

UCh-FC
MAG-DB
T 172
C. 1

Competencia entre *Myzus persicae* sensu stricto y *Myzus persicae nicotianae*

Tesis

Entregada A La

Universidad De Chile

En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos

Para Optar Al Grado De

Magíster en Ciencias Biológicas con Mención en Ecología y Biología Evolutiva

Facultad De Ciencias

Por

Daniel Tapia Herrera

Enero 2006



Director de Tesis: Dr. Hermann M. Niemeyer



**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 el candidato

Daniel Tapia Herrera

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa de Tesis rendido el día 17 de Marzo, de 2006.

Director de Tesis:





Dr. Hermann M. Niemeyer

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Ramiro O. Bustamante

Dr. Claudio Veloso

Dr. Claudio C. Ramírez


.....

.....

.....

.....





Mi interés por la ciencia comienzan desde muy pequeño y, de forma particular, por la entomología. En mis estudios de pregrado, realizados en la Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, tuve la oportunidad de acercarme a esta disciplina, a través de la cátedra de entomología general impartida, por aquel entonces, por una de las eminencias de la Sociedad Chilena de Entomología, el profesor Haroldo Toro, quien no fue sólo un profesor, sino que un maestro. Además tuve la oportunidad de participar en ayudantías, congresos y otros, lo que a la postre me llevó al ámbito más experimental comenzando así mi participación en el Laboratorio de Química Ecológica de la Universidad de Chile, a cargo del profesor Hermann Niemeyer. Desde ahí he ido forjando mi formación como científico con un perfil más actualizado y riguroso. Por supuesto también motivó mi ingreso al programa de Ecología y Biología Evolutiva, en su grado de magíster, ampliando aun más mi visión científica, y que culmina con la presente tesis.



AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mis agradecimientos al profesor Hermann M. Niemeyer por su incesante apoyo y guía, a Marcela Cordero por la asistencia logística constante y a Eduardo Fuentes Contreras y Cristian Muñoz por su apoyo en terreno y material provisto. También a Daniel Benítez por su importantísima ayuda en el montaje de las colonias y del experimento y a Luis Flores y Ruby Olivares Donoso por sus comentarios y sugerencias.

Finalmente, agradecimientos a FONDECYT por el apoyo económico brindado al desarrollo de esta tesis y a la comisión evaluadora de esta tesis por sus aportes y sugerencias y su espíritu docente y constructivo.



INDICE DE MATERIAS

| | |
|-----------------------------|------|
| AGRADECIMIENTOS..... | iv |
| INDICE DE FIGURAS..... | vi |
| RESUMEN..... | viii |
| ABSTRACT..... | x |
| 1 INTRODUCCION..... | 1 |
| 2 MATERIALES Y METODOS..... | 5 |
| 3 RESULTADOS..... | 8 |
| 4 DISCUSION..... | 20 |
| 5 CONCLUSIONES..... | 23 |
| 6 REFERENCIAS..... | 24 |

5



Índice de Figuras

Página

Figura 1. Esquema experimental donde R_n corresponde a valores sucesivos de crecimiento poblacional determinados a través de la ecuación $N_t = N_0 \times R^t$. 6

Figura 2. Número total de individuos en cada censo de *M. persicae* (puntos blancos) y de *M. p. nicotianae* (puntos negros), en coexistencia, para los números iniciales de áfidos de a) $N_0 = 3$, b) $N_0 = 5$ y c) $N_0 = 7$. Se presentan promedios y barras de dispersión correspondientes al error estándar. 11

Figura 3. Tasa de crecimiento poblacional (R) del áfido *Myzus persicae nicotianae*, para cinco censos a intervalos regulares a lo largo de 25 días, para los números de áfidos iniciales de a) $N_0 = 3$, b) $N_0 = 5$ y c) $N_0 = 7$. Las curvas con los puntos en negro corresponden a las de crecimiento poblacional en monocrianza, mientras que las construidas con los puntos blancos corresponden a la situación en interacción con *Myzus persicae*. Se presentan promedios y barras de dispersión correspondientes al error estándar. 13

Figura 4. Tasa de crecimiento poblacional (R) del áfido *Myzus persicae*, para cinco censos a intervalos regulares a lo largo de 25 días, para números iniciales de áfidos de a) $N_0 = 3$, b) $N_0 = 5$ y c) $N_0 = 7$. Las curvas con los puntos en negro corresponden a las de crecimiento poblacional en monocrianza, mientras que las construidas con los puntos blancos corresponden a la situación en interacción con *Myzus persicae*. Se presentan promedios y barras de dispersión correspondientes al error estándar. 15

Figura 5. Curvas de de Wit de output relativos (R^{rel}) para *Myzus persicae* (puntos en negro) y *Myzus persicae nicotianae* (puntos en blanco), en experimentos de series de reemplazo, para los censos: a) 1, b) 2, c) 3, d) 4 y e) 5. Se presentan promedios y barras de dispersión correspondientes al error estándar. 17

Figura 6. Curvas de crecimiento poblacional para cinco censos a intervalos regulares a lo largo de 25 días para *Myzus persicae* (puntos negros) y *Myzus persicae nicotianae* (puntos blancos), en condición de monocrianza con número de áfidos 18



inicial $N_0 = 10$. Se presentan promedios y barras de dispersión correspondientes al error estándar.

Figura 7. Tasa de crecimiento poblacional de *Myzus persicae nicotianae* después de 15 días, con preinfestación de 30 días con *Myzus persicae* y sin preinfestación. Las letras distintas indican diferencias significativas. Las barras de dispersión correspondientes al error estándar

19



RESUMEN

Las interacciones competitivas en insectos fitófagos han sido descritas como fenómenos frecuentes a nivel comunitario. El áfido *Myzus persicae nicotianae*, subespecie de *M.yzus persicae* especializada en tabaco, presenta un alto desempeño cuando es criado en pimentón, equivalente al que presenta sobre su hospedero óptimo, tabaco, sin embargo no es posible observarlo sobre esta planta en el campo. Ambos áfidos comparten características de historia natural con aquellos insectos con más ocurrencia de fenómenos competitivos, tales como la cercanía filogenética, el ser introducidos, sésiles, agregativos y habitantes de sistemas intervenidos; además presentan un desfase temporal en cuanto a su dispersión y una importante sobreposición de nichos. Se plantea como hipótesis que la mayor habilidad competitiva de *M. persicae* y su llegada y asentamiento más temprano, afectan el acceso de *M. p. nicotianae* a hospederos putativos, tales como pimentón, y su buen desempeño, excluyendo a este último de pimentón. Se realizan experimentos de series de reemplazo, donde se evaluaron a distintos tiempos, tanto desempeño como output relativo de ambas especies, y de desempeño de *M. p. nicotianae* con ocupación previa del recurso por *M. persicae*.

