

CONCENTRACION DE RECURSOS: EFECTO DEL TAMAÑO DEL PARCHE
SOBRE LA DENSIDAD DE INSECTOS HERBIVOROS

Tesis
entregada a la
Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al grado de
Magister en Ciencias Biológicas con Mención en Ecología

Facultad de Ciencias

por

AUDREY A. GREZ

1991

Tutor: Dr. Roberto H. González

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 la candidata

AUDREY A. GREZ

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como requisito de tesis para el grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Ecología.

Tutor de Tesis

Roberto H. González



Comisión Informante de Tesis

Lafayette Eaton



Daniel Frías

Fabián Jaksic

Doris Soto



AGRADECIMIENTOS

Esta Tesis es el resultado del estímulo y apoyo de mucha gente durante mi formación universitaria. Agradezco a mi Tutor, Dr. Roberto H. González, por la confianza depositada en mí durante la Tesis. Sin duda, él facilitó el desarrollo de la misma. A los profesores que en alguna etapa de la Tesis colaboraron con sugerencias para mejorarla: Daniel Frías, Fabián Jaksic, Doris Soto e Italo Serey, quien además actuó como tutor patrocinante. En particular, agradezco a Fabián quien me acompañó durante todo el proceso con críticas muy estimulantes.

Quién no formó parte de mi comité, por razones obvias, pero ha sido tácitamente parte de él, fundamental para el desarrollo de la Tesis, y a lo largo de toda mi vida universitaria y personal es Javier Simonetti. El tuvo que soportar los momentos difíciles más allá de "los horarios de oficina". A él debo este momento. A Javier y a Gabriela dedico esta Tesis.

Al personal del Fundo La Rinconada, de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales de la Universidad de Chile, por la atención prestada durante mis experimentos. Particularmente agradezco a Fernando Oyanedel, administrador del Fundo, quien siempre hizo todos los

esfuerzos por facilitar mi estadía y el desarrollo de mi estudio. Daniel Flores fue mi compañero de trabajo. Con toda su experiencia de agricultor y su gran entusiasmo aseguró el buen desarrollo del experimento. Me siento con suerte al haber podido trabajar con él.

Mis amigos y compañeros del Laboratorio de Ecología Terrestre de esta Facultad han sido siempre un apoyo. Especiales agradecimientos a Ramiro Bustamante por sus valiosos comentarios y críticas siempre constructivas.

Gracias a todos aquellos que voluntariamente accedieron a acompañarme a terreno, pasar horas de calor y perder algunas gotas de sangre alimentando a los zancudos: Susana Maldonado, Rodrigo Vásquez, Luis Ebensperguer, Verónica Bilbao, Alan Walkowiak, Fernando Novoa y M. Victoria López. M. Victoria me asesoró en el estudio de aves predatoras.

La asesoría estadística se la agradezco a Hernán Miranda y Luis Barrales; la determinación taxonómica de hierbas a Sebastián Teillier. Peter Feinsinger revisó críticamente el Apéndice B.

La Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias me otorgó Becas de Colaboración Académica durante todos mis estudios de Magister. La etapa final de mi Tesis fue financiada por el proyecto 91-028 de la Oficina de Coordinación Ejecutiva de Postgrado de la Universidad de Chile.

INDICE

AGRADECIMIENTOS	i
LISTA DE TABLAS	v
LISTA DE FIGURAS	vi
RESUMEN	viii
INTRODUCCION	1
METODOS	10
Sitio de estudio	10
Sustrato experimental	10
Diseño experimental	11
Patrones	15
Herbívoros	15
Herbivoría	18
Diversidad, homogeneidad y riqueza de especies	18
Otras variables	19
a) Calidad de las plantas	19
b) Predadores	20
Procesos	21
Inmigración y emigración	21
a) Colonización por adultos	21
b) Dispersión de juveniles	21
Análisis de datos	22

RESULTADOS	25
Patrones	25
Herbívoros	25
a) Especies de herbívoros y distribución temporal.....	25
b) Densidad de herbívoros	28
Herbivoría	36
Diversidad, homogeneidad y riqueza de especies	40
Otras variables	52
a) Calidad de las plantas	52
b) Predadores	53
Procesos	57
Inmigración y emigración	57
a) Colonización por adultos	57
b) Dispersión de juveniles	58
DISCUSION	60
Patrones de densidad	63
Causalidad	63
Otras variables	63
Dispersión de herbívoros	64
Diversidad de herbívoros	72
Conclusiones finales	74
REFERENCIAS	76
APENDICE A: Análisis de varianza para densidad de herbívoros	82
APENDICE B: Riqueza de especies de insectos herbívoros y tamaño de parche de vegetación huesped	88

