

**Influencia de los niveles tróficos
adyacentes sobre las interacciones
competitivas del Áfido introducido: *Sipha
flava***

Tesis entregada a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los requisitos para optar el
grado de Magister en Ciencias con mención en Biología

Por

Wilfredo Gonzáles Lozada

Director de Tesis Dr. Hermann M. Niemeyer

Julio, 2000

..	1
AGRADECIMIENTOS .	3
Resumen .	5
ABSTRACT .	7
Introducción .	9
Sistema de estudio .	11
Objetivos generales .	12
Objetivos específicos: .	13
Hipótesis .	13
Materiales y metodos . .	15
Materiales biológicos .	15
Experimentos .	16
1. Patrón de uso de las hojas . .	16
2. Interacción interespecifica áfido - áfido con y sin enemigos naturales . .	16
3. Mediación de la calidad de la planta hospedera . .	17
4. Mediación de los parasitoides sobre la interacción <i>S. flava</i> y <i>R. maidis</i> . .	18
5. Efecto de la temperatura sobre atributos de historia de vida de <i>S. flava</i> y <i>R. maidis</i> .	19
Resultados .	21
1. Patrón de uso de las hojas . .	21
2. Interacción interespecifica áfido - áfido y con el nivel trófico superior .	22
3. Mediación de la calidad de la planta hospedera .	25
3.1. Crecimiento poblacional de <i>S. flava</i> y <i>R. maidis</i> sobre plantas preinfestadas .	25
3.2. Efecto de la colonización de <i>S. flava</i> y <i>R. maidis</i> sobre <i>S. halepense</i> .	26
4. Mediación de los parasitoides sobre la interacción entre <i>S. flava</i> y <i>R. maidis</i> . .	28
4.1. Efecto del parasitismo por <i>L. testaceipes</i> .	28
4.2. Tiempo a la primera oviposición y preferencias de <i>L. testaceipes</i> sobre <i>S.</i>	30

<i>flava</i> y <i>R. maidis</i> . .	
4.3. Éxito de oviposición de <i>L. testaceipes</i> . .	30
5. Efecto de la temperatura sobre atributos de historia de vida de <i>S. flava</i> y <i>R. maidis</i> . .	31
Discusión .	33
Conclusiones .	39
Referencias bibliográficas . .	41

A Gerardo y Manuela, mis hermanos y su progenie que quiero tanto...

AGRADECIMIENTOS

Aprovecho para mencionar el apoyo recibido por la Cátedra Presidencial en Ciencias a Hermann M. Niemeyer, en la realización de esta tesis, a mi familia por colaborar generosamente con parte del financiamiento que me permitió persistir en el programa.

Agradezco a Hermann por la confianza y dejarme hacer de la tesis mi espacio de mayor libertad científica. Reconocimiento y gratitud especial a Eduardo Fuentes-Contreras (el leche), quien con entusiasmo y generosidad apoyó y guió los primeros pasos en el conocimiento y manejo del sistema de estudio, la historia natural y la aproximación científica. Tampoco olvido las discusiones y aporte del Pollito y Paulita, el apoyo personal y de compañerismo de Raúl, Cesar, Luis Carlos, Ernesto. Gracias a Claudita, Lily y Daniel. En líneas aparte quiero reconocer con aprecio el gran apoyo recibido permanentemente de Lorenita en varias partes del desarrollo experimental de esta tesis.

Párrafo a parte en gratitud a Paulita no sólo en discutir y sugerir mejoras a mi trabajo sino por su calidez personal y apoyo profundo en las dimensiones humanas que trascienden la circunstancia de una tesis, la vida misma.

Resumen

El establecimiento exitoso de una especie introducida depende tanto de sus atributos biológicos como de las interacciones que establezca con otras especies en los nuevos ambientes. Se ha reportado que insectos fitófagos con ciertas características de historia de vida y conducta alimentaria tales como: ser chupadores de floema, coloniales o agregados, recientemente introducidos; frecuentemente establecen interacciones competitivas, las cuales pueden estar mediadas por enemigos naturales o cambios en la calidad de la planta hospedera. El áfido *Sipha flava* (Forbes), reportado recientemente para Chile, reúne algunos de éstos atributos favorables para mostrar competencia. Adicionalmente, *S. flava* presenta algunas características biológicas que podrían favorecer sus habilidades competitivas. Estas características son: 1) un escaso nivel de parasitismo por bracónidos (grupo importante de enemigos naturales de áfidos), y 2) producir cambios notables en la calidad de la planta hospedera. En el presente trabajo se estudió durante dos temporadas (primavera y otoño), las interacciones que *S. flava* establece con *Rhopalosiphum maidis* sobre plantas del hospedero compartido, *Sorghum halepense*. Complementariamente se evaluaron los posibles efectos de la abundancia de enemigos naturales (*Lysiphlebus testaceipes*, el parasitoide más abundante asociado al sistema de estudio), y de los cambios en la calidad de la planta hospedera debidos al ataque de los áfidos sobre las interacciones entre éstos áfidos. Finalmente se evaluó el efecto de la temperatura y fotoperíodo sobre el tiempo a la primera reproducción, el número de crías y la longevidad, como atributos de historia de vida que pueden ser afectados por la temporada de primavera y otoño. Los resultados muestran que durante el otoño (en los experimentos con y sin de enemigos naturales), ambos áfidos fueron afectados negativamente y que *S. flava* tendió a ser excluido competitivamente por *R. maidis*. En primavera, y sin enemigos naturales *S. flava* no fue significativamente afectado por la presencia del otro áfido. En tanto que con enemigos naturales, la presencia de *R. maidis* diluyó el efecto de los enemigos naturales sobre *S. flava*. Experimentos complementarios mostraron que los cambios debidos al ataque de *S. flava* en *S. halepense* afectan negativamente a *R. maidis*. No se encontraron evidencias del efecto recíproco, y la abundancia del parasitoide afectó diferencialmente sobre ambos áfidos, siendo el efecto mas marcado sobre *R. maidis*. Finalmente, la temperatura y el fotoperíodo afectaron notablemente los atributos de historia de vida evaluados, evidenciando la alta susceptibilidad de *S. flava* a los cambios de temperatura propios de cada estación. Las implicancias del efecto de los niveles tróficos adyacentes sobre la interacción *S. flava*- *R. maidis* se discuten en la presente tesis.

ABSTRACT

Successful establishment of introduced species depends of its biological traits and interactions with other species in the new environment. Some works have been reported that phytophagous insects with particular life history traits and feeding behavior such as: phloem sucking, colonial or aggregated, newly introduced, frequently establish competitive interactions, and these could be mediated by the natural enemies abundance or host plant quality. *Sipha flava* (Forbes), newly introduced aphid in Chile, shows some biological traits that could enhance its competitive abilities. These biological traits are: 1) Low level of parasitism by braconids (an important group of natural enemies of aphids), and 2) produce evident change on the host plant quality. In this study, during two season (fall and spring), interspecific interactions between *S. flava* (newly-introduced aphid) and *Rhopalosiphum maidis* on common host plant (*Sorghum halepense*) was evaluated at Santiago (Chile). Complementary, the effects of natural enemies abundance (*Lysiphlebus testaceipes*, a major parasitoid associated to this system), and the changes on host plant quality by aphid attacks on these aphid-aphid relationship, were evaluated. Finally, the effects of temperature and photoperiod on time at first reproduction, number of nymphs and longevity of aphids, as life history traits that may be affected by seasonal changes, were studied. The results showed that both aphids were negatively affected by interspecific competition during fall season (with or without natural enemies), and *S. flava* was practically excluded by *R. maidis*. In spring, without natural enemies, the result of competition was asymmetric and *S. flava* was no affected by *R. maidis*. In this season with natural enemies, *R. maidis* diluted the negative impact of natural enemies on *S. flava*. Complementary experiments showed that changes in host plant quality by *S. flava* attack and natural enemies affected negatively to *R. maidis*. Finally, change in temperature and photoperiod affected strongly on *S. flava* and showed its susceptibility to these abiotic changes typical of each season. The consequences of the adjacent trophic levels on *S. flava* – *R. maidis* interactions are discussed in the present work.

Introducción

Las especies que arriban a nuevos ambientes pueden afectar las dinámicas de las poblaciones establecidas, de modo directo o indirecto, tanto de sus potenciales fuentes de recursos, como de las especies con las que comparte dichos recursos (Sousa, 1984; Vitousek, 1990; Mack & D'Antonio, 1998).

Si bien se requiere que en los nuevos ambientes se satisfagan requerimientos abióticos específicos, las interacciones biológicas de la especie recientemente introducida también podrían definir su establecimiento exitoso, en particular aquellas que ocurren en los estadios iniciales de su arribo (Carey, 1996). En este sentido, se ha enfatizado el rol de la competencia interespecífica¹ y la depredación² como las interacciones biológicas relevantes que en diversos sistemas dan cuenta de la regulación poblacional y afectan la estructura comunitaria (Holt, 1977; Begon et al., 1996).

Existe consenso acerca de la importancia de la depredación; sin embargo, la relevancia de la competencia interespecífica fue inicialmente cuestionada, en particular para comunidades de insectos fitófagos (Lawton & Strong, 1981; Strong, 1984; Strong et al., 1984). Se ha postulado que las plantas, debido a su abundancia en biomasa, no

¹ Competencia interespecífica: Individuos de una especie sufren la reducción en la fecundidad, sobrevivencia, o crecimiento como resultado de la explotación o interferencia de recursos por individuos de otra especie (Begon et al., 1996)

² Depredación: Consumo de un organismo (presa) por otro organismo (depredador), en la cual la presa está viva al primer ataque del depredador (Begon et al., 1996)

serían un recurso limitado y por lo tanto no permitirían el establecimiento de interacciones competitivas de efecto significativo (Hairston et al., 1960, Strong et al., 1984; Fowler & Lawton, 1985). Sin embargo, la distribución y abundancia de las plantas es espacial y temporalmente heterogénea, y presentan barreras (espinas, ceras, tricomas, metabolitos de defensa, cambios nutricionales, etc.), que restringen el acceso de los insectos a sus diversas estructuras (Tallamy & Raupp, 1991; Wratten, 1992; Bernays & Chapman, 1994). De este modo, las plantas pueden constituirse en un recurso limitante por el cual los insectos compiten. Así, la importancia de la competencia interespecifica ha sido reconsiderada como fuerza presente e importante en la estructuración de comunidades de insectos fitófagos (Denno et al., 1995; Stewart, 1996; Hudson & Stiling, 1997).

Diversos factores pueden afectar las habilidades competitivas de los insectos fitófagos. En este sentido, se ha sugerido que éstas habilidades pueden estar mediadas por características de las plantas hospederas (Moran & Whitham, 1990; Denno et al., 1995; Inbar et al., 1995), o la preferencia y especificidad de los enemigos naturales (Settle & Wilson, 1990; Karban et al., 1994; Bonsall & Hassell, 1997; Pallini et al., 1997; Hudson & Greenman, 1998).

El ataque de ciertas especies de insectos puede producir modificaciones sobre la calidad de la planta hospedera (producción de defensas químicas, o empobrecimiento a nivel de nutrientes), que conlleva que otras especies que utilizan estas mismas plantas hospederas sufran algún efecto negativo sobre su desempeño (tasa de crecimiento, fecundidad, o sobrevivencia) (Hanhimäki, 1989; Karban, 1993; Karban & Baldwin, 1997). Adicionalmente, variaciones genéticas o ambientales en la resistencia a herbivoría en las poblaciones de plantas hospederas pueden generar que las especies interactuantes modifiquen sus habilidades competitivas y, en consecuencia, el resultado de la interacción (Moran & Whitham, 1990; Mopper et al 1990; Fritz, 1992; Fritz et al., 1986).