A diferencia de *M. persicae*, la subespecie especializada en tabaco tuvo un desempeño significativamente menor al interactuar con *M. persicae*. Por otra parte, el output relativo fue significativamente mayor para *M. persicae* a

partir del segundo censo. Finalmente, el crecimiento poblacional de *M. p. nicotianae* se ve reducido significativamente cuando la planta está preinfestada por *M. persicae*, la que experimenta cambios significativos en cuanto a su calidad como hospedero. Se observa un fenómeno de competencia asimétrica entre ambas taxa, explicadas mayormente por el mayor desempeño de *M. persicae*, y la ocupación previa del recurso, donde esta última conlleva eventuales cambios en la calidad de la planta como recurso. El presente fenómeno competitivo descrito a nivel de laboratorio parece una explicación plausible de la ausencia de *M. p. nicotianae* sobre pimentón en el campo.

ABSTRACT

Competitive interactions in phytophagous insects have been proposed as frequent phenomenon among communities. The aphid *Myzus persicae nicotianae*, subspecies of *M. persicae* specialised on tobacco, performs as high on sweet pepper as on its optimal host, tobacco, however it is not found on sweet pepper in the field. Both aphids shared natural history features with those insects whose show competitive phenomena more frequently like close related, introduced, sessile, aggregative and living in managed environments; furthermore they show temporal differences on resource arrival and an important niche overlap. We hypothesized that the greater competitive ability and earlier arriving of *M. persicae* affect the access and an adequate performance of *M. p. nicotianae* on potential hosts, such like sweet pepper, excluding it from this host. A replacement series design are performed, evaluating performance and relative output for both species, at different times, and the performance of *M. p. nicotianae* with previous infestation of the resource by *M. persicae*.

In contrast to *M. persicae*, the subspecies specialized in tobacco had a performance significantly lesser while interacting with *M. persicae*. By the other hand, the relative yield was significantly greater for *M. persicae* from the second census. Finally, population growth of *M. p. nicotianae* is significantly reduced

when the plant is pre-infested by *M. persicae*, suffering significant changes in its quality as host. An asymmetric competitive phenomena is observed, may be due to *M. persicae* greater performance and earlier occupation of the resource, which eventually leads to changes in plant quality. The competitive phenomenon here described, at a laboratory level, is a possible explanation for the absence of *M. p. nicotianae* of sweet pepper, in the field.

INTRODUCCION

La competencia, definida en términos generales como una interacción negativa recíproca entre organismos de una misma o de distintas especies y causada por la interferencia de una de ellas sobre la otra, o por la explotación de recursos compartidos limitantes (Begon et al. 1996, Begon et al. 1997, Calow 1999, Chase et al. 2002), ha sido el tema de un extenso debate en cuanto a su importancia en la estructuración de las comunidades (Begon et al. 1997). Aunque la evidencia inicial sugería la ausencia de competencia en insectos fitófagos (e.g. Wise 1981, Strong 1982), o su bajo aporte desde el punto de vista comunitario (Lawton & Strong 1981), una amplia gama de trabajos recopilados por Damman (1993) y Denno et al. (1995) permitieron concluir que la competencia es un factor importante a considerar en los estudios de comunidades de insectos fitófagos. En particular, Denno et al. (1995) generalizan que entre las especies más emparentadas entre si, introducidas, de ambientes manejados, sésiles y agregativas, entre otras características, existe una mayor ocurrencia de fenómenos competitivos interespecíficos.

En los insectos de alimentación floemática, y en particular los áfidos, se han reportado varios casos de competencia (e.g. Inbar et al. 1995, Rochat et al. 1999, Williams et al 1999, Gianoli 2000, Petersen & Hunter 2001, Gonzáles et al. 2002, Hazell et al. 2005). En este tipo de insectos resultan de especial interés los fenómenos "bottom up" que implican un cambio en las

características y en la calidad de la planta hospedero como recurso, resultado de la infestación y herbivoría previa (Denno et al. 2000, Petersen & Hunter 2001, Gonzáles et al. 2002).

Myzus persicae sensu stricto es uno de los áfidos más polípagos descritos (Dixon 1998, Blackman & Eastop 2000). Utiliza como hospedero primario *Prunus* spp. (Rosaceae), y su rango de hospederos secundarios abarca más de 400 especies de plantas en más de 40 familias (Blackman & Eastop 2000). Hace poco más de medio siglo se describió un morfo de *M. persicae* adaptado al tabaco, *Nicotiana tabacum* L. (Solanaceae) (Dominick 1949). Este morfo, ahora propuesto como subespecie de *M. persicae* por Blackman & Eastop (en prensa), y conocido como *M. persicae nicotianae*, en Chile es sólo encontrado en tabaco en condiciones naturales. Sin embargo, Blackman (1987) informa, a nivel de campo, una mayor amplitud de dieta para el hemisferio norte, describiendo a *M. p. nicotianae* sobre otros hospederos tales como *Capsicum* (Solanaceae), *Sesamum* (Pedalidaceae), *Orobanch* (Orobanchaceae), *Brassica* y *Sisybrium* (Brassicaceae). Más aún, estudios de laboratorio (Semtner et al. 1998, Basoalto et al. manuscrito en preparación) demuestran que *M. p. nicotianae* es capaz de reproducirse en especies de al menos cinco familias de plantas, siendo su desempeño en ciertas especies, como por ejemplo pimentón, *Capsicum annum* L., tan bueno como en *N. tabacum*. Esta diferencia importante entre el nicho realizado de *M. p. nicotianae*, reportado en terreno y que corresponde fundamentalmente a *N.*

tabacum, y el nicho fundamental descrito (Semtner et al. 1998, Basoalto et al. manuscrito en preparación), constituye una interesante paradoja.

Interesantemente, *M. p. nicotianae* presenta una sobreposición de nicho casi completa con *M. persicae*; ésto es, todos los hospederos putativos para *M. p. nicotianae* son ocupados por *M. persicae*, con la excepción de *N. tabacum* donde no sobrevive, a pesar de estar disponible para ser colonizado, lo cual supondría una interacción competitiva entre ambas taxa que lleva a la exclusión de *M. p. nicotianae* de los restantes hospederos. Si a ésto se suma el planteamiento teórico de Denno et al. (1995) quienes proponen para aquellas especies con mayor frecuencia de interacciones competitivas interespecíficas, esto es, especies muy emparentadas (una es subespecie de la otra), introducidas (ambas especies son introducidas en Chile, siendo *M. p. nicotianae* muy reciente en cuanto a su introducción, datando ésta de 1998 según Fuentes-Contreras et al. 2000), sésiles (aunque en este caso son más bien de reducida movilidad), agregativas (forman colonias), y pertenecientes a sistemas manejados (diversas hortalizas y tabaco, respectivamente), se puede formular la hipótesis de un fenómeno competitivo que resultaría en la exclusión de *M. p. nicotianae* por *M. persicae* cuando crecen sobre un recurso común. Más aún, Fuentes-Contreras et al. (2004a) reportaron una dispersión más tardía por parte de *M. p. nicotianae* en relación con *M. persicae*, lo que podría traducirse en fenómenos competitivos adicionales debido a una disminución el

la calidad de los recursos o bien a una monopolización temprana de los recursos por parte de *M. persicae*.

Hipótesis 1

La ausencia de *Myzus persicae nicotianae* sobre *Capsicum annuum* en el campo se debe a una interacción competitiva asimétrica con *Myzus persicae* y que lleva a la eventual exclusión de *M. p. nicotianae*.

