forma de I no puede ser explicada por un mayor uso de los bordes de los parches, como se había predicho, puesto que las densidades de huevos y larvas y la proporción de plantas con *P. brassicae* no varió significativamente entre los estratos de los parches. Sin embargo, es importante destacar que las escasas oviposiciones fueron encontradas en el borde del parche cuadrado ($n = 1$ oviposición) o en el borde ($n = 5$ oviposiciones) y en plantas vecinas al borde ($n = 4$ oviposiciones) en el parche con forma de I (i.e., su centro).

La mayor abundancia de *P. brassicae* en los parches con forma de I puede ser explicada por la mayor inmigración de hembras adultas a este tipo de parche. Dichas hembras no sólo depositaron más huevos por planta sino que además ovipusieron en un mayor porcentaje de plantas en estos parches. El patrón de oviposición de este lepidóptero es similar al descrito para *Pieris napi* y *P. rapae*, las que oviponen preferencialmente en plantas aisladas o en parches pequeños debido a que obtendrían ciertas ventajas tales como un menor parasitoidismo o una mejor explotación de recursos aislados (Cromartie 1975, Root & Kareiva 1984, Ohsaki & Sato 1994). Además, el patrón de vuelo de las hembras adultas de *Pieris sp.* las hace más proclives a colonizar y oviponer en parches con mayor relación P/A. En efecto, trabajos empíricos y simulaciones han demostrado que las hembras adultas de *P. rapae* tienden a oviponer más en los bordes debido a que ellas vuelan entre oviposiciones sucesivas y por lo tanto no oviponen en plantas vecinas, pero una vez que abandonan el parche se devuelven a oviponer en las plantas más cercanas (Jones 1977, Root & Kareiva 1984, Fahrig & Paloheimo 1988). Complementariamente, la mayor abundancia de huevos de *P. brassicae* en el parche con forma de I podría ser consecuencia de la tendencia de los adultos de pasar períodos largos en flores de alfalfa, alimentándose. Esta atracción por las flores, también descrita por Schoonhoven *et al.* (1998), habría aumentado la probabilidad de que las hembras llegaran a las plantas de *B. oleracea* más próximas para oviponer, dado que los parches con forma de I están más expuestos, resultaría en una mayor acumulación de visitas en ellos.

Las larvas de *P. brassicae* también tendieron a ser más abundantes en parches con forma de I. Sin embargo, la diferencia en abundancias fueron menos pronunciadas que las observadas en los huevos. Esta menor diferencia podría deberse a que las larvas de *P. brassicae* habrían emigrado relativamente más desde los parches con una mayor relación P/A. En general, las larvas de *P. brassicae* son bastante móviles (Davis & Gilbert 1985, Grez 1991, le Masurier 1994) y dejan la planta hospedera inicial para completar su alimentación en otra planta cercana o para pupar lejos de ella. Sin embargo, estas larvas, así como las de otros piéridos, tienen una baja habilidad para localizar una planta hospedera cuando la distancia es superior a 50 cm. (Jones 1979, Cain *et al.* 1985, le Masurier 1994), de manera que, si la larva abandona el parche de plantas hospederas y entra en otro tipo de vegetación, en este caso alfalfa, ya a una corta distancia del parche le sería poco probable regresar. Esta conducta, unida a que en parches con mayor relación P/A la probabilidad de que las larvas alcancen los bordes y emigren es mayor, habría determinado la menor diferencia en las abundancias de larvas en parches que varían en geometría, en comparación con la observada en el estado de huevos.

En suma, la mayor abundancia y frecuencia de *P. brassicae* en parches con forma de I sería principalmente consecuencia de la mayor oviposición de las hembras allí y, a pesar que a nivel de los últimos instares larvales, la emigración desde este tipo de parches habría sido mayor, ésto no habría sido suficiente para contrarrestar del todo las diferencias en abundancias de *P. brassicae*.