Por otro lado, los enemigos naturales pueden afectar el resultado de la interacción entre insectos fitófagos. Diferencias en el grado de susceptibilidad o resistencia al ataque del parásito por parte de los insectos fitófagos, preferencias por determinadas presas u hospederos por parte del depredador o parásito (Bonsall & Hassell, 1997), o la propia ausencia de enemigos naturales de especies que han invadido nuevos ambientes, pueden incidir sobre las interacciones interespecificas (Hougen-Eitzman & Karban, 1995; Karban et al., 1994).

Adicionalmente, ciertas características de la historia de vida y la conducta alimentaria pueden favorecer la competencia. Denno et al. (1995) encuentran que insectos fitófagos con características tales como: ser chupadores de floema, coloniales o agregados, poco móviles, e introducidos a nuevos ambientes, muestran una alta probabilidad de establecer interacciones competitivas, incluso aquellas especies interactuantes que ocupan distintas partes de la planta hospedera pueden establecer interacciones competitivas, ya que comparten el floema de la planta como recurso trófico. En este sentido, los áfidos reúnen muchas de las características descritas por Denno et al. (1995), más aún aquellas especies de áfidos recientemente introducidas en nuevos ambientes.

Sistema de estudio

Los áfidos, son una superfamilia dentro del orden Hemiptera que incluye a diversas familias de insectos chupadores de floema, que en su gran mayoría muestran un alto grado de especialización a sus plantas hospederas (Dixon, 1998). Sus ciclos biológicos pueden resultar complejos, con formas de reproducción tanto sexual como asexual (partenogenética). En áreas de clima frío o templado la mayoría de las especies de áfidos muestran ambas formas de reproducción. Sin embargo, en áreas más tropicales o subtropicales su modo de reproducción es predominantemente partenogenética y telescópica³, lo que lo lleva a formar densas colonias en breves periodos (Dixon, 1998).

La especie *Sipha flava* (Forbes), es un áfido recientemente registrado en Chile, posiblemente asociado a los cambios atmosféricos debidos al Fenómeno del Niño y la Oscilación del Sur (González et al., 1998). Utiliza plantas hospederas de géneros de Poaceae tales como: *Digitaria*, *Hordeum*, *Sorghum*, *Saccharum*, *Paspalum*, *Triticum* y *Zea* (Blackman & Eastop 1984), muchos de los cuales comparte con otros áfidos de los cereales (e.g. *Schizaphis graminum* (Rondani), *Metopolophium dirhodum* (Walker), *Rhopalosiphum maidis* (Fitch)). Tal como ha sido descrito para otras latitudes en diversas plantas hospederas, las colonias de *S. flava* están ubicadas en las partes bajas de la planta, donde las hojas son más viejas (Long & Hensley, 1972; Holman, 1974), induciendo la producción local de pigmentos rojizos sobre las hojas que coloniza (Long & Hensley, 1972; Breen & Teetes, 1986a; Hayward, 1944), en particular en el género *Sorghum*. Este enrojecimiento por lo general está acompañado de clorosis y muerte de la hoja, pudiendo en algunos casos reducir la producción de semillas, disminuir la biomasa de la planta, o matar plantas jóvenes (Breen & Teetes, 1986a; b; Breen & Teetes, 1990), afectando negativamente la calidad de la planta hospedera. Adicionalmente, *S. flava* sufre un bajo nivel de parasitismo por braconidos (Starks & Mirkes, 1979; Webster et al., 1994, Hayward, 1944), un importante grupo de microhimenópteros parasitoides⁴ de áfidos. En el sistema de estudio (en la Región Metropolitana, Santiago-Chile), el parasitoide *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson), es recurrente y abundante en las estaciones de primavera y verano. Sin embargo, no se han registrado *S. flava* parasitado exitosamente por *L. testeceipes* en condiciones naturales en esta área (observaciones personales), ni en otras latitudes (Starks & Mirkes, 1979; Hayward, 1944).

S. flava ha sido encontrado sobre plantas de maicillo (*Sorghum halepense* L.), una maleza perenne asociada a campos de cultivo (Matthei, 1995), recurrente planta hospedera de *R. maidis* a lo largo de Chile (observaciones personales) y otras latitudes (Brown & Blackman, 1988; Mc Whorter 1989; Nieto-Nafría et al., 1994).

³ Reproducción telescópica implica que un áfido (hembra) contenga en su interior ninfas y embriones que a su vez contengan otros embriones (Dixon 1998)

⁴ Parasitoide: Organismo que requiere del cuerpo de un organismo de otra especie para desarrollar parte de su ciclo de vida , generalmente produciendo la muerte del hospedero en este proceso (Godfray, 1994)

Rhopalosiphum maidis (Fitch), es un áfido de amplio rango de distribución que coloniza sobre diversos géneros de Poaceae tales como: *Zea*, *Sorghum*, *Hordeum*, *Avena*, *Secale*, *Saccharum*, *Triticum* y ocasionalmente sobre Cyperaceae y Typhaceae (Blackman & Eastop, 1984). *R. maidis* establece recurrentemente sus colonias sobre la parte alta de las plantas hospederas, generalmente en la espira formada por las hojas jóvenes o la inflorescencia (Foott, 1977; Young & Teetes, 1977, Ortega et al., 1980). El ataque de *R. maidis* sobre la planta hospedera no parece evidenciar mayor daño directo sobre el tejido vegetal, mas bien se le asocia a la transmisión de diversos virus fitopatógenos y de este modo a efectos negativos indirectos sobre la planta (Young & Teetes, 1977). Se ha reportado la existencia de diversos enemigos naturales, principalmente parasitoides braconídeos, que atacan las colonias de *R. maidis* (Starý, 1993; Starý et al., 1993). En el área de estudio, el parasitoide *L. testaceipes* parasita exitosamente las colonias de *R. maidis* establecidas sobre *S. halepense* (González et al., 2000).

Si bien ambos áfidos muestran distinta ubicación de sus colonias dentro de la planta, ya que ambos se alimentan del floema de la planta hospedera (Dixon, 1998), dicha diferencia en la distribución espacial no excluye la posibilidad de que establezcan interacciones competitivas (Denno et al., 1995). Adicionalmente, *S. flava* presenta atributos biológicos que pueden favorecer sus habilidades competitivas. Por un lado, sufre un bajo nivel de parasitismo por braconídeos (Starks & Mirkes, 1979; Elliot et al., 1994; Webster et al., 1994), en particular, *L. testaceipes*. En este sentido, la abundancia de parasitoides que afectan negativamente las poblaciones de otros áfidos de los cereales (Starý, 1987; Feng et al., 1992, Starý, 1993), podría favorecer a *S. flava* sobre *R. maidis* a través de la acción diferencial de los parásitos (Hudson & Greenman, 1998). Por otro lado, *S. flava* induce la producción local de pigmentos rojizos y/o clorosis sobre las hojas que coloniza (Long & Hensley, 1972; Breen & Teetes, 1986a), pudiendo afectar negativamente la calidad de la planta hospedera *S. halepense* (del mismo modo como sucede en otras especie del género *Sorghum*, Breen & Teetes, 1986a; b, 1990), y así afectar negativamente las colonias de *R. maidis*. Sobre la base de estos antecedentes, se plantea que tanto la abundancia de enemigos naturales como los cambios en la calidad de la planta hospedera afectarán las interacciones interespecífica entre *S. flava* y *R. maidis*.

Objetivos generales

- Evaluar las interacciones interespecíficas entre *S. flava* y *R. maidis*
- Evaluar el efecto de los parasitoides sobre la interacción entre *S. flava* y *R. maidis*
- Evaluar el efecto de los cambios en la calidad de la planta hospedera sobre la interacción de *S. flava* y *R. maidis*

Objetivos específicos:

- Caracterizar el uso de la planta hospedera por *S. flava*.
- Evaluar el efecto de los enemigos naturales (depredadores y parasitoides) en las interacciones entre *S. flava* y *R. maidis*, en condiciones de terreno
- Evaluar en condiciones de laboratorio, el efecto del parasitoide *L. testaceipes* en las interacciones entre *S. flava* y *R. maidis*
- Evaluar si los cambios en la calidad de la planta hospedera debidas a la colonización de *S. flava* afectan negativamente a *R. maidis* y, recíprocamente, si la colonización de *R. maidis* afecta a *S. flava*

Hipótesis

- *S. flava* mostrará interacciones competitivas con *R. maidis*
- La presencia de parasitoides (bracónidos) beneficiará indirectamente a *S. flava* sobre *R. maidis*
- Los cambios de la calidad de la planta hospedera favorecerán indirectamente la competitividad de *S. flava* sobre *R. maidis*

Materiales y metodos

Materiales biológicos

S. flava (áfido amarillo de la caña de azúcar, “yellow sugarcane aphid”), tanto el áptero como el alado son pequeños (1,3 - 2 mm). El áptero presenta en el cuerpo numerosas cerdas largas y espiniformes. Ambos morfos son de un característico color amarillo que permite su fácil distinción del resto de áfidos de los cereales (Blackman & Eastop, 1984).

R. maidis (áfido de la hoja del maíz, “corn leaf aphid”), es un áfido de amplio rango de distribución. El rango de tamaño, tanto del áptero como del alado, oscila entre 0,9 y 2,4 mm y muestran un característico color verde intenso y cornículos oscuros (Blackman & Eastop, 1984).

Ambos áfidos provienen de colonias mantenidas en laboratorio por varias generaciones sobre plántulas de cebada (*Hordeum vulgare*), con fotoperiodo de 14 horas de luz, 20 ± 2 °C, y luminosidad de aproximadamente 5.7 Klux.

L. testaceipes, es un microheminóptero (Braconidae) parasitoide generalista muy recurrente en diversos sistemas áfido-planta, tanto nativos como introducidos y ha sido frecuentemente usado como controlador biológico de áfidos peste de cultivo (Starý et al., 1988, Starý 1993; Fernandes et al., 1998).

L. testaceipes fueron colectados de colonias de *Schizaphis graminum*, *R. maidis* y otras especies de *Aphis* sp. En condiciones de laboratorio fueron mantenidas en colonias mixtas de los áfidos hospederos.

S. halepense, es una maleza perenne asociada a diversos cultivos (Matthei, 1995), y planta hospedera común a *S. flava* y *R. maidis* (Nieto-Nafría et al., 1994).

Las plantas de *S. halepense* fueron obtenidas a partir de semillas y crecidas bajo condiciones ambientales, con una temperatura mínima de $15 \pm 3^\circ \text{C}$ y una máxima de $28 \pm 5^\circ \text{C}$.

Experimentos

Los experimentos realizados en condiciones de laboratorio fueron realizados bajo condiciones de 14 horas de luz, $20 \pm 2^\circ \text{C}$, y luminosidad de aproximadamente 5.7 Klux

1. Patrón de uso de las hojas

Se colocó 10 áfidos ápteros adultos sobre la base de la planta ($n = 15$ réplicas). Se evaluó diariamente, durante 30 días, el número de áfidos en cada hoja, y el estado de las hojas. Se registró la posición de los áfidos de acuerdo al estado de las hojas (porcentaje de la hoja sin evidencia de daño).