Hipótesis 2

La ocupación más temprana de *C. annuum* por parte de *M. persicae* hace más asimétrica la competencia, ya sea directamente por la sola precolonización del recurso (pre-emptive space), y/o indirectamente, mediada por cambios en la calidad de la planta (efectos "bottom-up").

Objetivo

La presente tesis evalúa la existencia de competencia entre *M. persicae* y *M. p. nicotianae*, en experimentos de series de reemplazo y el efecto de la precolonización de plantas por *M. persicae* sobre el crecimiento de *M. p. nicotianae*.

MATERIALES Y METODOS

Los áfidos fueron criados en cámaras aisladas, dentro de salas con temperatura y fotoperíodo controlados (21 ± 1 °C; D-N 14-10 horas), sobre plantas de pimentón, *Capsicum annuum* L., por más de tres generaciones.

Para evaluar el efecto de la competencia entre ambas subespecies, se ejecutó un diseño de series de reemplazo (ver Harper 1977, Jolliffe 2000, Williams & McCarthy 2001). Se colonizaron plantas con un total de 10 individuos adultos ápteros, en cinco tratamientos en los que el número de individuos de *M. persicae* y *M. p. nicotianae* fueron 10/0, 7/3, 5/5, 3/7 y 0/10, respectivamente. En los tratamientos con ambas taxa, la colonización fue simultánea. En cada tratamiento se obtuvo cinco valores de tasa de crecimiento poblacional, R , siendo medidas repetidas a lo largo del tiempo, calculada a partir de la ecuación $N_t = N_0 \times R^t$ (Gianoli 2000, Gonzáles et al. 2002). Estos valores de R representaron el output de cada taxa, (equivalente al rendimiento, según nomenclatura para series de reemplazo) para cada período inter-censo (Fig. 1). Además, se incluyeron los controles para cada una de los números iniciales de individuos para cada taxón por separado, determinándose así las

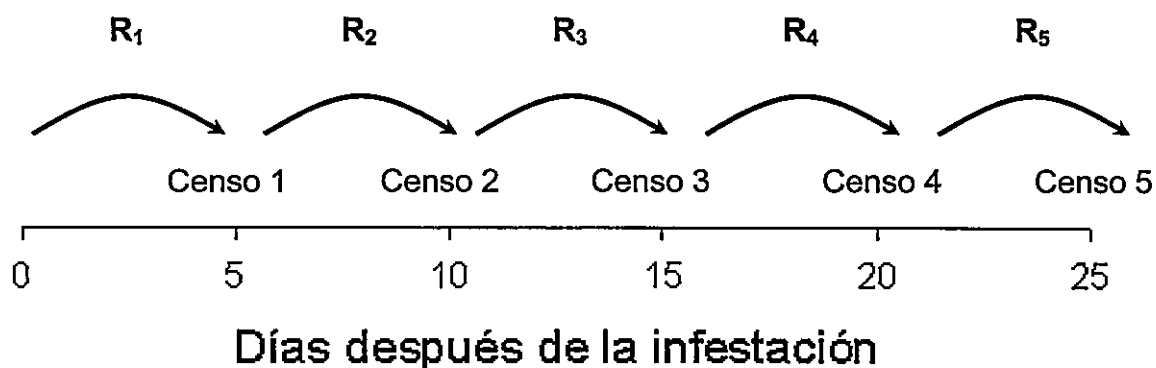


Figura 1. Esquema experimental donde R_n corresponde a valores sucesivos de crecimiento poblacional determinados a través de la ecuación $N_t = N_0 \times R^t$.

curvas de rendimiento en condiciones competitivas y no competitivas. Con el objeto de establecer comparaciones entre niveles intra e intertaxa, se determinó un índice de output relativo, R^{rel} , para cada taxa, en cada ocasión de censo, según la ecuación $R^{rel}_A = R_{AB}/R_A$ (Harper, 1977), donde R_A corresponde al output (o tasa de crecimiento poblacional) del taxón A creciendo solo, mientras que R_{AB} corresponde al output del taxón A coexistiendo con el taxón B. Valores de R^{rel} menores que uno indican que la competencia interespecífica es mayor que la intraespecífica y, por lo tanto, reflejan una menor habilidad competitiva. Para ambos parámetros, R y R^{rel} , las comparaciones, a nivel intra e intertaxa respectivamente, se efectuaron a través de un ANDEVA de dos vías de medidas repetidas, donde los factores correspondieron al estar creciendo solo o en mezcla y al número inicial de individuos de cada taxón, para el caso

del parámetro R, y al taxón y el número inicial para el parámetro R^{rel} , con los censos como las medidas repetidas. Por último, para comparar globalmente los desempeños de cada taxón, se efectuó un ANDEVA simple de medidas repetidas para los valores de R en los tratamientos 10/0 y 0/10. Cada tratamiento fue replicado 12 veces.

Con el fin de evaluar el efecto de una eventual infestación previa por parte de *M. persicae*, se trabajó con plantas de *C. annuum* de aproximadamente 90 días de desarrollo pre-infestadas, inicialmente, con seis adultos ápteros de *M. persicae*, las que fueron infestadas 30 días después de la pre-infestación con *M. persicae*, con tres adultos alados de *M. p. nicotianae*. Se incorporó, además, un control sin preinfestación (N = 15 por tratamiento). Los individuos de *M. persicae* fueron mantenidos en la planta incluso después de la infestación con *M. p. nicotianae*, con el fin de mantener el máximo de realismo en el sistema. Al cabo de 15 días, se contó el total de individuos de *M. p. nicotianae*, comparándose las tasas de crecimiento poblacional, R, entre tratamiento y control a través de una prueba de U de Mann-Whitney

Para ambos experimentos se trabajó en salas bajo las mismas condiciones mencionadas para la crianza, con cada planta aislada individualmente por cilindros de mica y cubierta de tul, dispuestas al azar al interior de la sala. Por otro lado, los áfidos fueron dispuestos aleatoriamente sobre las plantas, en todos los experimentos.

RESULTADOS

Se encontraron diferencias significativas para los valores de tasa de crecimiento poblacional (R) en *Myzus persicae nicotianae* entre las condiciones de coexistencia con *Myzus persicae* y de monocrianza ($F = 34,56$; $gl = 1, 54$; $P \ll 0,001$). Los valores de R fueron cambiando a lo largo del tiempo ($F = 215,18$; $gl = 4, 216$; $P \ll 0,001$), siendo significativas también las interacciones tratamiento-número inicial de áfidos ($F = 3,74$; $gl = 2, 54$; $P = 0,03$) y tratamiento-tiempo ($F = 17,57$; $gl = 4, 216$; $P \ll 0,001$) (Fig. 3). Para *M. persicae* los valores de R fueron cambiando a lo largo del tiempo ($F = 243,61$; $gl = 4, 216$; $P \ll 0,001$), no encontrándose diferencias significativas entre tratamientos ($F = 3,25$; $gl = 1, 54$; $P = 0,08$), aunque sí en la interacción tratamiento-tiempo ($F = 5,42$; $gl = 4, 216$; $P \ll 0,001$) (Fig. 4).