Lo anterior sugiere que la geometría del parche afecta diferentes procesos en las distintas etapas del ciclo de vida de un lepidóptero, procesos que pueden ser compensatorios, diluyendo las diferencias iniciales en abundancia entre parches que varían en geometría: por un lado la inmigración determina una abundancia diferencial de huevos y por otro lado la emigración a nivel de larvas contrarresta dichas diferencias. Por ello, es necesario evaluar el efecto de la geometría del parche sobre todos los estados del ciclo de vida de un insecto.

Contrario a *P. brassicae*, *Plutella xylostella* fue más abundante en parches cuadrados, con menor relación P/A, aunque fue igualmente frecuente. Este patrón de abundancia apoya las predicciones -a nivel de parches- de esta tesis y lo observado por Maguire (1983), quien encontró una densidad de *P. xylostella* mayor en parches grandes, con una menor relación P/A que parches pequeños. Los resultados de Maguire (1983), entonces, podrían haberse debido no sólo al efecto del tamaño del parche sino también a su geometría.

La mayor densidad de *P. xylostella* en parches cuadrados puede ser explicada por diferentes mecanismos. Por un lado, la inmigración de adultos fue similar en parches con diferente geometría, lo que coincide con lo observado por Grez & González (1995), en donde los adultos de *P. xylostella* colonizaron por igual parches de diferente tamaño, con diferente relación P/A. Sin embargo, en esta tesis las hembras provenientes desde afuera de los parches inicialmente pusieron más huevos en las plantas de parches cuadrados. Incluso, en fechas posteriores se observó una tendencia clara a una mayor oviposición en

estos parches, lo que podría explicar, al menos en parte, la mayor densidad de larvas y pupas de *P. xylostella* observadas posteriormente allí.

Además de la mayor oviposición en parches cuadrados, la mayor sobrevivencia de larvas y pupas en este tipo de parches podría ser la causa de sus mayores abundancias allí. En los parches cuadrados, sobre todo en el centro, donde se observaron las menores diferencias entre las temperaturas extremas, las plantas alcanzaron un tamaño mayor que las de los parches con forma de I. En el centro de estos parches la densidad de huevos, larvas y pupas de *P. xylostella* tendió a ser mayor, lo que podría deberse a estas condiciones microclimáticas menos extremas. De hecho, estudios en laboratorio realizados en *Triatoma infestans* (Heteroptera: Reduviidae) apoyan esta idea puesto que, en condiciones de temperatura variable, la sobrevivencia de estos insectos es menor y el tiempo generacional mayor que en condiciones de temperatura constante (Canals *et al.* 1992, Eherenfeld *et al.* 1998).

Las larvas de *P. xylostella* tienen una movilidad baja y generalmente llegan a pupar en el mismo hospedero (Jones 1979, Grez 1991, Grez & González 1995). Así, contrario a *P. brassicae*, en esta especie la emigración a nivel de larvas no sería un factor que explicaría las diferencias de abundancias en parches con diferente geometría. Por lo tanto, la mayor abundancia de *P. xylostella* en parches cuadrados sería principalmente consecuencia de la mayor oviposición y sobrevivencia allí.

Al igual que *P. brassicae*, *P. xylostella* también es especialista en brassicáceas. Sin embargo, ambas especies mostraron un patrón de abundancia opuesto: mientras la primera fue más abundante en parches con forma de I, la segunda lo fue en parches cuadrados. Esto sugiere que además del grado de especialización, otros atributos de historia de vida tales como la necesidad de pupar dentro o fuera del parche, son determinantes del efecto de la geometría sobre los patrones de distribución y abundancia de los insectos.

La abundancia de *Trichoplusia ni* nunca fue afectada por la geometría de los parches de *B. oleracea*, apoyando las predicciones iniciales de esta tesis. Su inmigración, densidad a nivel de huevos larvas, y pupas, y proporción de plantas ocupadas por ella fue similar en ambos tipos de parches.

Las especies generalistas son menos afectadas por las características de los parches de vegetación que las especialistas (Root 1973, Risch 1981, Maguire 1983). Es probable entonces que, dada la condición de generalista de *T. ni*, en comparación con *P. brassicae* y *P. xylostella*, esta especie no percibiera como parche sólo las plantas de *B. oleracea*, sino que su parche incluyera además a las plantas de alfalfa, de las cuales también se alimenta (Hoo *et al.* 1984, Shorey *et al.* 1962). Por lo tanto, los bordes y con ello la geometría de los parches de *B. oleracea* no habría sido percibida de manera diferencial por *T. ni*.