2. Interacción interespecífica áfido - áfido con y sin enemigos naturales

Se realizó un diseño factorial que considera los siguientes tratamientos ($n = 11$ réplicas por tratamiento):

<i>S. flava</i>	1.
<i>R. maidis</i>	2.
<i>S. flava</i> + <i>R. maidis</i>	3.
<i>S. flava</i> + EN	4.
<i>R. maidis</i> + EN	5.
<i>S. flava</i> + <i>R. maidis</i> + EN	6.

Se infestó con 10 áfidos adultos de cada especie (según corresponda el tratamiento). Los áfidos fueron colocados en la base de la planta, dejando que colonicen las hojas libremente. Maceteros de 25 cm de diámetro conteniendo plantas de *S. halepense* de 35 ± 5 cm de altura con 6 a 8 hojas, fueron distribuidos a 50 cm entre si. El experimento se realizó en el Campus Juan Gómez Millas (Universidad de Chile, Santiago, Chile), removiéndose las malezas de los alrededores al inicio del experimento. Los maceteros

fueron aislados del exterior con una cubierta plástica transparente, en forma cilíndrica de igual diámetro que el macetero y 60 cm de altura. En los tratamientos 4, 5 y 6, se perforaron las cubiertas, produciendo múltiples orificios de aproximadamente 3 cm de diámetro, para permitir el ingreso de enemigos naturales (EN) (principalmente depredadores y parasitoides). Se registró cada 3 o 4 días el incremento poblacional de áfidos.

Este diseño se realizó, durante dos temporadas correspondientes a otoño (Abril-Junio) y primavera (Octubre-Diciembre), donde la abundancia de enemigos naturales varió notablemente, siendo mayor en la primavera.

3. Mediación de la calidad de la planta hospedera

Con el propósito de evaluar si los cambios que se producen sobre la calidad de la planta hospedera, debidos tanto a *S. flava* como a *R. maidis*, afectan las interacciones entre ambos áfidos, se diseñó el siguiente experimento.

3.1. Crecimiento poblacional de *S. flava* y *R. maidis* sobre plantas preinfestadas

Plantas de maicillo (n = 60) fueron inicialmente separadas en 3 grupos (n = 20). Cada planta del primer grupo fue infestada previamente con 15 *S. flava*, durante 5 días. Los áfidos fueron removidos y las plantas separadas en dos sub-grupos (n = 10). Después de 24 horas, las plantas fueron reinfestadas con 10 áfidos adultos de la misma edad en los siguientes tratamientos:

S. flava	1.
R. Maidis	2.

Sobre el segundo grupo, se infesta previamente con *R. maidis* y como en los casos anteriores, los áfidos iniciales fueron removidos y las plantas se dividieron en dos sub-grupos para ser reinfestadas:

S. flava	1.
R. Maidis	2.

Finalmente como control se procedió a infestar plantas sin infestación previa.

S. flava	1.
R. Maidis	2.

Después de 18 días se contó el número de áfidos y se comparan las medias de cada especie en los tratamientos a través de un ANOVA (Zar, 1996)

3.2. Efecto de la colonización de *S. flava* y *R. maidis* sobre *S. halepense*

Plantas de maicillo fueron crecidas durante 6 semanas en arena y regadas con solución

de 50 mg/l de fertilizante (N:10; P₂O₅:4; K₂O:5). Finalmente, fueron transplantadas a maceteros y se sometieron a los siguientes tratamientos (n = 15 réplicas por tratamiento):

- | | |
|---|----|
| Plantas infestadas con <i>R. maidis</i> | 1. |
| Plantas infestadas con <i>S. flava</i> | 2. |
| Plantas sin infestar | 3. |

En los tratamientos 1 y 2, 10 áfidos adultos de la misma edad fueron colocados en las respectivas partes de la planta donde colonizan preferentemente (ver introducción), y después de 25 días, se registró el peso de las plantas y el número de hojas totales y hojas secas en los tres tratamientos.

4. Mediación de los parasitoides sobre la interacción *S. flava* y *R. maidis*

Con el objeto de evaluar de qué manera los parasitoides afectan las interacciones entre *S. flava* y *R. maidis*, se realizaron los siguientes experimentos:

4.1. Efecto del parasitismo por *L. testaceipes*

Bajo condiciones de laboratorio, se replicó el diseño factorial (n = 6 por tratamiento), propuesto para evaluar las “interacciones interespecífica áfido-áfido con y sin enemigos naturales” en el experimento central (punto 1).

En esta oportunidad, todas las plantas se mantuvieron aisladas y sólo se consideró *L. testaceipes* (enemigos naturales, EN), por ser el parasitoide más importante en el sistema en condiciones naturales. A los tratamientos que consideraban presencia de enemigos naturales, después de una semana de iniciada la infestación de acuerdo al arreglo factorial, se adicionaron gradualmente 3 parasitoides hembras cada 3 días. Este proceso se repitió en 3 oportunidades, para asegurar la persistencia del ataque de *L. testaceipes*. Al cabo de 22 días, los áfidos fueron retirados y preservados en alcohol para su posterior recuento. Se procedió a la transformación de los datos, Ln (x+1), para satisfacer los requisitos del ANOVA.

4.2. Tiempo a la primera oviposición y preferencias de *L. testaceipes* sobre *S. flava* y *R. maidis*

Se evaluó la conducta de oviposición de *L. testaceipes* sobre grupos de 20 áfidos de la misma especie (*S. flava* o *R. maidis*) (n = 10), usando como arena de experimentación placas petri de 5 cm de diámetro. Se registró el tiempo al primer ataque y el número de ataques durante 16 minutos de observación continua.

Adicionalmente, se observó la preferencia de oviposición de *L. testaceipes* sobre una oferta mixta de *S. flava* y *R. maidis*, colocando juntos a 20 individuos (10 de cada especie de áfido), sobre una arena comparable que la descrita en el párrafo anterior. Se registró el tiempo al primer ataque y la especie del áfido atacado (n = 12), asimismo el número de

ataques acumulados durante el periodo continuo de observación.

Se compararon los tiempos al primer ataque para cada especie a través de una prueba de t muestras independientes. A través de un test de signos se evalúa si existe preferencia por alguna de las especies de áfidos (Vaillant & Derridj, 1992).

4.3. Exito de oviposición de *L. testaceipes*

Plantas infestadas con 15 áfidos de la misma especie (n = 10), se expusieron al ataque de *L. testaceipes* por 24 horas. Posteriormente se procedió a retirar el parasitoide y después de 12 días se contó el número de momias producidas, como medida del éxito de la oviposición del parasitoide. Se comparó entre los tratamientos con *S. flava* y *R. maidis*.

5. Efecto de la temperatura sobre atributos de historia de vida de *S. flava* y *R. maidis*

Dado que los atributos de historia de vida de los áfidos pueden estar afectados por las diferencias de temperatura asociadas a la estacionalidad de las dinámicas poblacionales, se evaluó el número de ninfas producidas, la longevidad y el tiempo a la primera reproducción de *R. maidis* y *S. flava*, bajo dos regímenes de temperatura (10 y 20 °C). Cada individuo fue seguido desde su nacimiento hasta su muerte (n= 10 por tratamiento). Se registró diariamente y las ninfas producidas fueron removidas. Se realizaron las comparaciones para establecer si existen diferencias significativas debidas a la especie y el régimen de temperatura.

Resultados

1. Patrón de uso de las hojas

Los áfidos desarrollaron sus colonias en las hojas de las partes más bajas de las plantas. A medida que incrementa el tamaño poblacional y las hojas inicialmente colonizadas van muriendo, la colonia de *S. flava* se expande sobre las hojas adyacentes a la parte más baja de la planta (Figura 1).

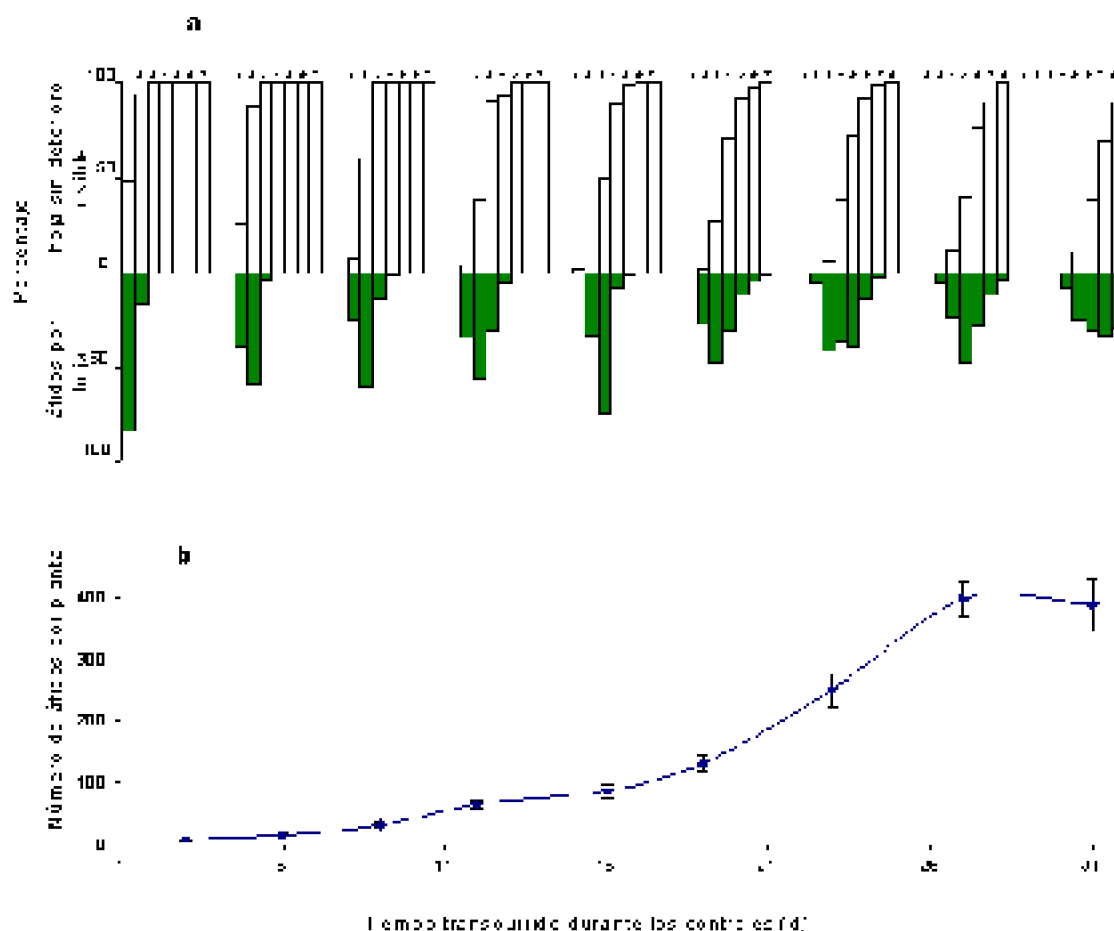


Figura 1.

Descripción del uso de *S. flava* de las plantas de *S. halepense*. **(a)** representa el porcentaje de tejido vegetal por hoja sin deterioro, así como el porcentaje de áfidos que se encuentran en cada hoja. **(b)** representa el crecimiento poblacional a lo largo del período de evaluación.

2. Interacción interespecífica áfido - áfido y con el nivel trófico superior

En cada temporada, se analizó la dinámica poblacional por especie considerando los tratamientos sin enemigos naturales (1, 2, 3) y con enemigos naturales (4, 5, 6), separadamente. Se utilizó ANOVA de medidas repetidas para analizar la información

obtenida a través de los sucesivos controles.