Se encontraron diferencias significativas en los output relativos (R^{rel}) entre ambos taxones ($F = 144,2$; $gl = 1, 54$; $P \ll 0,001$). Los valores de R^{rel} variaron significativamente en el tiempo ($F = 16,46$; $gl = 4, 216$; $P \ll 0,001$). Adicionalmente, se encontraron diferencias significativas en las interacciones taxón-número inicial de áfidos ($F = 3,33$; $gl = 2, 54$; $P = 0,04$) y taxón-tiempo ($F = 19,95$; $gl = 4, 216$; $P \ll 0,001$) (Fig. 5).

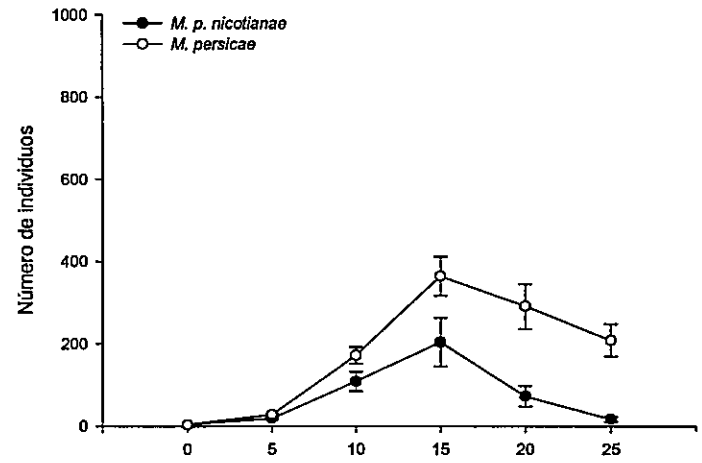
Se encontraron diferencias significativas entre los desempeños de ambos taxones creciendo solos con un número inicial de individuos de 10 ($F =$

20,56; $gl = 1, 22$; $P \ll 0,001$), con un decremento significativo a lo largo del tiempo para ambas ($F = 141,08$; $gl = 4, 88$; $P \ll 0,001$) (Fig. 6).

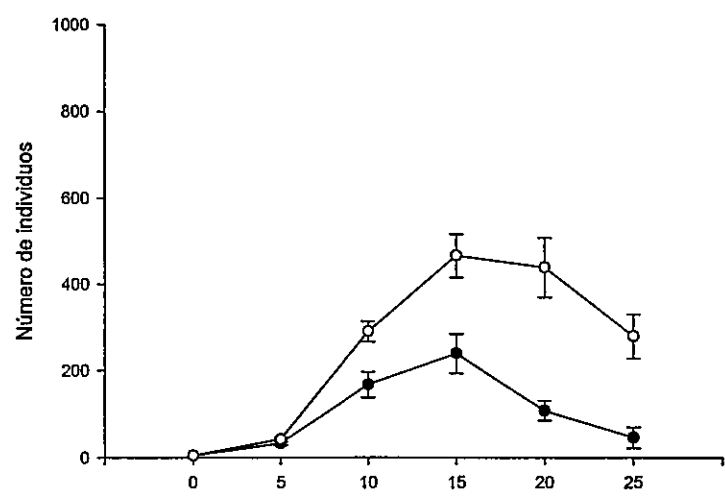
La infestación previa por parte de *M. persicae* redujo significativamente la tasa de crecimiento poblacional de *M. p. nicotianae* ($U = 16$; $P \ll 0,001$) (Fig. 7).

Figura 2

a)



b)



c)

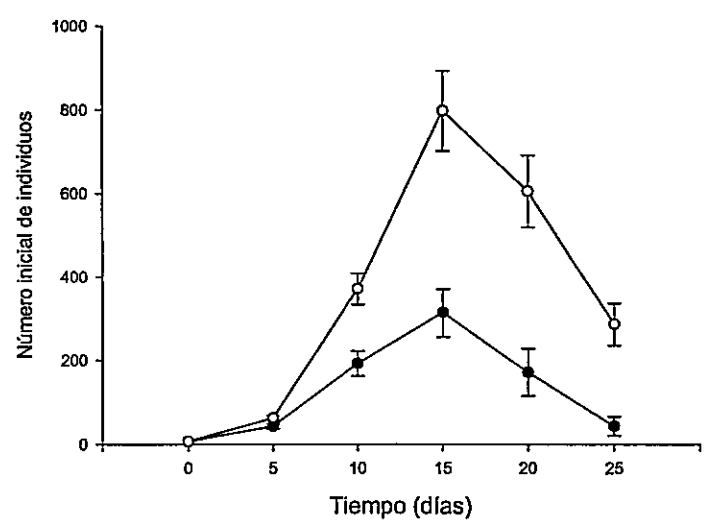
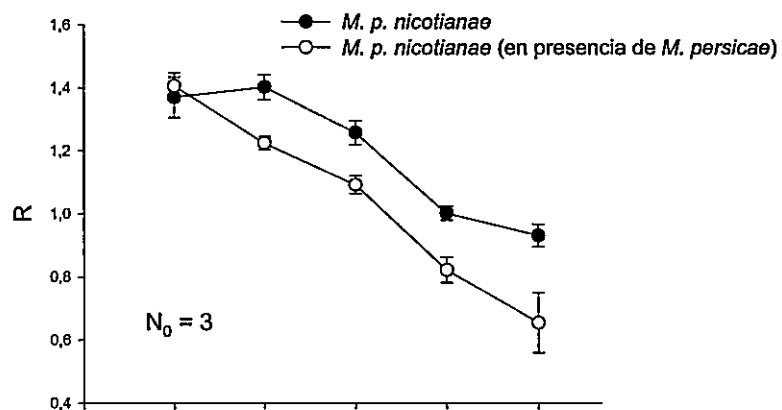
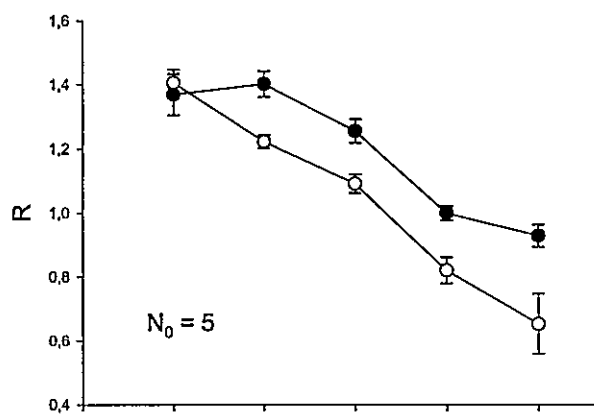


Figura 2. Número de individuos totales en cada censo de *M. persicae* (puntos blancos) y de *M. p. nicotianae* (puntos negros), en coexistencia, para los números de áfidos iniciales de a) $N_0 = 3$, b) $N_0 = 5$ y c) $N_0 = 7$. Se presentan promedios y barras de dispersión correspondientes al error estándar.