Las larvas de *T. ni* tienen una movilidad baja con relación a *P. brassicae*, pero alta con relación a *P. xylostella*, lo que les permite eventualmente regresar a la planta hospedera si caen de ella, pero generalmente no abandonan su planta inicial (Hoy *et al.* 1989, Bernays & Minkenberg 1997). Lo anterior permite sugerir que en este estudio las larvas no habrían migrado hacia o desde la vegetación circundante. Por lo tanto, la abundancia similar de *T. ni* en parches con diferente geometría se habría debido a ausencia de diferencias en la oviposición de las hembras y en la sobrevivencia de los estados juveniles en los parches.

En síntesis, las respuestas específicas de las especies de lepidópteros a la geometría del parche apoyan las predicciones de abundancia realizadas al inicio de este estudio, pero no necesariamente a nivel de la distribución. *Pieris brassicae* fue más abundante y frecuente en parches con mayor relación P/A, *P. xylostella*, fue más abundante en parches con menor relación P/A y tendió a ser más densa en el estrato mas alejado del borde. *Trichoplusia ni* presentó abundancias y frecuencias similares en los parches con diferente geometría.

Los resultados de esta tesis sugieren que la geometría del parche afecta de manera diferencial a las especies de lepidópteros. El grado de especificidad en la planta hospedera es determinante de sus abundancias, siendo solamente las especies especialistas sensibles a la geometría del parche. Pero, dentro de las especies especialistas no existe una respuesta única a la geometría del parche, siendo ésta dependiente de procesos demográficos tales como inmigración, emigración y

sobrevivencia. La inmigración y sobrevivencia serían determinantes de las abundancias de aquellos lepidópteros que desarrollan todo su ciclo de vida dentro del parche, como *P. xylostella* pero, para especies que requieren en algún momento de su ciclo de vida abandonar el parche, como *P. brassicae*, la emigración sería también determinante.

Esta tesis provee una de las pocas experiencias empíricas del efecto de la geometría de los parches de vegetación sobre las dinámicas de insectos herbívoros asociados a parches de vegetación. Los resultados demuestran que la geometría de los parches es una variable que debe ser considerada independientemente de otras variables tales como el tamaño de los parches. Así, estudios previos en que se han mezclado dichas variables deben ser reconsiderados en función de los resultados obtenidos aquí.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDREN H 1995. Effects of composition on predation rates at habitat edges. En: Mosaic landscapes and ecological processes. Hansson L, L Fahrig & G Merriam (eds.). Chapman & Hall, London. Pp 225-255.
- ANGULO A & C JANA SAENZ 1980. La mariposa blanca de la col en Chile. Bol. Agric. Shell 40: 1-4.
- BACH C 1988a. Effects of host plant patch size on herbivore density: Patterns. Ecology 69: 1090-1102.
- BACH C 1988b. Effects of host plant patch size on herbivore density: Mechanisms. Ecology 69: 1103-1117.
- BACH C & B TABASHNIK 1990. Effects of nonhost plants neighbors on population densities and parasitism rates of the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). Environ. Entomol. 19: 987- 994.
- BERNAYS E & OP MINKENBERG 1997. Insect herbivores: diferent reasons for being a generalist. Ecology 78: 1157- 1169.
- CAIN ML, J ECCLESTON & P KAREIVA 1985. The influence of food plant dispersion on caterpillar searching success. Ecol. Entomol. 10: 1-7.
- CANALS M, P CATTAN, M EHRENFELD & P TORRES 1992. Poblaciones experimentales de *Triatoma infestans*: Efectos de condiciones ambientales variables. Parasitol al Día 16: 72- 77.
- COLL M & D BOTTRELL 1994. Effects of non host plants on an insect herbivore in diverse habitats. Ecology 75: 723- 731.
- COLLINGE S 1996. Ecological consequences of habitat fragmentation: implications for landscape architecture and planning. Landscape Urban Plann. 36: 59-77.
- COLLINGE S & TT FORMAN 1998. A conceptual model of land conversion processes: predictions and evidence a microlandscape experiment with grassland insects. Oikos 82: 66- 84.