Durante la temporada de otoño, en ausencia de enemigos naturales, ambas especies de áfidos fueron afectadas negativamente por la presencia de la otra especie ($F_{1,20}=385.3$ *S. flava* y $F_{1,20}=87.8$ *R. maidis*; $p<0.001$ para cada especie). En los tratamientos con presencia de enemigos naturales, se observó el mismo efecto sobre ambos áfidos ($F_{1,20}=407.3$ *S. flava* y $F_{1,20}=253.6$ *R. maidis*; $p<0.001$) (Figura 2). En general se observó poca actividad de enemigos naturales en esa temporada (0 a 1 parasitoides por planta)

En la temporada de primavera, en ausencia de enemigos naturales, la densidad de *R. maidis* se vió afectada negativamente por la presencia de *S. flava* ($F_{1,20}=10.2$, $p<0.01$), en tanto *S. flava* no fue afectado significativamente por la presencia de *R. maidis* ($F_{1,20}=3.4$, $p>0.05$). En presencia de enemigos naturales, *S. flava* muestra una mayor densidad poblacional, cuando está en presencia de *R. maidis* que en su ausencia ($F_{1,16}=8.84$, $p<0.01$). En tanto, *R. maidis* reduce significativamente su densidad en presencia de *S. flava* ($F_{1,15}=304.6$, $p<0.001$) (Figura 3). En general se observó mayor actividad de enemigos naturales en esa temporada (0 a 4 parasitoides por planta)

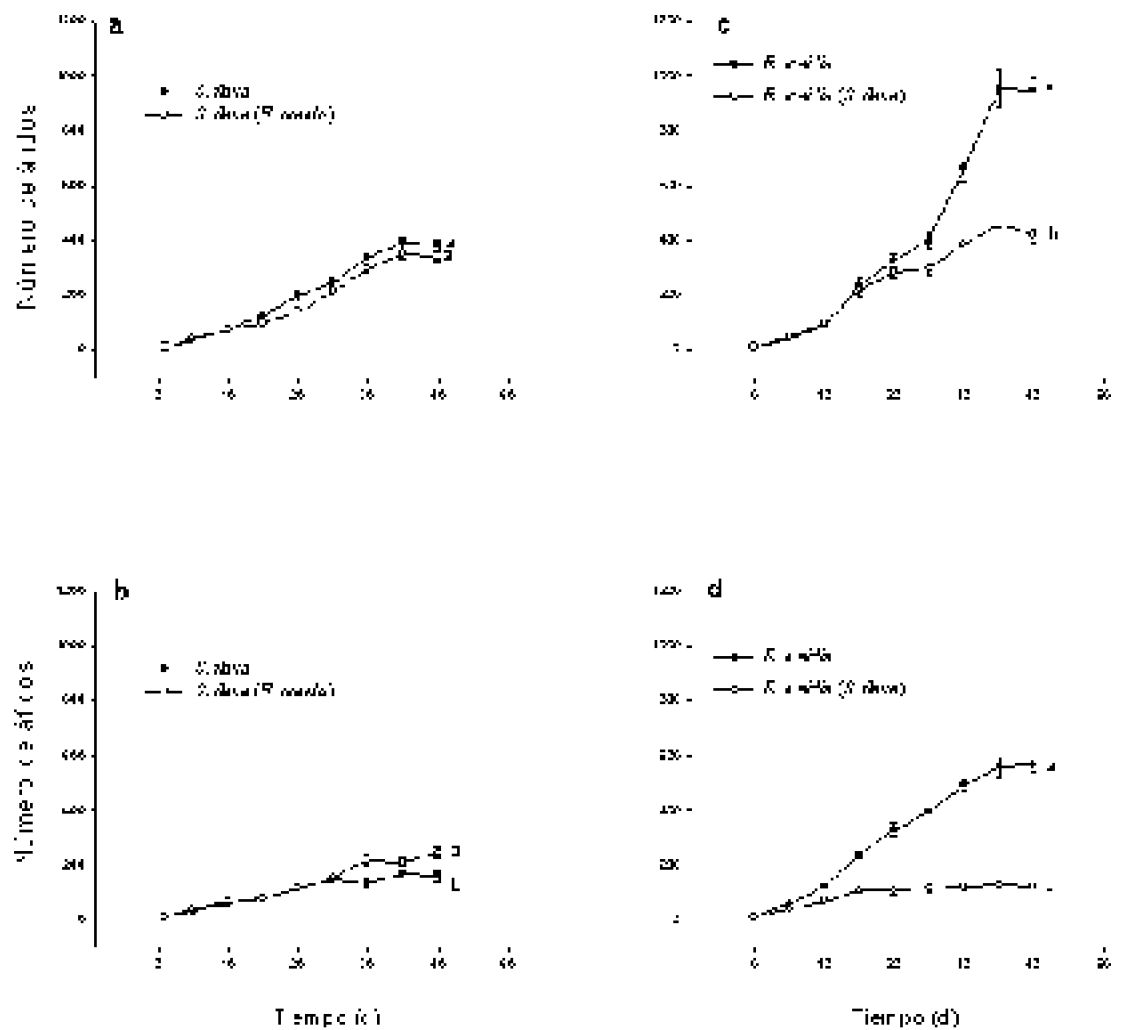


Figura 2.

Dinámicas poblacionales de *S. flava* y *R. maidis* durante el atófo. (c y c') sin enemigos naturales y (b y d) con enemigos naturales. En cada gráfico se representa una especie de áfido (●) sin interacción y, (○) con

Diferentes letras en las dinámicas poblacionales significa diferencias significativas (ANOVA de medidas repetidas, $p < 0.001$)

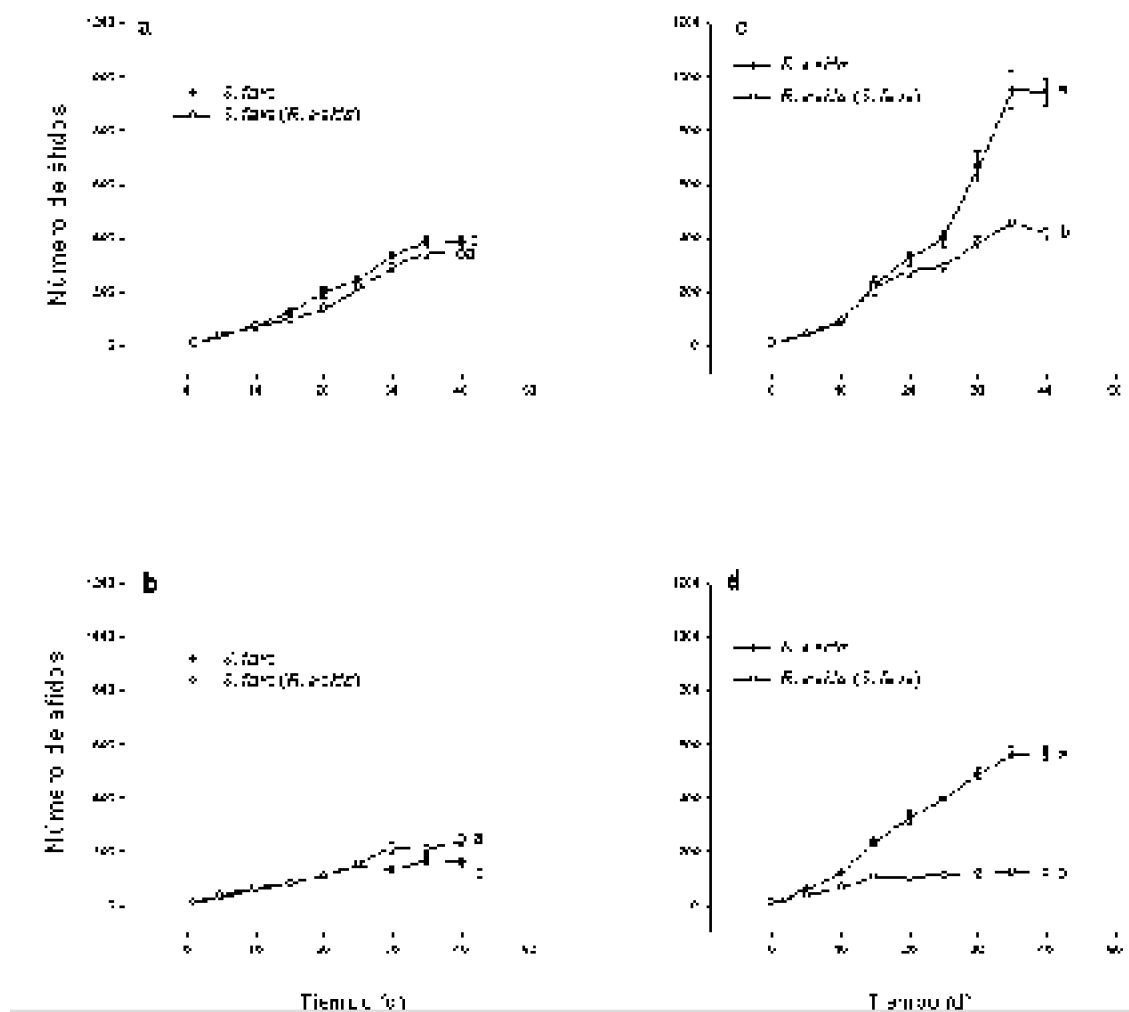


Figura 3.

Dinámicas poblacionales de *R. maidis* y *S. flava* durante la primavera. (a y c) sin enemigos naturales y (b y d) con enemigos naturales. En cada gráfico se representa una especie de áfido (—) sin interacción y, (°) con

3. Mediación de la calidad de la planta hospedera

3.1. Crecimiento poblacional de *S. flava* y *R. maidis* sobre plantas preinfestadas

A través de ANOVA de una vía se comparó las medias poblacionales debidos a los tratamientos (preinfestación con *S. flava*, *R. maidis* y sin preinfestación) para cada especie.

La densidad poblacional de *R. maidis* fue significativamente menor en el tratamiento con preinfestación de *S. flava* ($F_{2,30}=3.63$, $p<0.05$), en comparación con el control sin infestación previa. No hubo diferencias entre los otros tratamientos ($p>0.10$). La densidad poblacional de *S. flava* no fue significativamente diferente entre los tratamientos ($F_{2,30}=1.42$, $p>0.20$) (Figura 3).

3.2. Efecto de la colonización de *S. flava* y *R. maidis* sobre *S. halepense*

A través de ANOVA de una vía, se compara el efecto de la colonización de cada áfido sobre algunos atributos de la planta hospedera.

Las plantas de *S. halepense* infestadas con *S. flava* mostraron una reducción significativa en el peso total y peso de la parte aérea de la planta, así como un mayor número de hojas secas ($F_{2,42}=15.6$, $F_{2,42}=15.7$, $F_{2,42}=251.5$, y $p<0.0001$ para cada parámetro analizado respectivamente), en comparación con los otros tratamientos. Las plantas infestadas con *R. maidis* no mostraron diferencias con el control en relación a los parámetros anteriores ($p>0.1$). No hubo diferencias significativas en el número de hojas totales entre los tratamientos ($F_{2,42}=2.1$, $p>0.1$) (Tabla 1).