Figura 3 a)



b)



c)

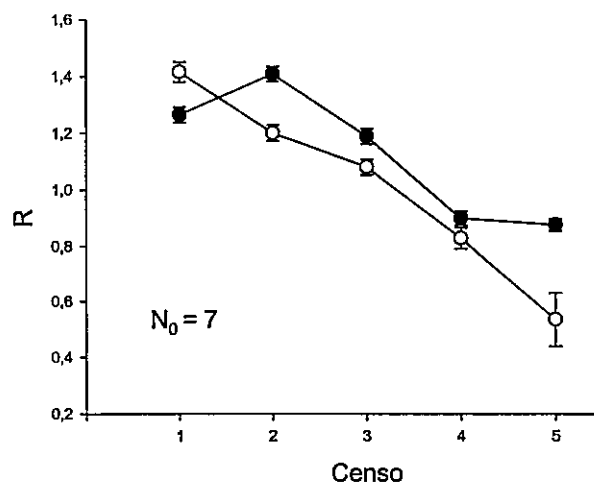
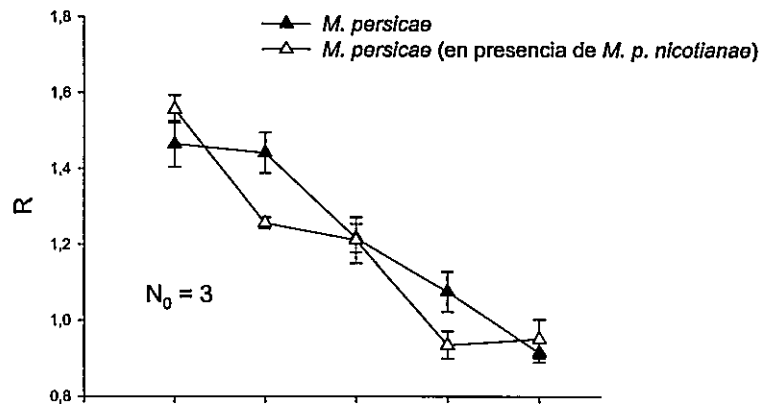
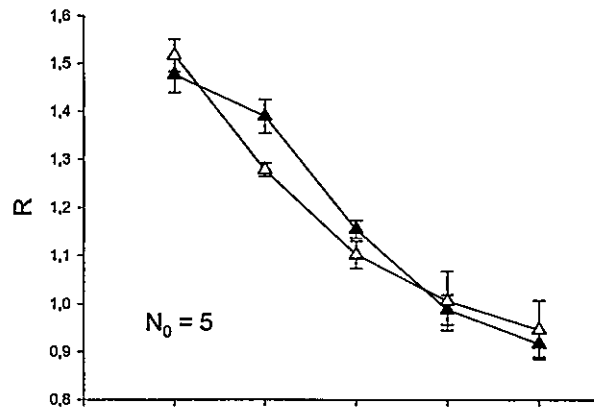


Figura 3. Tasa de crecimiento poblacional (R) del áfido *Myzus persicae nicotianae*, para cinco censos a intervalos regulares a lo largo de 25 días, para los números de áfidos iniciales de a) $N_0 = 3$, b) $N_0 = 5$ y c) $N_0 = 7$. Las curvas con los puntos en negro corresponden a las de crecimiento poblacional en monocrianza, mientras que las construidas con los puntos blancos corresponden a la situación en interacción con *Myzus persicae*. Se presentan promedios y barras de dispersión correspondientes al error estándar.

Figura 4 a)



b)



c)

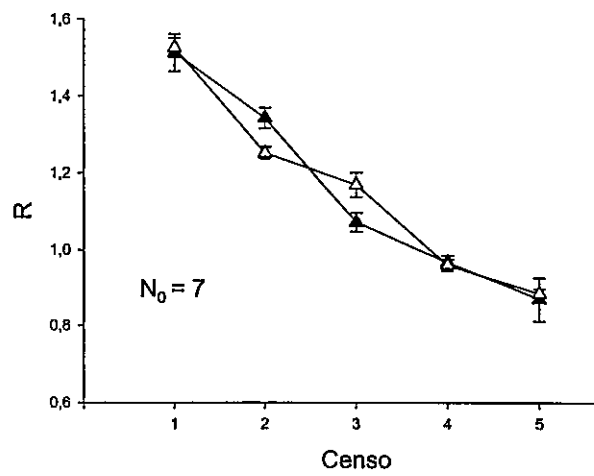


Figura 4. Tasa de crecimiento poblacional (R) del áfido *Myzus persicae*, para cinco censos a intervalos regulares a lo largo de 25 días, para números iniciales de áfidos de a) $N_0 = 3$, b) $N_0 = 5$ y c) $N_0 = 7$. Las curvas con los puntos en negro corresponden a las de crecimiento poblacional en monocrianza, mientras que las construidas con los puntos blancos corresponden a la situación en interacción con *Myzus persicae*. Se presentan promedios y barras de dispersión correspondientes al error estándar.