LISTA DE TABLAS

TABLA	1. Respuesta de herbívoros al tamaño del parche de sus plantas huéspedes	3
TABLA	2. Vegetación herbácea vecina a grillas experimentales	14
TABLA	3. Densidad de insectos herbívoros	27
TABLA	4. ANOVA de dos vías para el efecto del bloque y del tamaño del parche sobre la diversidad (H'), homogeneidad (J') y riqueza de especies (S) de insectos herbívoros	42
TABLA	5. Calidad de la planta según tamaño de parche: tamaño y peso final	52
TABLA	6. Coeficiente de correlación (r) entre el número de herbívoros/planta y el número de predadores/planta	55
TABLA	7. ANOVA de dos vías para el efecto del bloque y del tamaño del parche sobre la colonización por adultos de <u>P. xylostella</u>	58
TABLA	8. Recapturas de larvas de <u>Plutella xylostella</u> en parches de 4, 16 y 64 plantas	59

LISTA DE FIGURAS

FIGURA	1. Distribución espacial de parches experimentales	12
FIGURA	2. Estimación del número de muestras	
	a) Bloque 1	16
	b) Bloque 2	17
FIGURA	3. Densidad de herbívoros / planta según tamaño de parche	29
FIGURA	4. Densidad de especies de herbívoros / planta según tamaño de parche	
	a) <u>Brevicoryne brassicae</u>	30
	b) <u>Myzus persicae</u>	31
	c) <u>Pieris brassicae</u>	32
	d) <u>Plutella xylostella</u>	33
FIGURA	5. Biomasa de <u>Brevicoryne brassicae</u> / planta según tamaño de parche.....	34
FIGURA	6. Herbivoría por parche según tamaño de parche	38
FIGURA	7. Herbivoría por planta según tamaño de parche	39
FIGURA	8. Diversidad de herbívoros según tamaño de parche	44
FIGURA	9. Homogeneidad de herbívoros según tamaño de parche	45
FIGURA	10. Riqueza de especies de herbívoros según tamaño de parche	46
FIGURA	11. Curvas de dominancia de especies de herbívoros según tamaño de parche	
	a) 28 de Noviembre	48
	b) 18 de Diciembre	49
	c) 2 de Enero	50
	d) 31 de Enero	51
FIGURA	12. Densidad de artrópodos predadores / planta según tamaño de parche	54

FIGURA 13. Colonización por adultos de <u>Plutella xylostella</u> según tamaño de parche	57
FIGURA 14. Densidad de herbívoros por planta en parches de distinto tamaño según tipo de dispersión del herbívoro	66
FIGURA 15. Densidad de herbívoros por planta en parches de distinto tamaño según tipo de dispersión de adultos y juveniles	68

RESUMEN

La hipótesis de concentración de recursos (Root 1973) postula que los insectos herbívoros especialistas son más abundantes en parches vegetacionales grandes, monoespecíficos y/o densos, debido a que los individuos los encuentran con mayor facilidad y permanecen en ellos por mayor tiempo. Además, los insectos herbívoros debieran ser menos diversos en este tipo de parches ya que unas pocas especies monopolizarían el recurso. A la fecha, aún no han emergido generalidades con respecto al efecto del patrón espacial de las plantas sobre la densidad y diversidad de insectos herbívoros. La mayoría de los escasos estudios han confundido diferentes variables del patrón espacial de las plantas. Por ejemplo, tamaño del parche y diversidad frecuentemente no han sido separados, lo que impide el análisis del efecto de cada una de estas variables por separado.

Esta tesis pone a prueba la hipótesis de Root. En particular, se analiza si el tamaño del parche vegetacional afecta la densidad y diversidad de insectos herbívoros y se investigan los procesos de colonización y emigración en parches de diferente tamaño.

El estudio se llevó a cabo entre Agosto de 1989 y Enero de 1990, en la Estación Experimental Agronómica, de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales de la Universidad de Chile, 40 k NO de Santiago. El experimento consistió en analizar la respuesta numérica de insectos herbívoros en parches de tamaño diferente sembrados con repollo (Brassica oleracea var. capitata). Durante una estación del cultivo (aproximadamente 4 meses) y aproximadamente cada 2 semanas, se evaluó la densidad y diversidad de insectos herbívoros por planta en parches de 4, 16, 64 y 225 repollos. Además se realizó un estudio de captura-recaptura de larvas de Plutella xylostella (L.) (Lepidoptera: Plutellidae) para establecer la inmigración y emigración en los distintos parches. La colonización de adultos se evaluó con trampas pegajosas. Paralelamente se evaluó la calidad de las plantas y densidad de predadores en los parches, puesto que estas variables podrían haber afectado la selección de hábitat por parte de los herbívoros.