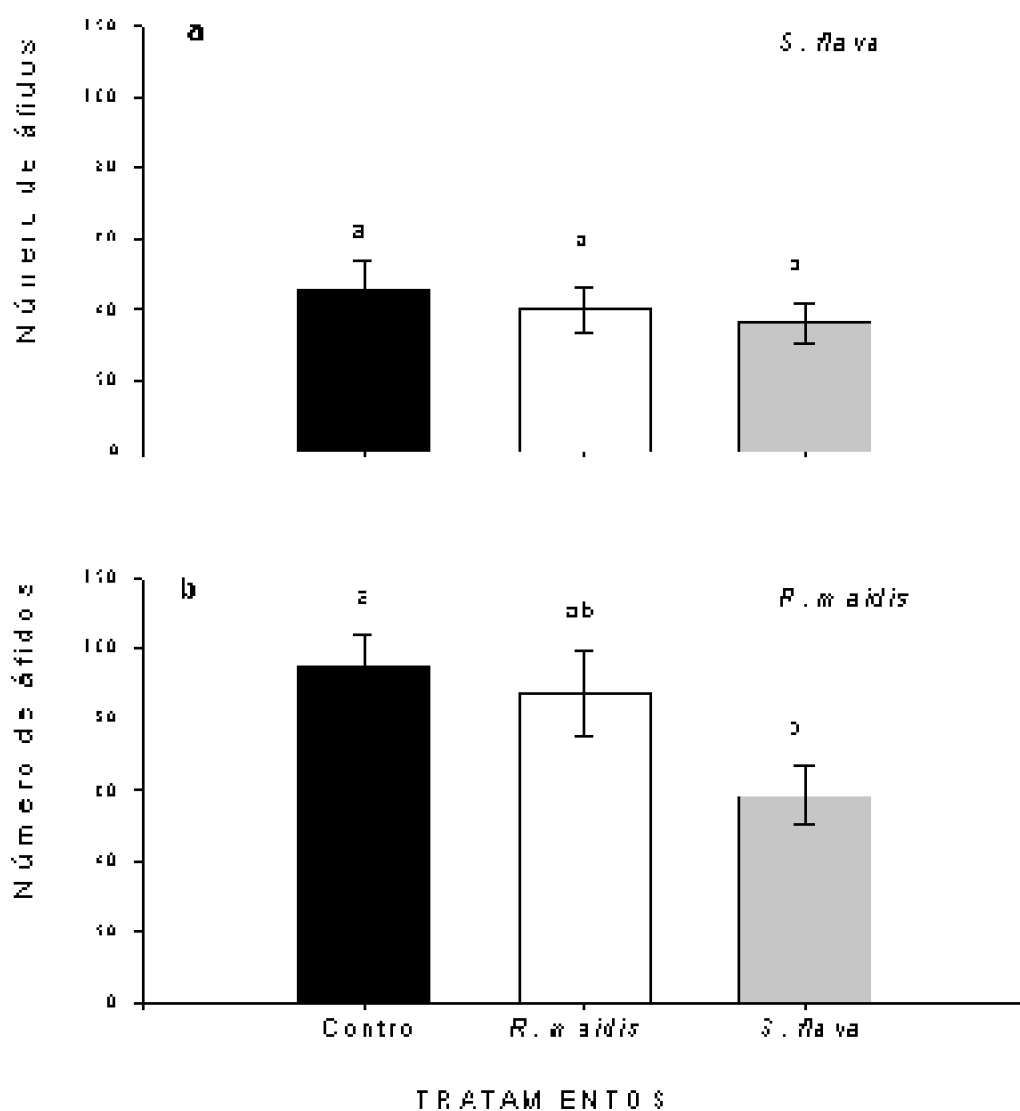


Figura 4.

Crecimiento poblacional de *S. flava* (a) y *R. maidis* (b) sobre plantas de *S. halepense* previamente infestadas con *R. maidis* (□), *S. flava* (■), o sin infestación (■)

Diferentes letras en cada gráfica significan diferencias significativas (ANOVA, $p < 0.05$)

Tabla 1. Efecto de la colonización de *S. flava* y *R. maidis* sobre plantas de *S. halepense*

TRATAMIENTO	Peso total de la planta (g)	Peso de la parte Aérea (g)	Hojas Totales	Hojas Secas
Infestación con <i>R. maidis</i>	2,88 ± 0,181a	2,64 ± 0,176a	7,66 ± 0,23a	1,46 ± 0,13a
Infestación con <i>S. flava</i>	0,99 ± 0,086b	0,86 ± 0,072b	7,8 ± 0,10a	5,83 ± 0,20b
Sin infestación	3,17 ± 0,200a	2,99 ± 0,196a	8,2 ± 0,20a	1,4 ± 0,13a

Diferentes letras por columna representan diferencias significativas, ANOVA ($p < 0.001$). Se muestra Media \pm EE

4. Mediación de los parasitoides sobre la interacción entre *S. flava* y *R. maidis*

4.1. Efecto del parasitismo por *L. testaceipes*

Los tratamientos fueron analizados para cada especie por separado, utilizando ANOVA de dos vías.

Los tratamientos que involucran *S. flava*, el tratamiento con enemigos naturales y sin *R. maidis*, fue significativamente menor que los otros tratamientos ($p < 0.05$). No hubo diferencias significativas entre los otros tratamientos ($p > 0.80$). No resultaron significativas ni la competencia ni la presencia de enemigos naturales ($F_{1,20} = 4.11$, $F_{1,20} = 3.84$ y $p > 0.05$ para cada variable respectivamente). Sin embargo, la interacción entre ambas fue significativa ($F_{1,20} = 6.61$, $p < 0.01$) (Figura 4a). Por otro lado, los tratamientos para *R. maidis* mostraron efectos significativos de la competencia

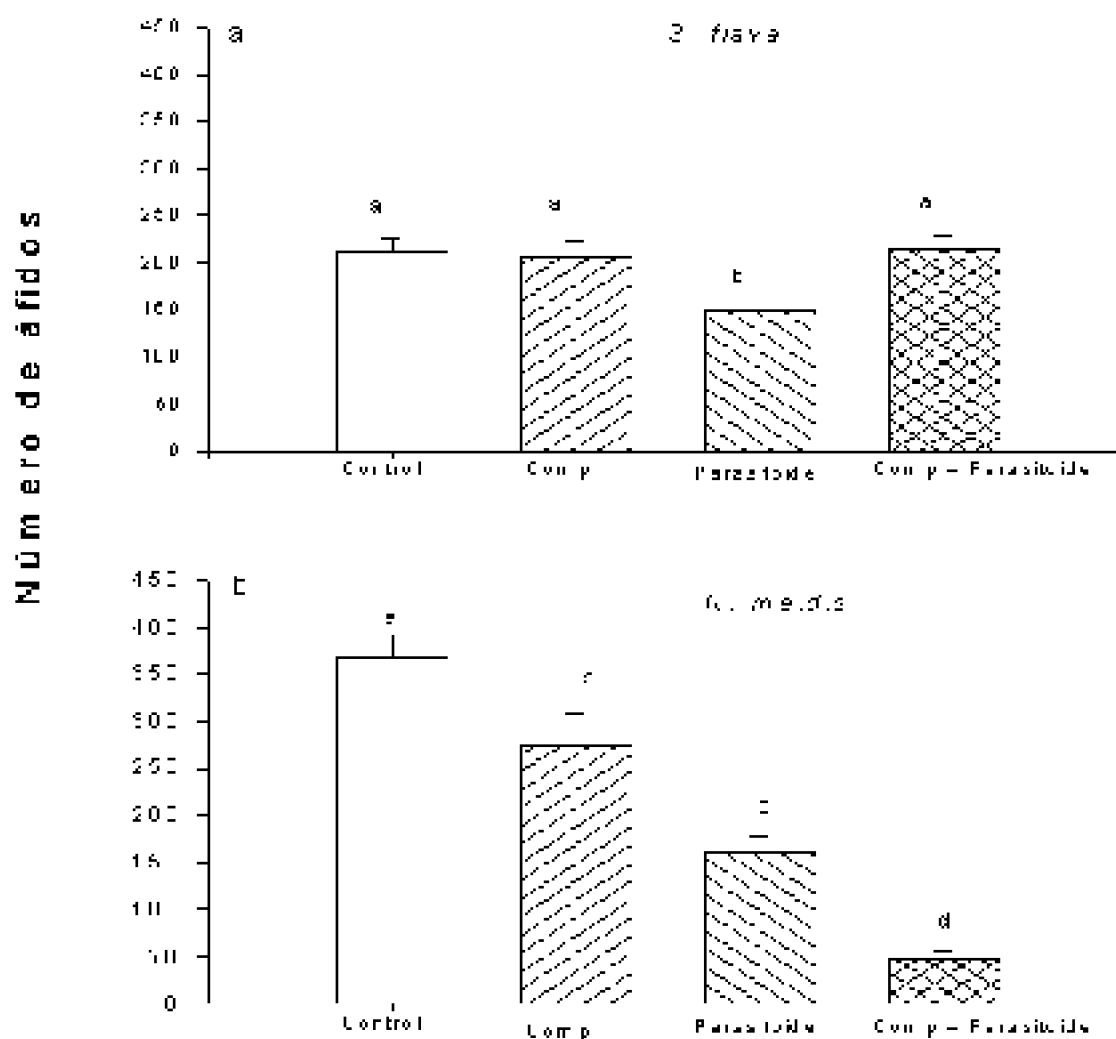


Figura 5.

Efecto del parasitoida *L. testaceipes* y de competencia interespecífica sobre los tamaños poblacionales de (a) *S. flava*, y (b) *R. maidis*. Poblaciones sin interacción, control (□); presencia de la otra especie de áfido, Comp (▨); presencia de *L. testaceipes*, parasitoida (▩); y presencia de la otra especie de áfido y del parasitoida, Comp y *L. testaceipes* (▧)

Diferentes letras en las dinámicas poblacionales significa diferencias significativas (ANOVA de medidas repetidas, $p < 0.001$)

(tratamiento presencia de *S. flava*), y de la presencia de enemigos naturales sobre el crecimiento poblacional ($F_{1,20} = 21.3$, $p < 0.001$ y $F_{1,20} = 91.5$, $p < 0.0001$, para cada factor respectivamente). Ambos efectos fueron complementarios y no fue significativa la

interacción entre ambas variables ($F_{1,20}=0.21$, $p = 0.644$) (Figura 4b)

4.2. Tiempo a la primera oviposición y preferencias de *L. testaceipes* sobre *S. flava* y *R. maidis*

Las evaluaciones para cada especie mostraron que el tiempo a la primera oviposición de *L. testaceipes* sobre *R. maidis* fue significativamente menor (prueba de t, $p<0.01$, Figura 5), mientras el número de oviposiciones fue significativamente mayor que sobre *S. flava* (prueba de t, $p<0.001$). Por otro lado, en las evaluaciones sobre los grupos mixtos de áfidos, *L. testaceipes* mostró preferencia por parasitar sobre *R. maidis* (prueba de signos, $Z(12)=2.02$, $p<0.05$) y una mayor incidencia de ataque sobre *R. maidis* (Wilcoxon matched pairs, $Z(12)=3.06$, $p<0.01$), que sobre *S. flava*.

4.3. Éxito de oviposición de *L. testaceipes*

L. testaceipes no fue capaz de parasitar exitosamente a *S. flava* (no se registraron momias), en tanto logró parasitar exitosamente a *R. maidis* (10.6 ± 0.6 , de un total de 15 áfidos iniciales).