Figura 5

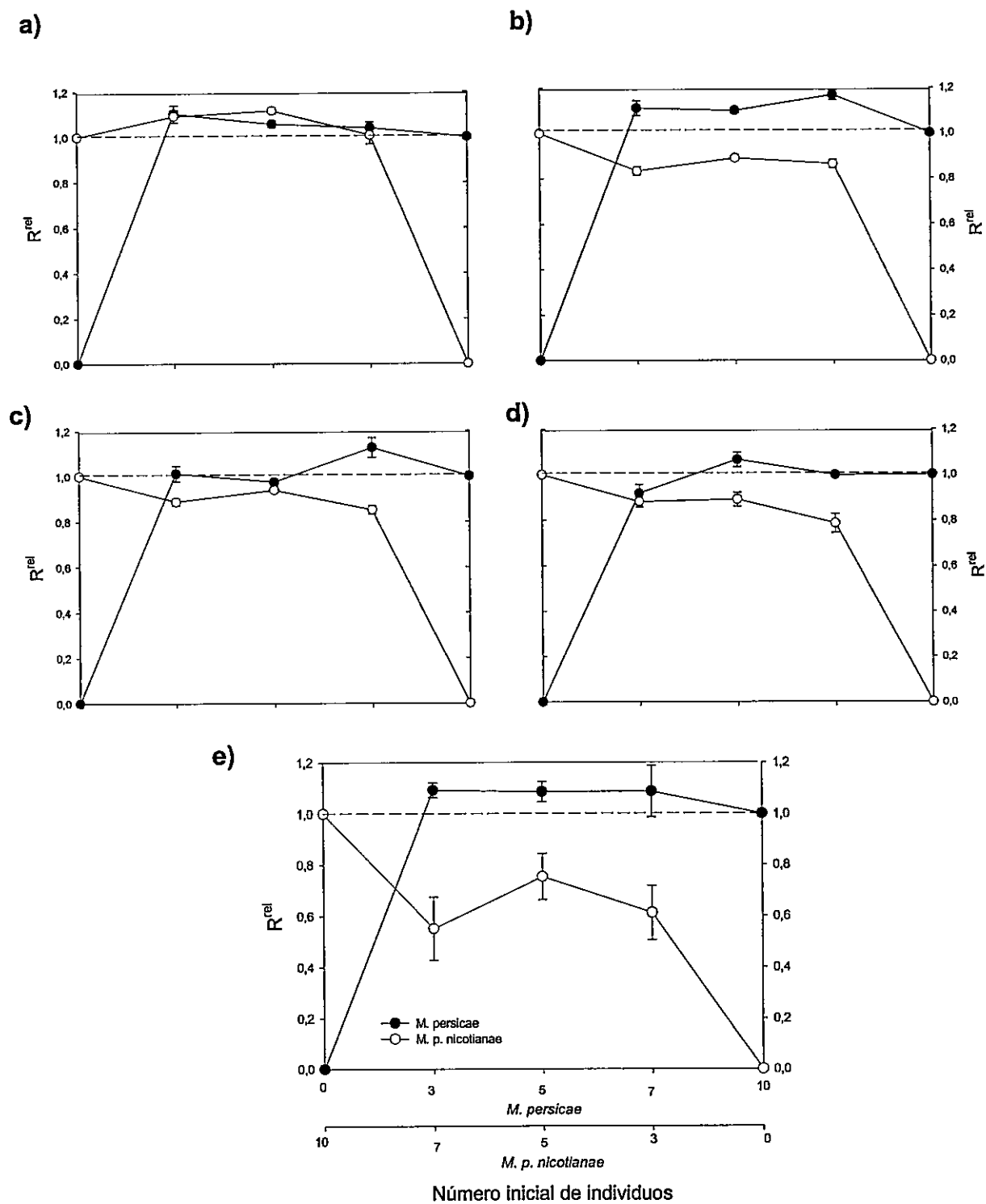


Figura 5. Curvas de de Wit de output relativos (R^{rel}) para *Myzus persicae* (puntos en negro) y *Myzus persicae nicotianae* (puntos en blanco), en experimentos de series de reemplazo, para los censos: a) 1, b) 2, c) 3, d) 4 y e) 5. Se presentan promedios y barras de dispersión correspondientes al error estándar.

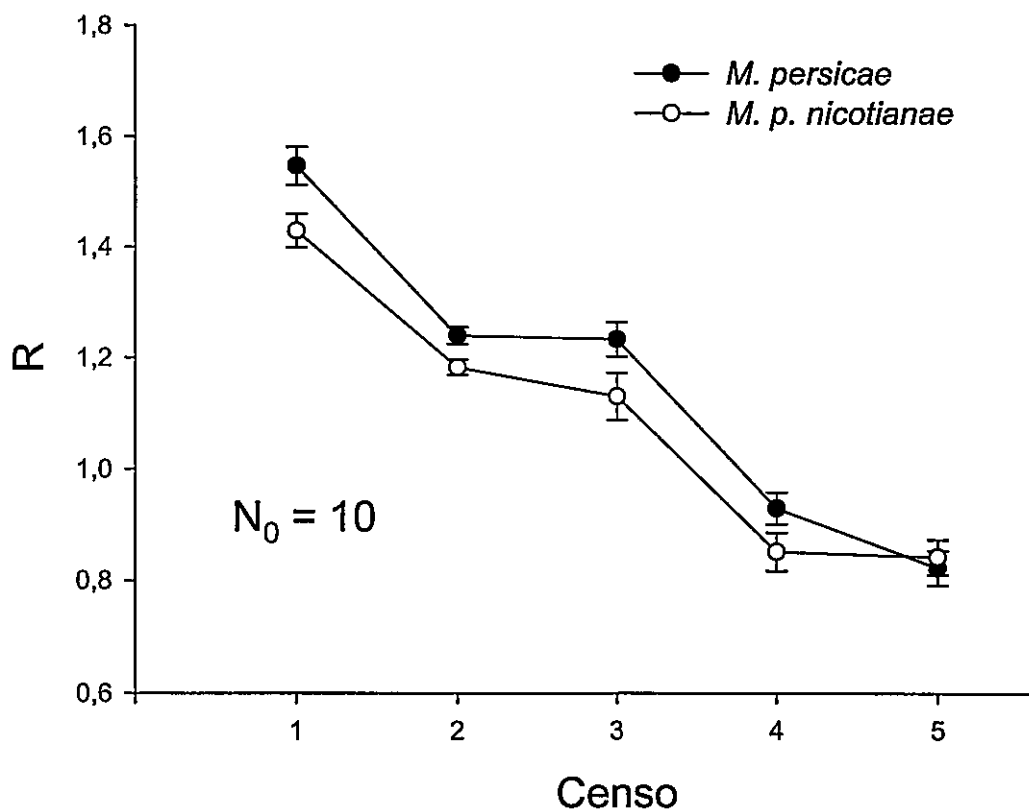


Figura 6. Curvas de crecimiento poblacional para cinco censos a intervalos regulares a lo largo de 25 días para *Myzus persicae* (puntos negros) y *Myzus persicae nicotianae* (puntos blancos), en condición de monocrianza con número de áfidos inicial $N_0 = 10$. Se presentan promedios y barras de dispersión correspondientes al error estándar.

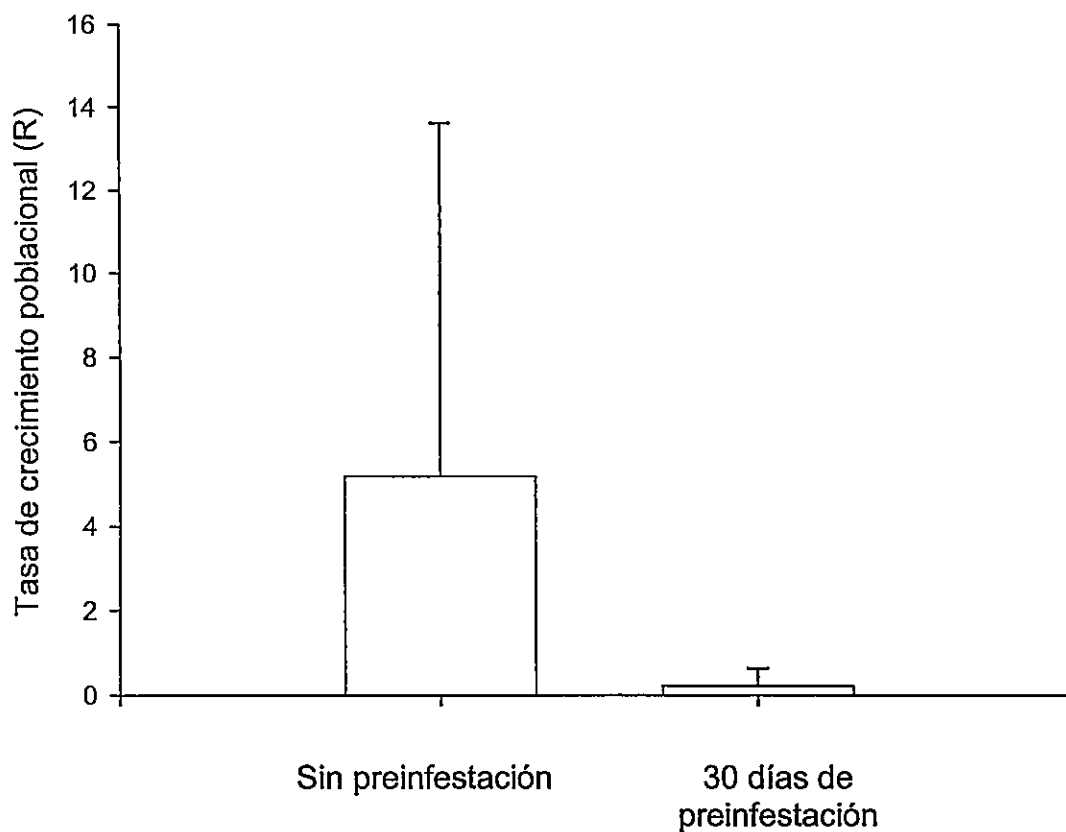


Figura 7. Tasa de crecimiento poblacional de *Myzus persicae nicotianae* después de 15 días, con preinfestación de 30 días con *Myzus persicae* y sin preinfestación. Las letras distintas indican diferencias significativas. Las barras de dispersión correspondientes al error estándar