- CROMARTIE WJ 1975. The effect of stand size and vegetational background on colonization of cruciferous plants by herbivore insects. *J. Appl. Ecol.* 12: 517-533.
- DAVIES C & N GILBERT 1985. A comparative study of the egg-laying behaviour and larval development of *Pieris rapae* L. and *P. brassicae* L. on some host plants. *Oecologia* 67: 278-281.
- EHRENFELD M, M CANALS & P CATTAN 1998. Population parameters of *Triatoma spinolai* (Heteroptera: Reduviidae). Under different environmental conditions and densities. *J. Med. Entomol.* 35: 740-744.
- FAGAN WF, RS CANTRELL & C COSNER 1999. How habitat edges change species interactions. *Am. Nat.* 153: 165-182.
- FAHRIG L & J PALOHEIMO 1988. Effect of spatial arrangement of habitat patches on local population size. *Ecology* 69: 468-475.
- FOLCIA AM & S BADO 1998. Requerimientos térmicos de larvas y pupas de *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae) en laboratorio. *Rev. Chilena Entomol.* 25: 11-14.
- FORMAN R 1995. Lands mosaics. The ecology of landscapes and regions. Cambridge University press. Pp 113- 142.
- GONZALEZ RH 1989. Insectos y ácaros de importancia agrícola y cuarentenaria en Chile. Basf Chile S.A. Santiago, 310 p.
- GREZ AA 1991. Concentración de recursos: Efecto del tamaño del parche sobre la densidad de insectos herbívoros. Tesis de Magister, Universidad de Chile, Santiago. 102 p.
- GREZ AA & RH GONZÁLEZ 1995. Resource concentration hypothesis: effect of host plant patch size on density of herbivorous insects. *Oecologia* 103: 471-474.
- GUZMAN AM, H BRAVO & JL CARRILLO 1984. Factores que determinan la eficiencia de *Voria ruralis* (Fällen) sobre *Trichoplusia ni* (Hubner), en Chapingo, México. *Agrociencia Chapingo* 57: 163- 177.
- HANSON L 1998. Local hot spots and their edge effects: small mammals in oak- hazel woodland. *Oikos* 81: 55-62.
- HARPER S, E BOLLINGER & G BARRETT 1993. Effects of habitat patch shape on population dynamics of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). *J. Mamm.* 74: 1045-1055.

- HOO S, D COUDRIET & P VAIL 1984. *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae) larval development on wild and cultivated plants. Environ. Entomol. 13: 843-846.
- HOY E C, C McCULLOCH, C SHOEMAKER & A SHELTON 1989. Transition probabilities for *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae on cabbage as a function of microclimate. Environ. Entomol. 18: 187- 194.
- HUYNH H & L FELDT 1970. Conditions under which mean square ratios in repeated measurements designs have exact F- distributions. J. Amer. Statistical Assoc. 65: 1582- 1589.
- IDRIS AB & E GRAFIUS 1996. Effects of wild and cultivated host plants on oviposition, survival, and development of diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) and its parasitoid *Diadegma insulare* (Hymenoptera: Ichneumonidae). Environ. Entomol. 25: 825-833.
- JONES RE 1979. Search behaviour: a study of three caterpillar species. Behavior 60: 237- 269.
- JONES RE 1977. Movement patterns and egg distribution in cabbage butterflies. J. Anim. Ecol. 46: 195- 212.
- KAREIVA P 1983. Influence of vegetation texture on herbivore populations: resource concentration and herbivore movement. En: Denno RF & MS MacClure (eds.), Variable plants and herbivores in natural and managed systems. Academic Press, New York, New York, 259-289.
- KAREIVA P 1985. Finding and losing host plants by *Phyllotreta*: Patch size and surrounding habitat. Ecology 66: 1809-1816.
- KAREIVA P 1987. Habitat fragmentation and the stability of predator - prey interactions. Nature 326: 388-390.
- KOSTAL V & S FINCH 1994. Influence of background on host plant selection and subsequent oviposition by the cabbage root fly (*Delis radicum*). Entomol. Exp. Appl. 70: 153- 163.
- LAMB RJ 1989. Entomology of oilseed *Brassica* crops. Ann. Rev. Entomol. 34: 11-229.
- LANDOLT P 1989. Attraction of the cabbage looper to host plants and host plant odor in the laboratory. Entomol. Exp. Appl. 53: 117-124.