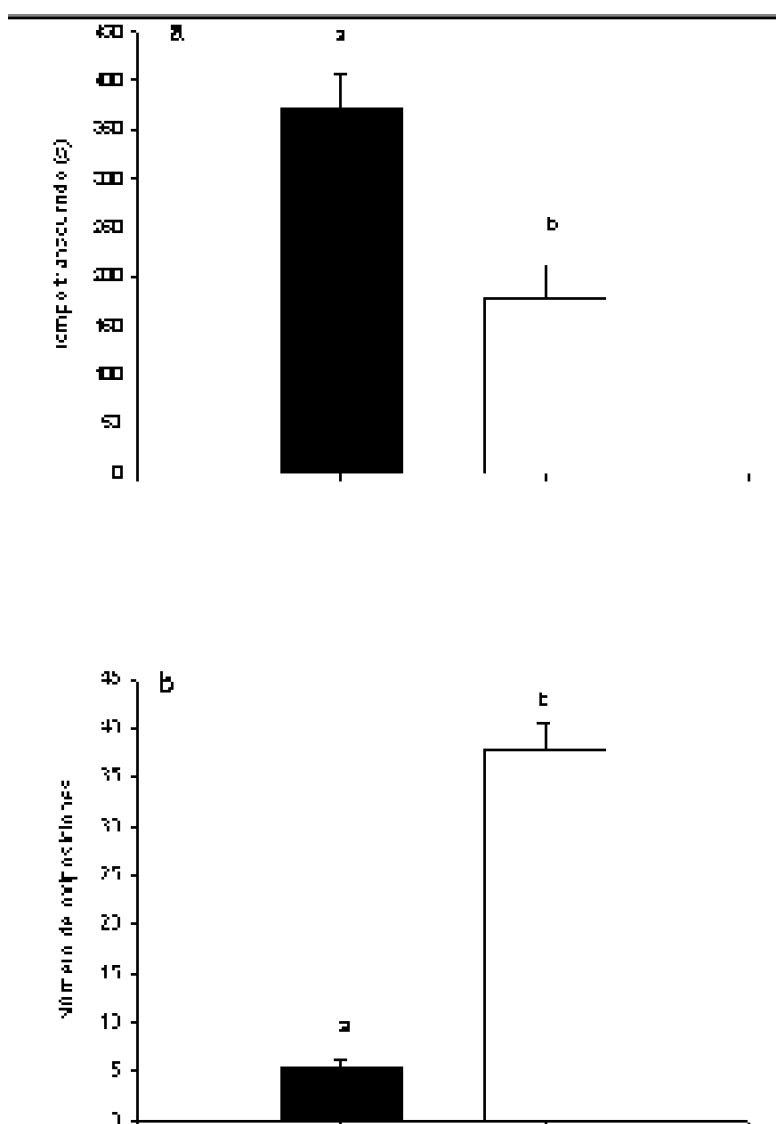


Figura 6.

Diferentes letras en las gráficas significan diferencias significativas (prueba de t, $p < 0.001$)

5. Efecto de la temperatura sobre atributos de historia de vida de *S. flava* y *R. maidis*

A través de ANOVA de dos vías se analizó el efecto de la temperatura sobre el tiempo a la primera reproducción, el número de crías y la longevidad de ambos áfidos.

S. flava mostró cambios significativos sobre los tres parámetros evaluados bajo los dos tratamientos (10° y 20°C). A 10°C, el tiempo a la primera reproducción y la

Influencia de los niveles tróficos adyacentes sobre las interacciones competitivas del Áfido introducido: *Sipha flava*

longevidad fueron significativamente mayores ($p < 0.001$ para cada parámetro), y el número de crías menor ($p < 0.05$), que a 20°C . Para *R. maidis* a 10°C , el tiempo a la primera reproducción y la longevidad fueron significativamente mayores ($p < 0.001$ para cada parámetro), que a 20°C , y no hubo diferencias significativas en el número de crías producidas ($p > 0.60$) en ambos tratamientos. A 10°C , para *S. flava* el tiempo a la primera reproducción y la longevidad fueron significativamente mayores, y el número de crías menor ($p < 0.001$ para cada parámetro), que para *R. maidis*. A 20°C , Los parámetros medidos entre *S. flava* y *R. maidis* no mostraron diferencias significativas ($p > 0.10$ para cada parámetro) (Tabla 2).

Tabla 2. Atributos de historia de vida de *S. flava* y *R. maidis* a dos regimenes de temperatura (10 y 20°C). Se representa el tiempo a la primera reproducción (TPR), las crías totales y la longevidad de cada especie de áfido.

Áfido (Temperatura)	TPR (días)	Crías totales	Longevidad (días)
<i>S. flava</i> (20°C)	$9,9 \pm 0,31^a$	$37,1 \pm 3,37^a$	$45,8 \pm 2,69^a$
<i>R. maidis</i> (20°C)	$8,1 \pm 0,45^a$	$39,9 \pm 4,48^a$	$37,1 \pm 2,16^a$
<i>S. flava</i> (10°C)	$38,6 \pm 0,97^b$	$18,6 \pm 2,27^b$	$81,3 \pm 4,05^b$
<i>R. maidis</i> (10°C)	$19,5 \pm 0,38^c$	$46,2 \pm 5,47^a$	$63,7 \pm 4,08^c$

Diferentes letras por columna representan diferencias significativas, ANOVA de dos vías ($p < 0.001$). Se muestra Media \pm EE

Discusión

Las interacciones biológicas están sujetas a diversas fuentes de variación tanto intrínsecas como extrínsecas a las especies interactuantes . La abundancia y el ensamble tanto de los usuarios como de los recursos bajo determinadas condiciones espacio-temporales pueden arrojar diferentes resultados para los organismos interactuantes (Thompson, 1988; Thompson, 1994). En nuestro sistema, la temporada de otoño, se caracterizó por bajas densidades poblacionales de *S. flava*, que apenas logró un bajo incremento poblacional en los tratamientos sin la presencia de *R. maidis*. En tanto, en los tratamientos con su putativo competidor, las poblaciones de *S. flava* fueron prácticamente desplazadas de las plantas que inicialmente compartían con *R. maidis* (Figura 1c, d). Si bien *R. maidis* sufrió también una disminución de sus densidades poblacionales debido a *S. flava*, con y sin enemigos naturales (Figura 1a, b), el efecto sobre *S. flava* fue drástico. Las bajas tasa poblacionales mostradas por *S. flava* en condiciones de terreno durante esta estación fueron corroboradas en condiciones de laboratorio al evaluar algunos atributos importantes de su historia de vida (Tabla 2). El bajo número de crías por individuo y un prolongado periodo para lograr la madurez reproductiva (tiempo a la primera reproducción), indicaría que las bajas densidades registradas en los tratamientos de *S. flava* sin *R. maidis*, corresponde al aporte de los individuos adultos colocados al inicio del experimento y que las crías producidas durante el periodo de evaluación apenas lograrían sobrevivir prácticamente sin reproducirse. Contrariamente, las poblaciones de *R. maidis* mostraron un notable crecimiento, consistente con sus atributos de historia de vida, con un menor tiempo requerido para llegar a la madurez reproductiva y con un mayor aporte de crías por individuo que apoya la dinámica

observada en condiciones de terreno. En este sentido, se sugiere que *S. flava* en la temporada otoñal (temperatura promedio cercana a 10°C), está muy restringido en sus atributos de historia de vida, y fue muy sensible a la presencia de las poblaciones crecientes de *R. maidis* en la misma planta (Figura 1c, d). Posiblemente estas claras diferencias en las dinámicas de ambas especies de áfidos estén asociadas al origen subtropical o tropical que se le asigna a *S. flava* (Medina-Gaud et al., 1965; Smith & Cermeli, 1979), a diferencia de *R. maidis*, cuyo origen corresponde a zonas templadas, a pesar de que su rango de distribución incluye con frecuencia áreas más cálidas (Blackman & Eastop, 1984). En este sentido, trabajos previos han reportado que insectos de origen tropical pueden estar restringidas en sus habilidades competitivas frente a otras especies que proceden de zonas templadas en condiciones de bajas temperaturas, debido a la tolerancia diferencial a los cambios de temperatura (Walof, 1968; Valle et al., 1989).

Algunas diferencias importantes en los resultados fueron obtenidos en la temporada de primavera. En principio, las abundancias tanto de áfidos como de parasitoides fueron mayores. Con relación a *R. maidis*, se observó que sus densidades se vieron afectadas de modo negativo por la presencia de *S. flava* en presencia o ausencia de enemigos naturales (Figura 2a, b). Sin embargo, no se evidenció que la densidad de *S. flava* fuera significativamente afectada por *R. maidis* en ausencia de enemigos naturales. En este sentido, el efecto de la interacción entre ambas especies de áfidos fue asimétrico, siendo significativamente negativo sólo para *R. maidis* (Figura 2a, c). Este resultado fue consistente con los resultados obtenidos en condiciones de laboratorio (Figura 3a, b). Trabajos previos en otros sistemas que han evaluado las posibles interacciones competitivas entre insectos han reportado resultados frecuentemente asimétricos (Lawton & Hassell, 1981; Denno et al., 1995). Por otro lado, los tratamientos de *S. flava* con enemigos naturales (con y sin *R. maidis*, Figura 2d), resultó en un incremento significativo de la densidad de *S. flava* en el tratamiento que además incluía *R. maidis* (Figura 2d). Este resultado apoya la idea que de algún modo la presencia de otra especie de áfido diluiría el potencial efecto negativo de los enemigos naturales sobre *S. flava*, más aún en condiciones en que *S. flava* no mostró ser significativamente afectado por la competencia interespecífica (Figura 2c). En este sentido, atributos de los herbívoros que le confieran defensas sea físicas, químicas o conductuales (Losey & Denno, 1998a; b; Hatle & Faragher, 1998; Krall et al., 1999), fisiológicas (Blumberg, 1997; Asgari et al., 1998), o características de los patrones de forrajeo de los enemigos naturales, así como atributos de la planta hospedera (Carter et al., 1984; Gardner & Dixon, 1985; Kareiva & Sahakian, 1990; Grevstad & Klepetka, 1992; Kauffman & Laroche, 1994; Messina et al., 1995; 1997; Clark & Messina, 1998a; b), que reflejan una preferencia diferencial de los enemigos naturales por determinados herbívoros y resultan en un efecto más intenso sobre algunas especies (Bergeson & Messina, 1997; 1998).

Mediación de la calidad de la planta hospedera

Si bien en condiciones de terreno se observó que las plantas atacada por *S. flava* mostraron un notable deterioro de las hojas sobre las cuales las colonias estaban establecidas, se evaluó si los cambios producidos en la planta contribuyen a esclarecer de algún modo los resultados encontrados. A través del experimento de preinfestación se

observó que las plantas que han sufrido el ataque previo de *S. flava* afectan negativamente a *R. maidis* sin requerir la presencia directa de *S. flava* en dicha planta (figura 3b). En este sentido, se sugiere que los cambios producidos sobre la planta hospedera estarían mediando, al menos en parte, las interacciones entre estos áfidos. En otros sistemas, hay un creciente número de casos que evidencian que la herbivoría de determinadas especies desfasadas espacial o temporalmente en el uso de plantas hospederas comunes, afectan negativamente el desempeño de otros insectos fitófagos (Hanhimäki, 1989; Karban, 1993; Karban & Baldwin, 1997).

Este resultado nos permitiría sostener que si bien en otoño *S. flava* a pesar de un bajo y decreciente número poblacional registrado en los tratamientos con *R. maidis* (Figura 1c, d), y del distinto patrón de distribución espacial intra planta que ambos áfidos muestran (ver introducción), los cambios que indujo sobre la calidad de las plantas de *S. halepense* provocaron una disminución de las poblaciones de *R. maidis*. Sin embargo, no pudimos esclarecer si esto fue consecuencia de cambios químicos que se transportan en el floema, sea a través del incremento de metabolitos de defensa o el empobrecimiento de los nutrientes.