DISCUSION

En el experimento con presencia simultánea de ambos taxones sobre la planta, se describió un fenómeno competitivo asimétrico para la interacción entre *Myzus persicae* y su subespecie especializada en tabaco *M. p. nicotianae*, al nivel experimental. La constante superioridad de los rendimientos relativos de *M. persicae* sobre *M. p. nicotianae* a partir del segundo censo, y las menores tasas de crecimiento poblacional en *M. p. nicotianae* cuando está interactuando con *M. persicae*, demuestran la superioridad competitiva de este último. El fenómeno apunta inclusive a una interacción de tipo amensalismo, donde *M. persicae* no se ve afectado en su desempeño al coexistir con *M. p. nicotianae* (Fig. 4). El mayor desempeño que muestra *M. persicae* en comparación con *M. nicotianae* (Fig. 6), le permitiría competir favorablemente por sobrecrecimiento (competencia por interferencia), resultando en una rápida ocupación física del recurso, y/o en una más rápida "extracción" y utilización de los nutrientes del hospedero (competencia por explotación, por consumo).

En el experimento con precolonización por uno de los taxones, se encontró que éste disminuía el crecimiento poblacional del otro taxón. El taxón precolonizador puede producir cambios fisiológicos en la planta que la deterioren como recurso, por ejemplo afectando la composición del floema (Olmstead et al. 1997, Petersen & Sandström 2001), gatillando la producción

de defensas selectivamente deletéreas para uno de los competidores (Moran & Whitham 1990, Inbar et al. 1999) (competencia indirecta) las que actuarían en la totalidad de la planta y no sólo en la zona afectada por herbivoría, aumentando la probabilidad de competencia (Damman 1993), alterando el flujo floemático entre los tejidos de la planta (Inbar et al. 1995) o, incluso, generando repelencia (Hardie et al. 1994, Bernasconi et al. 1998, Birkett et al. 2002) o efectos en el desempeño de los áfidos por cambios en la composición de los compuestos volátiles de la planta (Hildebrand et al. 1993), entre otros. En nuestro sistema, si bien ciertos cambios provocados por la precolonización por *M. persicae* en relación con las plantas no infestadas son conspicuos a simple vista (clorosis, fumagina, mielecilla), desconocemos a cuál de los niveles de modificación de la planta ya mencionados anteriormente (u otros potencialmente prevalentes) se puede responsabilizar por el fenómeno, o si hay un efecto numérico de ocupación temprana del espacio, por la masiva presencia de individuos de *M. persicae*, involucrado. Esto apunta a la necesidad de experimentos de preinfestación que involucren retirar los áfidos precolonizadores. Se plantea también la necesidad de indagar en los eventuales cambios conductuales a nivel de selección de hospedero en *M. p. nicotianae*, en cuanto a aceptación o rechazo del hospedero, que pudiesen ser resultado, también, del fenómeno competitivo y los cambios en la planta.

Los resultados sugieren que la ausencia de *M. p. nicotianae* sobre pimentón en el campo se debería al efecto sinérgico del acceso previo al

recurso por *M. persicae* y a su superioridad competitiva. La pregunta es que pasaría con otros hospederos. Entre las especies de plantas que han sido reportados para *M. nicotianae* como hospederos putativos, *C. annuum* es aquel en el que muestra mayor desempeño, incluso semejante al desempeño reportado para *M. persicae* sobre éste (Basoalto et al. manuscrito en preparación). En consecuencia, los efectos descritos para la competencia entre estos áfidos en *C. annuum* estarían exacerbados en cualquier otro eventual hospedero compartido. Así y dado que *M. persicae* no sobrevive en tabaco, *M. p. nicotianae* se ve forzado a "escapar" de las presiones competitivas manteniéndose sobre esta planta, donde éste sí sobrevive.

Finalmente, es importante destacar que este fenómeno no es aplicable en otras latitudes donde, que en contraste con la situación en Chile (Fuentes-Contreras et al. 2004b), se han observado fenómenos de retrocruce entre ambas subespecies, lo que permite ampliar la amplitud de dieta de *M. p. nicotianae* y modificar algunos rasgos de historia de vida (Margaritopoulos et al. 2002, Nikolakakis et al. 2003), como por ejemplo un desempeño superior al encontrado en este sistema o, posiblemente, patrones de dispersión semejantes a los de *M. persicae*, características que permitan equiparar las cualidades que hacen superior a este último, o que simplemente eviten la competencia, como el uso de más hospederos alternativos no compartidos.

CONCLUSIONES

Se demostró la presencia de competencia asimétrica entre poblaciones de *Myzus persicae nicotianae* y *M. persicae*, llegando incluso a un tipo de interacción amensalista, con una mayor habilidad competitiva de *M. persicae* al nivel de laboratorio. La dispersión más temprana de *M. persicae* también se traduciría en efectos competitivos adicionales a los observados en condiciones de colonización simultánea, los cuales podrían actuar de forma sinérgica para explicar que *M. p. nicotianae* no se encuentre en un hospedero que le resulta altamente favorable, en relación con su desempeño, como lo es el pimentón, *Capsicum annum*. Este fenómeno podría extrapolarse a otros eventuales hospederos compartidos y, en consecuencia, ser causal de la ausencia de *M. p. nicotianae* de otras especies de planta en el campo.