Los herbívoros no discriminan entre parches de distinto tamaño. Ni las densidades totales de herbívoros, ni las específicas difieren significativamente entre parches. Sin embargo, las diversidades son menores en parches más pequeños, debido a su menor riqueza de especies. Las larvas de P. xylostella no migran entre parches y los adultos colonizan por igual parches de distinto tamaño; de manera que la distribución de

juveniles depende del comportamiento de dispersión del adulto.

La hipótesis de concentración de recursos se cumpliría sólo para insectos con capacidad de dispersión limitada en relación a la escala espacial del parchamiento. Es decir, la hipótesis de concentración de recursos sería organismo-dependiente.

INTRODUCCION

La distribución, abundancia y riqueza de especies de insectos herbívoros está determinada en parte por la textura de la vegetación (sensu Root 1985), ésto es, por la densidad, diversidad y tamaño del parche de sus plantas huéspedes (Bach 1980a, 1984, 1988a, Cromartie 1975, Pimentel 1961, Risch 1981, Risch et al. 1983, Root 1973, Tahvanainen & Root 1972). Root (1973) propuso la hipótesis de concentración de recursos, donde plantea que los insectos herbívoros especialistas serían más abundantes en parches de plantas huéspedes monoespecíficos, grandes y/o densos. Este fenómeno se debería a que los insectos encontrarían estos parches con mayor probabilidad y permanecerían en ellos por mayor tiempo en relación a parches diversos, chicos o poco densos (Root 1973). Además, Root (1973) plantea que pocas especies de herbívoros especialistas dominarían numéricamente en este tipo de parches con la consecuente baja diversidad y homogeneidad.

Si bien los insectos herbívoros tienden a ser más abundantes en parches vegetacionales monoespecíficos grandes (Cromartie 1975, Kareiva 1985, Risch 1981), no es posible generalizar sobre la respuesta de diferentes

especies de herbívoros a los patrones de distribución de sus plantas huéspedes. Por ejemplo, con respecto a la densidad de plantas huéspedes, los insectos herbívoros asociados a plantas con bajas densidades pueden presentar abundancias mayores (Thompson & Price 1977), o bien abundancias menores (Ralph 1977) que los asociados a plantas que crecen en altas densidades. Respecto a la diversidad vegetal, parches diversos presentan generalmente, pero no siempre, una menor abundancia de insectos herbívoros que parches monoespecíficos (Bach 1980a, 1980b, Risch 1980, 1981, Root 1973).

El tamaño del parche de plantas huéspedes es otro de los atributos importantes para los insectos herbívoros. La hipótesis de concentración de recursos (Root 1973) plantea que los insectos herbívoros deberían ser más abundantes en plantas creciendo en parches de tamaño mayor. Sin embargo, los insectos herbívoros responderían al tamaño del parche en forma individualista, dependiendo de la especie e incluso de la generación de insectos dentro de una misma especie (Tabla 1, Bach 1986). Los herbívoros pueden alcanzar densidades mayores en parches grandes, en parches pequeños o simplemente no discriminar entre parches de tamaño diferente (Tabla 1). Así, la hipótesis de concentración de recursos no parece cumplirse generalmente (Kareiva 1983, Stanton 1983).

TABLA 1. Respuesta de herbívoros al tamaño de parche de sus plantas huéspedes (Modificado de Kareiva 1983). Cambio se refiere a un aumento (+), disminución (-) o igualdad (=) en densidad de herbívoros (#/planta) al aumentar el tamaño del parche.