Por otro lado, tanto cualitativamente en las plantas usadas en el experimento en terreno, así como cuantitativamente en el laboratorio (Tabla 1), se observa que debido a *S. flava*, hay una significativa reducción de la biomasa del recurso planta, con la destrucción intensa de las hojas, a diferencia de *R. maidis* que no provoca ningún impacto negativo en las variables medidas en la planta (Tabla 1). En estudios previamente reportados, muestran que el ataque de *S. flava* en diversas especies de plantas hospederas afectan negativamente diversos atributos de la planta (Breen & Teetes, 1986a; b), siendo este efecto más severo sobre plantas jóvenes (Breen & Teetes, 1990). En tanto, el ataque de *R. maidis* ha sido reportado como muy poco severo (Young & Teetes, 1977). El deterioro severo de la superficie foliar atacada por *S. flava*, recurrente sobre las partes bajas de la planta formada por hojas viejas (Long & Hensley, 1972; Holman, 1974), podría estar afectando negativamente la translocación de nutrientes, y/o producción de tejidos jóvenes de la planta, particularmente hojas nuevas, que corresponden a las áreas preferidas por *R. maidis* para establecerse (Foott, 1977; Young & Teetes, 1977, Ortega et al., 1980). De este modo, a través de la reducción intensiva del recurso, propio del modo de alimentación de *S. flava*, (Figura 6), las poblaciones de *R. maidis* pueden verse negativamente afectadas.

Mediación de los parasitoides sobre la interacción *S. flava* y *R. maidis*

Si bien los resultados muestran que en los tratamientos definidos como presencia de enemigos naturales, las poblaciones de áfidos fueron menores con relación a los tratamientos sin enemigos naturales, no se puede comparar dichos resultados directamente, ya que si bien se evidenció la visita de enemigos naturales en estos tratamientos, no se puede excluir que ocurran otros eventos que afecten la dinámica poblacional, tales como la dispersión o el arribo de nuevos individuos en estos tratamientos. Durante nuestro estudio no evidenciamos el arribo de individuos de otras especies de áfidos y no fue posible registrar el arribo o la dispersión de individuos de las especies de áfidos en estudio. Por tal razón, las comparaciones entre nuestros tratamientos sólo fueron realizadas entre grupos con y sin enemigos naturales

separadamente. Sin embargo, este diseño no permite dilucidar el rol de los enemigos naturales, en particular de *L. testaceipes*, sin la interferencia de otros factores. En este sentido, se condujo el experimento en laboratorio para evaluar el posible rol de *L. testaceipes* sobre la dinámica poblacional de los áfidos estudiados. Los resultados obtenidos bajo condiciones controladas mostraron que *R. maidis* sufre el efecto negativo de *S. flava* y de la presencia de *L. testaceipes* (Figura 4b), observándose que los efectos fueron de algún modo complementarios (Figura 4b). Adicionalmente, se observó que el efecto de *L. testaceipes* fue más fuerte que el de la competencia interespecífica. Sin embargo, la magnitud del efecto y las posibles diferencias en este sentido deben ser tomados con cuidado dado que su importancia en el laboratorio podría no reflejar la magnitud relativa de éstos factores en condiciones naturales. Por otro lado, el experimento apoyó la idea que la presencia de *L. testaceipes*, en particular cuando éstos fueron más abundantes (primavera), puede afectar negativamente sobre la población de *S. flava*, pero que tal efecto se diluye cuando la planta fue compartida con *R. maidis* (Figura 4a), un áfido hospedero sobre el cual *L. testaceipes* parasita exitosamente. Si bien a través de los experimentos complementarios (resultados 3.2), *L. testaceipes* no logra parasitar exitosamente sobre *S. flava*, en ausencia de otro áfido disponible, el parasitoide lo ataca, pudiendo perturbar y producir la remoción de áfidos de la planta hospedera, posiblemente de los individuos juveniles, sobre los cuales los parasitoides parecen tener preferencias. En este sentido, en ausencia de especies de áfidos alternativos, *L. testaceipes* concentra su actividad sobre *S. flava*, afectando negativamente su dinámica poblacional. En tanto, frente a la oferta mixta de ambos áfidos, *L. testaceipes* encuentra en menos tiempo y ovipone preferentemente sobre *R. maidis* (resultados 3.2). Otros estudios muestran que tanto la ubicación de las colonias de *R. maidis*, localizadas en la parte alta de las plantas, así como el patrón de forrajeo intra-planta de *L. testaceipes*, le posibilitarían una mayor probabilidad de encuentro de dichas colonias, en particular aquellas que se encuentran en las partes altas y expuestas de las hojas (Städler & Volkl, 1991; Gonzáles et al., 2000).

Si bien a través de los experimentos realizados no se puede evaluar directamente el efecto ni la importancia relativa sobre las dinámicas de las poblaciones de la competencia intraespecífica en relación a la interespecífica (Underwood, 1997), los resultados sugieren tanto a través de los experimentos de terreno como los realizados en el laboratorio, que la presencia de *S. flava* afecta negativamente a las poblaciones de *R. maidis*, y que dicho efecto puede estar mediado por la abundancia de enemigos naturales, en particular parasitoides, y por los cambios producidos en la planta hospedera. Por otro lado, el resultado de la interacción entre *S. flava* y *R. maidis* varía con las condiciones ambientales, en particular con los cambios asociados a la estacionalidad de la interacción. En este sentido, *S. flava* resulta ser un competidor poco eficiente en la estación otoñal donde evidencia un bajo desempeño a través de su tasa reproductiva (número de crías producidas), periodo prerreproductivo (tiempo a la primera generación), siendo quizás su origen más sub-tropical la causa de las restricciones ecofisiológicas mostradas en esta estación. Mejoras sustanciales de su desempeño en condiciones primaverales (20°C, Tabla 2), soportan esta idea. Diferente resulta ser la situación para *R. maidis* que presenta un mejor desempeño en otoño, a pesar de sufrir los efectos de los enemigos naturales, así como de compartir la planta con *S. flava*, o del daño asociado al

ataque de éste. *R. maidis* mostró tener a bajas temperaturas (10°C), un menor periodo reproductivo y una mayor producción de crías que *S. flava* en las mismas condiciones (Tabla 2), en tanto que en primavera, ambas especies no muestran valores significativamente distintos en los atributos de historia de vida evaluados (Tabla 2). En resumen, las habilidades competitivas de *S. flava* se ven afectadas por la estacionalidad de la interacción, los cambios sobre la planta hospedera y el efecto de los enemigos naturales, que redundan en una disminución de las poblaciones de *R. maidis*.

Conclusiones

- Se evidencia competencia interespecifica entre *S. flava* y *R. maidis*
- El resultado fue dependiente de la estacionalidad del sistema
- En otoño, las colonias de *S. flava* sufrieron con mayor intensidad el efecto negativo de la interacción con *R. maidis*
- En primavera, la competencia resultó asimétrica a favor de *S. flava*
- Los cambios producidos en *S. halepense* por el ataque de *S. flava* afectan a *R. maidis*
- La abundancia de *L. testaceipes* afecta negativamente a *R. maidis*
- Tanto la abundancia de *L. testaceipes* como los cambios en la planta resultaron ser factores complementarios que afectaron negativamente a *R. maidis*

Referencias bibliográficas

- Asgari, S., U. Theopold, C. Wellby & O. Otto. 1998. A protein with protective properties against the cellular defense reactions in insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 95: 3690-3695.
- Begon, M., J. L. Harper & C. R. Townsend. 1996. *Ecology: individual, populations and communities*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Bergeson, E. & F. J. Messina, 1997. Resource- versus enemy-mediated interactions between cereal aphids (Homoptera: Aphididae) on a common host plant. *Annals of the Entomological Society of America*. 90: 425-432.
- Bergeson, E. & F. J. Messina, 1998. Effect of a co-occurring aphid on the susceptibility of the Russian wheat aphid to lacewing predators. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 87: 103-108.
- Bernays, E.A. & R.F. Chapman., 1994 *Host -plant selection by phytophagous insects*. Chapman and Hall, Inc. New York
- Blackman, R.L. & Eastop, V.F. 1984. *Aphids on the World's Crops*. John Wiley & Sons, New York.
- Blumberg, D., 1997. Parasitoid encapsulation as a defence mechanism in the coccoidea (Homoptera) and its importance in biological control. *Biological Control*. 8: 225-236.
- Bonsall, M. B. & M. P. Hassell. 1997. Apparent competition structures ecological assemblages. *Nature*. 388, 6640: 371-373.

- Breen, J.P. & G. L. Teetes. 1986a Yellow sugarcane aphid (Homoptera: Aphididae) infestation duration effect on sorghum. *Journal of Economic Entomology*. 79: 1603-1605.
- Breen, J.P. & G. L. Teetes. 1986b. Relationships of yellow sugarcane aphid (*Sipha flava*) (Homoptera: Aphididae) density to sorghum [*Sorghum bicolor*] damage. *Journal of Economic Entomology*. 79: 1106-1110.
- Breen, J.P. & G. L. Teetes. 1990. Economic injury levels for yellow sugarcane aphid (Homoptera: Aphididae) on seedling sorghum. *Journal of Economic Entomology*. 83: 1008-1014.
- Brown, P. A. & R. L. Blackman, 1988. Karyotype variation in the corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis* (Fitch), species complex (Hemiptera: Aphididae) in relation to host-plant and morphology. *Bulletin of Entomological Research*. 78: 351-363.
- Carey, J. R. 1996. The incipient mediterranean fruit fly population in California: Implications for invasion biology. *Ecology*. 1690-1697.
- Carter, M. C. D. Sutherland & A. F. G. Dixon, 1984. Plant structure and the searching efficiency of coccinellid larvae. *Oecologia*. 63: 394-397.
- Clark, T. L. & F. J. Messina, 1998a. Foraging behavior of lacewing larvae (Neuroptera: Chrysopidae) on plants with divergent architectures. *Journal of Insect Behavior*. 11: 303-317.
- Clark, T. L. & F. J. Messina, 1998b. Plant architecture and the foraging success of ladybird beetles attacking the Russian wheat aphid. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 86: 153-161.
- Denno, R. F., M.S. McClure & J. R. Ott. 1995. Interspecific interactions in phytophagous insects: Competition re-examined and resurrected. *Annual Review of Entomology*. 40: 297-331.
- Dixon, A. F. G. 1998. *Aphid ecology*. Second edition. Chapman & Hall.
- Elliott, N. C., French, B. W., Burd, J. D., Kindler, S. D. & Reed, D. K. 1994. Parasitism, adult emergence, sex ratio, and size of *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Aphidiidae) on several aphid species. *Great Lakes Entomologist*. 27: 137-142.
- Feng, M. G., J. B. Johnson & S. E. Halbert, 1992. Parasitoids (Hymenoptera: Aphidiidae and Aphelinidae) and their effect on aphid (Homoptera: Aphididae) populations in irrigated grain in Southwestern Idaho. *Environmental Entomology* 21: 1433-1440.
- Fernandes, O. A., R. J. Wright & Z. B. Mayo. 1998. Parasitism of Greenbug (Homoptera: Aphididae) by *Lysiphlebus testaceipes* (Hymenoptera: Braconidae) in Grain Sorghum: Implications for Augmentative Biological Control. *Journal of Economic Entomology*. 91. 1315-1319.
- Foott, W. H., 1977. Biology of the corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis* (Homoptera: Aphididae), in Southwestern Ontario. *The Canadian Entomologist*. 109: 1129-1135.
- Fowler, S. V. & J. H. Lawton, 1985. Rapidly induced defences and talking trees: The devil's advocate position. *American Naturalist*. 126: 181-195
- Fritz, R. S., 1992. Community structure and species interactions of phytophagous insects on resistant and susceptible host plants. In Fritz, R.S. & E. L. Simms (ed). *Plant resistance to herbivores and pathogens*. The University of Chicago, Chicago.