- LATHEEF MA & JH ORTIZ 1983. Influence of companion plants on oviposition of imported cabbageworm, *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae) and cabbage looper, *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae), on collard plants. Canadian Entomol. 11: 1529-1531.
- le MÁSURIER AD 1994. Cost and benefits of egg clustering in *Pieris brassicae*. J. Anim. Ecol. 63: 677- 685.
- MACKAY D 1985. Prealighting search behavior and host plant selection by ovipositing *Euphydryas editha* butterflies. Ecology 66: 142- 151.
- MAGUIRE L 1983. Influence of collard patch size on population densities of lepidopteran pests (Lepidoptera: Pieridae, Plutellidae). Environ. Entomol.: 1415-1419.
- MAGUIRE L 1984. Influence of surrounding plants on densities of *Pieris rapae* (L.) eggs and larvae (Lepidoptera: Pieridae) on collards. Environ. Entomol. 13: 464-468.
- OHSAKI N & Y SATO 1994. Food plant choice of *Pieris* butterflies as a trade-off between parasitoid avoidance and quality of plants. Ecology 75: 59- 68.
- PRADO E 1991. Artropodos y sus enemigos naturales asociados a plantas cultivadas en Chile. Instituto de Investigaciones Agropecuarias Serie Bol. Tec. 169. Santiago, 207 p.
- RISCH SJ 1981. Insect herbivore abundance in tropical monocultures and polycultures: an experimental test of two hypotheses. Ecology 62: 1325-1340.
- ROOT RB 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitat: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). Ecol. Monogr. 43: 95-124.
- ROOT RB & KAREIVA PM 1984. The search for resources by cabbage butterflies (*Pieris rapae*): Ecological consequences and adaptive significance of markovian movements in a patchy environment. Ecology 65: 147-165.
- ROSARIO C & C CRUZ 1986. Life cycle of diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae) in Puerto Rico. J. Agric. Univ. P.R. 70: 229- 234.
- ROTHSCHILD M & LM SCHOONHOVEN 1977. Assessment of egg load by *Pieris brassicae* (Lepidoptera: Pieridae). Nature 266: 352-355.
- SALINAS PJ 1986. Ecología de la polilla del repollo, *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae). II. Ciclo de vida. Turrialba 36: 130- 134.

- SHOREY H, LA ANDRES & RL HALE 1962. The biology of *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae). I. Life history and behavior. Ann. Entomol. Soc. Amer. 55 : 591- 597.
- SCHOONHOVEN LM, T JERMY & JA VAN LOON 1998. Insect – plant biology. From physiology to evolution. Chapman & Hall. London, 409 p.
- STAMPS JA, M BUECHNER & VV KRSHNAN 1987. The effects of edge permeability and habitat geometry on emigration from patches of habitat. Am. Nat. 129: 533- 552.
- STANTON ML 1983. Spatial patterns in plant community and their effects upon insect search. En: Herbivores insects host- sucking behavior and mechanisms. Ahmad S (eds.) Academic Press, New York. New York, 125-157.
- STORCH I 1991. Habitat fragmentation, nest site selection, and nest predation risk in Capercaillie. Ornis Scand. 22: 213-217.
- TALEKAR N & A SHELTON 1993. Biology, ecology and management of the diamondback moth. Annu Rev. Entomol. 38; 275-301.
- TOBA HH, AN KISHABA, R PANGALDAN & PV VAIL 1973. Temperature and the development of the cabbage looper. Ann. Entomol. Soc. Am. 66: 956- 974.
- YANG J, Y CHU & N TALEKAR 1993. Biological studies of *Diadegma seclusum* (Hym., Ichneumonidae), a parasite of diamondback moth. Entomophaga 38: 579-586.