REFERENCIAS

- Begon, M., M. Mortimer & D.J. Thompson 1996. Population ecology: an unified study of animals and plants. Tercera ed. Blackwell, Oxford, UK.
- Begon, M., J.L. Harper & C.R. Townsend 1997. Ecology: individuals, populations and communities. Tercera ed. Blackwell, Oxford, UK.
- Bernasconi, M.L., T.C. Turlings, L. Ambrosetti, P. Bassetti & S. Dorn 1998. Herbivore-induced emissions of maize volatiles repel the corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 87: 133-142.
- Birkett, M.A., C.A.M. Campbell, K. Chamberlain, E. Guerrieri, A.J. Hick, J.L. Martin, M. Matthes, J.A. Napier, J. Petterson, J.A. Pickett, G.M. Poppy, E.M. Pow, B.J. Pye, L.E. Smart, G.H. Wadhams, L.J. Wadhams & C.M. Woodcock. 2000. New roles for *cis*-jasmone as an insect semiochemical and in plant defense. *Proceedings of the National Academy of Science* 97: 9329-9334.
- Blackman, R.L. 1987. Morphological discrimination of a tobacco-feeding form from *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) and a key to new world *Myzus* subgenus *Nectarosiphon* species. *Bulletin of Entomological Research* 60: 533-546.
- Blackman, R.L. & V.F. Eastop 2000. Aphids on the world's crops. An identification guide. Segunda ed. Wiley-Interscience. Chichester.
- Blackman, R.L. & V.F. Eastop *en prensa*. Taxonomic issues. En: Aphids as Crop Pests. van Emden & R. Harrington eds. CAB International, Wallingford.
- Calow, P. 1999. Blackwell's Concise Encyclopedia of Ecology. Blackwell Science.
- Chase, J.M., P.A. Abrams, J.P. Grover, S. Diehl, P. Chesson, R.D. Holt, S.A. Richards, R.M. Nisbet & T.J. Case 2002. The interactions between predation and competition: a review and synthesis. *Ecology Letters* 5: 302-315.

Damman, H. 1993. Patterns of interaction among herbivore species. En: Stamp, N.E. & T.M. Casey eds. Caterpillars. Chapman and Hall, New York, pp. 132-169.

Denno, R.F., M.S. McClure & J.R. Ott 1995. Interspecific interactions in phytophagous insects: competition reexamined and resurrected. Annual Review of Entomology 40: 297-331.

Denno, R.F., M. A. Peterson, C. Gratton, J. Cheng, G. A. Langellotto, A. F. Huberty & D. L. Finke 2000. Feeding-induced changes in plant quality mediate interspecific competition between sap-feeding herbivores. Ecology 81: 1814-1827.

Dixon, A.F.G. 1998. Aphid Ecology. Segunda ed. Chapman & Hall, London.

Dominick, C. B. 1949. Aphids on flue-cured tobacco. Journal of Economic Entomology 42: 59-62.

Fuentes-Contreras, E., E. Basoalto, C. Muñoz, C. Gaete-Eastman, G. Peralta & C. Carrasco 2004a. Population dynamics and natural enemies of the tobacco aphid (*Myzus nicotianae* Blackman) in central Chile. Aphids in a New Millennium. J.C. Simon, C.A. Dedryver, C. Rispe & M. Hullé eds. INRA, Paris.

Fuentes-Contreras, E., Figueroa, C.C., Reyes, M., Briones, L.M. & Niemeyer, H.M. 2004b. Genetic diversity and insecticide resistance of *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) populations from tobacco in Chile: evidence for the existence of a single predominant clone. Bulletin of Entomological Research 94: 11-18.

Fuentes-Contreras, E., B. Lavandero, A. Cayo & C. Muñoz 2000. Presencia de *Myzus nicotianae* Blackman en tabaco (*Nicotiana tabacum*) en Chile. XXII Congreso Nacional de Entomología, Valdivia, Chile.

Gianoli, E. 2000. Competition in cereal aphids (Homoptera: Aphididae) on wheat plants. Environmental Entomology 29: 213-219.

González, L., E. Fuentes-Contreras & H.M. Niemeyer 2002. Host plant and natural enemy impact on cereal aphid competition in a seasonal environment. Oikos 96: 481-491.

Hardie, J., R. Isaacs, J.A. Pickett, L.J. Wadhams & C.M. Woodcock 1994. Methyl salicylate and (-)-(1R,5S)-myrtenal are plant-derived repellents for black bean aphid, *Aphis fabae* Scop. (Homoptera: Aphididae). Journal of Chemical Ecology 20: 2847-2855.

Harper, J.L. 1977. Plant Population Biology. Academic Press, San Diego, USA.

Hazell, S.P., D.M. Giwnn, S. Ceccarelli & M.D.E. Fellowes 2005. Competition and dispersal in the pea aphid: clonal variation and correlations across traits. *Ecological Entomology* 30: 293-298.

Hildebrand, D.F., G.C. Brown, D.M. Jackson & T.R. Hamilton-Kemp 1993. Effects of some leaf-emitted volatile compounds on aphid population increase. *Journal of Chemical Ecology* 19: 1875-1887.

Inbar, M., A. Eshel & D. Wool 1995. Interspecific competition among phloem-feeding insects mediated by induced host-plant sinks. *Ecology* 76: 1506-1515.

Inbar, M., H. Doostdar, G.L. Leibee & R.T. Mayer 1999. The role of plant rapidly induced responses in asymmetric interspecific interactions among insect herbivores. *Journal of Chemical Ecology* 23: 1961-1979.

Jolliffe, P.A. 2000. The replacement series. *Journal of Ecology* 88: 371-385.

Lawton, J.H. & D.R. Strong 1981. Community patterns and competition in folivorous insects. *The American Naturalist* 118: 317-338.

Margaritopoulos, J. T., J. A. Tsitsipis, S. Goudoudaki & R. L. Blackman 2002. Life cycle variation of *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) in Greece. *Bulletin of Entomological Research* 92: 309-319.

Moran, N.A. & T.G. Whitham 1990. Interspecific competition between root-feeding and leaf-galling aphids mediated by host plant resistance. *Ecology* 71 (3): 1050-1058.

Nikolakakis, N.N., J.T. Margaritopoulos & J.A. Tsitsipis 2003. Performance of *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) clones on different host-plants and their host preference. *Bulletin of Entomological Research* 93: 235-242.

Olmstead, K.L., R.F. Denno, T.C. Morton & J.T. Romeo 1997. Influence of *Porkelisia* planthoppers on the amino acid composition and growth of *Spartina alterniflora*. *Journal of Chemical Ecology* 23: 303-321.

Petersen, M. & M. Hunter 2001. Variation in the outcome of competition between two aphid species on pecan: plants matter more than predators. *Oikos* 92: 107-118.

Petersen, M. & P. Sandström 2001. Outcome of indirect competition between two aphid species mediated by responses in their common host plant. *Functional Ecology* 15: 525-534.

Rochat, J., F. Vanlerberghe-Masutti, P. Chavigny, R. Boll & L. Lapchin 1999. Inter-strain competition and dispersal in aphids: evidence from a greenhouse study. *Ecological Entomology* 24: 450-464.

Semtner, P.J., W.M. Tilson & S.K. Dara 1998. Performance of the tobacco aphid (Homoptera: Aphididae) on various host plants. *Journal of Entomological Science* 33: 180-195.

Strong, D.R. 1982. Harmonious coexistence of hispine beetles on *Heliconia* in experimental and natural communities. *Ecology* 63: 1039-1049.

Wise, D.H. 1981. A removal experiment with darkling beetles: lack of evidence for interspecific competition. *Ecology* 62: 727-738.

Williams, A.C. & B.C. McCarthy 2001. A new index of interspecific competition for replacement and additive designs. *Ecological Research* 16: 29-40.

Williams, I.C., W. van der Werf, A.M. Dewar & A.F.G. Dixon 1999. Factors affecting the relative abundance of two coexisting aphid species on sugar beet. *Agricultural and Forest Entomology* 1: 119-125.