- Fritz, R. S., C. F. Sacchi & P. W. Price, 1986. Competition versus plant phenotypes in species composition: willow sawflies. *Ecology*. 67: 1608-1618
- Gardner, S.H. & A.F.G. Dixon, 1985. Plant structure and the foraging success of *Aphidius rhopalosiphi* (Hymenoptera: Aphidiidae). *Ecological Entomology*. 10: 171-179.
- Godfray, H. C. J., 1994. *Parasitoids. Behavioral and Evolutionary Ecology*. Princeton University Press. Princeton.
- González W. L., E. Fuentes-Contreras & H. M. Niemeyer, 1998. Una nueva especie de áfido (Hemiptera: Aphididae) detectada en Chile: *Sipha flava* (Forbes). *Revista Chilena de Entomología*. 25: 87-90.
- González, W. L, E. Gianoli & H. M. Niemeyer, 2000. Plant quality versus risk of parasitism: within-plant distribution and performance of the Corn Leaf Aphid, *Rhopalosiphum maidis*. *Agricultural and forest Entomology* (Submitted)
- Grevstad, F. S. & B. W. Klepetka, 1992. The influence of plant architecture on the foraging efficiencies of a suite of ladybird beetles feeding on aphids. *Oecologia*. 92: 399-404.
- Hairton, N. G., F. E. Smith & L. B. Slobodkin, 1960. Community structure, population control and competition. *American Naturalist*. 44: 421-425.
- Hanhimäki, S. 1989. Induce resistance in mountain birch: defense against leaf-chewing insect guild and herbivore competition. *Oecologia*. 81: 242-248.
- Hatle, J. D., S. G. Faragher, 1998. Slow movement increases the survivorship of a chemically defended grasshopper in predatory encounters. *Oecologia*. 115: 260-267.
- Hayward, K. J., 1944. El pulgón amarillo de la caña de azúcar (*Sipha flava* (Forbes)) en Tucumán. *Circular de la estación agrícola de Tucuman*. 125: 1-8.
- Holman, J., 1974. *Los áfidos de Cuba*. Instituto cubano del libro, La Habana.
- Holt, R. D., 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology*. 12: 197-229.
- Hougen-Eitzman, D. & R. Karban, 1995. Mechanism of interspecific competition that result in successful control of Pacific mites following inoculations of Willamette mites on grapevines. *Oecologia*. 103: 157-161.
- Hudson, E. E. & P. Stiling. 1997. Exploitative competition strongly affects the herbivorous insect community on *Baccharis hamillifolia*. *Oikos*. 79: 521-528.
- Hudson, P. & J. Greenman, 1998. Competition mediated by parasites: biological and theoretical progress. *Trends in Ecology & Evolution*. 13: 387-390.
- Inbar, M., A. Eshel & A. Wool. 1995. Interspecific competition among phloem-feeding insects mediated by induced host-plant sinks. *Ecology*. 76: 1506-1515.
- Karban, R. & I. T. Baldwin, 1997. *Induced responses to herbivory*. The University of Chicago, Chicago.
- Karban, R., 1993. Induce resistance and plant density of a native shrub, *Gossypium thurberi*, affect its herbivores. *Ecology*. 74: 1-8.
- Karban, R., D. Hougen-Eitzmann, G. English-Loeb. 1994. Predator-mediated apparent competition between two herbivores that feed on grapevines. *Oecologia*. 97: 508-511.

- Kareiva, P. & R. Sahakian, 1990. Tritrophic effects of a simple architectural mutation in pea plants. *Nature* 345: 433-434.
- Kauffman, W. C. & S. L. Laroche, 1994. Searching activities by coccinellids on rolled wheat leaves infested by the Russian wheat aphid. *Biological Control* 4: 290-297.
- Krall, B. S., R. J. Bartelt, C. J. Lewis & D. W. Whitman, 1999. Chemical defense in the stink bug *Cosmopepla bimaculata*. *Journal of Chemical Ecology* 25: 2477-2494.
- Lawton, J. H. & D. R. Strong, 1981. Community patterns and competition in folivorous insects. *American Naturalist*. 118: 317-338.
- Lawton, J. H. & M.P. Hassell, 1981. Asymmetrical competition in insects. *Nature* 289:793-795.
- Long, W. H. & S. D. Hensley, 1972. Insect pest of sugar cane. *Annual Review of Entomology*. 17: 149-176.
- Losey, J. E. & R. F. Denno, 1998. Interspecific variation in the escape responses of aphids: Effect on risk of predation from foliar-foraging and ground-foraging predators. *Oecologia*. 115: 245-252.
- Losey, J. E. & R. F. Denno, 1998. The escape response of pea aphids to foliar-foraging predators: Factors affecting dropping behaviour. *Ecological Entomology*. 23: 53-61.
- Mack, M. C. & C. M. D'Antonio, 1998. Impacts of biological invasions on disturbance regimes. *Trends in Ecology & Evolution*, 13: 195-198.
- Matthei, O. J., 1995. Manual de las malezas que crecen en Chile. Alfabeta impresores, Santiago.
- McWhorter, Ch. G., 1989. History, biology, and control of johnsongrass. *Review in Weed Science*. 4: 85-121.
- Medina-Gaud, S., L. F. Martorell & R. R. Bonilla, 1965. Notes on the biology and control of the yellow sugarcane aphid of sugarcane, *Sipha flava* (Forbes) in Puerto Rico, pp1307-1320. En Jaime Bague (Ed.), *Proceeding of the twelfth Congress of the International Society of Sugarcane Technologists*. San Juan, Puerto Rico. Executive Committee of the I.S.S.C.T.
- Messina, F. J., T. A. Jones & D. C. Nielson, 1995. Host plant affects the interaction between the Russian wheat aphid and a generalist predator, *Chrysoperla carnea*. *Journal of the Kansas Entomological Society*. 68: 313-319.
- Messina, F. J., T. A. Jones & D. C. Nielson, 1997. Host-plant effects on the efficacy of two predators attacking Russian wheat aphids (Homoptera: Aphididae). *Environmental Entomology*. 26: 1398-1404.
- Mopper, S., T. G. Whitham & P. W. Price, 1990. Plant phenotype and interspecific competition between insects determine sawfly performance and density. *Ecology*. 71: 2135-2144.
- Moran, N. A. & T. G. Whitham. 1990. Interspecific competition between root-feeding and leaf-galling aphids mediated by host-plant resistance. *Ecology*. 71: 1050-1058.
- Nieto-Nafría, J. M., Delfino, M. A. & Mier durante, M. P. 1994. La afidofauna de la Argentina, su conocimiento en 1992. Universidad de León, León.
- Ortega, A., S.K. Vasal, J. Mihm & C. Hershey, 1980. Breeding for insect resistance in

- maize. In F.G. Maxwell & P.R. Jennings (eds.), Breeding plants resistant to insects. Wiley, New York, pp. 371-419.
- Pallini, A., A. Janssen & M. W. Sabelis. 1997. Odour-mediated responses of phytophagous mites to conspecific and heterospecific competitors. *Oecologia*. 110: 179-185.
- Settle, W. H & L. T. Wilson. 1990. Invasion by the variegated leafhopper and biotic interaction: Parasitism, competition, and apparent competition. *Ecology*. 71: 1461-1470.
- Smith, C. F. & M. M. Cermeli, 1979. An annotated list of Aphididae (Homoptera) of the Caribbean Islands and South and Central America. North Carolina Agricultural Research Service. Tech. Bull. 259: 1-131.
- Sousa, W. P., 1984. The Role of Disturbance in Natural Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 353-39
- Städler, B. & W. Völkl, 1991. Foraging pattern of two aphid parasitoids, *Lysiphlebus testaceipes* and *Aphidius colemani* on banana. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 58: 221-229.
- Starks, K. J. & K. A. Mirkes, 1979. Yellow sugarcane aphid: plant resistance in cereal crops. *Journal of Economic Entomology*. 72: 486-488.
- Starý, P., 1987. Aphidiidae. In A.K. Minks & P. Harrewijn, [eds.], *Aphids: their biology, their enemies and control*, vol. 2B. Elsevier, Amsterdam, pp. 171-184
- Starý, P., 1993. Fate of released parasitoids (Hymenoptera: Aphidinae: Braconidae) for biological control of aphids in Chile. *Bulletin of Entomological Research* 3: 633-63
- Starý, P., J. P. Lyon & F. Leclant. 1988. Post-colonisation host range of *Lysiphlebus testaceipes* in the Mediterranean area (Hymenoptera, Aphidiidae). *Acta Entomologica Bohemoslovaca*. 85: 1-11
- Starý, P., M. Gerding, H. Norambuena & G. Remaudière, 1993. Environmental research on aphid parasitoid biocontrol agents in Chile (Hym., Aphidiidae; Hom., Aphidoidea). *Journal Applied of Entomology* 115: 292-306
- Stewart, A. J. 1996. Interspecific competition reinstated as an important force structuring insect herbivore communities. *Trends in Ecology and Evolution*. 11: 233-234.
- Strong, D. R. 1984. Exorcising the ghost of competition past: phytophagous insects, In *Ecological communities*. ed Strong, D. R. et al. Princeton University press.
- Strong, D. R., J. H. Lawton & T. R. E. Southwood. 1984. *Insect on plants; Community patterns and mechanisms*. Blackwell.
- Tallamy, D. W. & M. J. Raupp. 1991. *Phytochemical inductin by herbivores*. John Wiley & Sons Inc. New York
- Thompson, J. N. 1988. Variation in interspecific interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 65-87
- Thompson, J. N. 1994. *The coevolutionary process*. University of Chicago, Chicago.
- Underwood, A. J. 1997. *Experiments in ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Vaillant, J. & S. Derridj. 1992. Statistical analysis of insect preference in two-choice experiments. *Journal of Insect Behavior* 5: 773-781.
- Valle, R. R., E. Kuno & F. Nakasuji. 1989. Competition between laboratory populations of green leafhopper, *Nepthotettix* spp. (Homoptera: Cicadellidae). *Research in Population Ecology*. 31:53-72.
- Vitousek, P M. 1990. Biological invasions and ecosystem processes: Towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos* 57: 7-13.
- Waloff, N. 1968. Studies on the insect fauna on Scotch broom *Sarothamnus scoparius* (L.) Wimmer. *Advance in Ecology Research*. 5: 87-209.
- Webster, J. A.; C. Inayatullah; M. Hamissou, K. A. Mirkes. 1994. Leaf pubescence effects in wheat on yellow sugarcane aphids and greenbugs (Homoptera: Aphididae). *Journal of Economic Entomology*. 87: 231-240.
- Wratten, S., 1992. Population regulation in insect herbivores - top-down or bottom-up?. *New Zealand Journal of Ecology*. 16:145-147.
- Young, W. R. & G. L. Teetes, 1977. Sorghum entomology. *Annual Review of Entomology* 22:193-218.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. 3rd edition. Prentice Hall. New Jersey.