Herbívoro	Planta huésped	Tamaño de parche	Cambio	Referencia
COLEOPTERA				
<i>Acalymma innubum</i> (Chrysomelidae)	<i>Cayaponia americana</i>	parches naturales 0.6-24.5 m ²	+	1
<i>Acalymma vittatum</i> (Chrysomelidae)	<i>Cucurbita maxima</i>	1, 4, 16, 36, 64, 100, 144 plantas	-	2
	<i>Cucurbita maxima</i>	4, 16, 64 plantas	-/=	3
<i>Diabrotica undecimpunctata</i> (Chrysomelidae)	<i>Cucurbita maxima</i>	1, 4, 16, 36, 64, 100, 144 plantas	+	2
	<i>Cucurbita maxima</i>	4, 16, 64 plantas	=	3
<i>Diabrotica virgifera</i> (Chrysomelidae)	<i>Cucurbita maxima</i>	1, 4, 16, 36, 64, 100, 144 plantas	+	2
	<i>Cucurbita maxima</i>	4, 16, 64 plantas	=	3
<i>Phyllotreta cruciferae</i> (Chrysomelidae)	<i>Brassica oleraceae</i>	1, 10, 100 plantas	+	4
	<i>Brassica oleraceae</i>	1, 4, 8, 16 plantas	+	5
<i>Phyllotreta striolata</i> (Chrysomelidae)	<i>Brassica oleraceae</i>	1, 10, 100 plantas	+	4
	<i>Brassica oleraceae</i>	1, 4, 8, 16 plantas	+	5
DIPTERA				
<i>Dasineura kiefferiana</i> (Cecidomyiidae)	<i>Chamerion angustifolium</i>	parches naturales 1/4-7050 m ²	=	6
HEMIPTERA				
<i>Calocoris norwegicus</i> (Miridae)	<i>Chamerion angustifolium</i>	parches naturales 1/4-7050 m ²	=	6
<i>Craspedolepta subpuncta</i> (Psyllidae)	<i>Chamerion angustifolium</i>	parches naturales 1/4-7050 m ²	+	6
<i>Philaenus spumarius</i> (Cercopidae)	<i>Chamerion angustifolium</i>	parches naturales 1/4-7050 m ²	=	6
HOMOPTERA				
<i>Amplicephalus simplex</i> (Cicadellidae)	<i>Chamerion angustifolium</i>	parches naturales 50-10000 m ²	+	7
<i>Apelonema simplex</i> (Cicadellidae)	<i>Chamerion angustifolium</i>	parches naturales 50-10000 m ²	+	7

TABLA 1 (cont.)

Delphacodes detecta (Delphacidae)	Spartina patens	parches naturales 50-10000 m ²	=	7
Destria bisignata (Cicadellidae)	Chamerion angustifolium	parches naturales 50-10000 m ²	=	7
Macrosiphum euphorbiae (Aphididae)	Chamerion angustifolium	parches naturales 1/4-7050 m ²	=	6
Megamelus lobatus (Delphacidae)	Spartina patens	parches naturales 50-10000 m ²	-	7
Tumidagena minuta (Delphacidae)	Spartina patens	parches naturales 50-10000 m ²	+	7
HYMENOPTERA				
Tenthredo colon (Tenthredinidae)	Chamerion angustifolium	parches naturales 1/4-7050 m ²	-	6
LEPIDOPTERA				
Depressaria pastinacella (Decophoridae)	Pastinaca sativa	plantas aisladas versus parches de hasta 36 m de diámetro	+	8
Mompha raschkiella (Momphidae)	Chamerion angustifolium	parches naturales 1/4-7050 m ²	=	6
Pholisora catullus (Hesperiidae)	Chenopodium album	4, 16, 64 plantas	-	9
Pieris rapae (Pieridae)	Brassica oleraceae	1, 10, 100 plantas	-	4
	Brassica oleraceae	1, 4, 8, 16 plantas	-	5
		4, 9, 16, 64, 81 plantas	-	10
Plutella xylostella (Plutellidae)	Brassica oleraceae	4, 9, 16, 64, 81 plantas	+	10
THYSANOPTERA				
Thrip sp.	Chamerion angustifolium	parches naturales 1/4-7050 m ²	+	6

Referencias: 1, Bach (1984); 2, Bach (1988a); 3, Bach (1988b); 4, Cromartie (1975); 5, Kareiva (1985); 6, MacGarvin (1982); 7, Denno et al. (1981); 8, Thompson (1978); 9, Capman et al. (1990); 10, Maguire (1983).

Las respuestas heterogéneas de diferentes especies de insectos herbívoros a los patrones de distribución espacial de sus plantas huéspedes hace necesario entender los mecanismos que regulan dichas respuestas (Cain 1985). De hecho, si bien la hipótesis de concentración de recursos fue planteada hace más de una década, sólo recientemente se han puesto a prueba los mecanismos propuestos por Root (Bach 1984, 1988b, Kareiva 1985). La variación en la abundancia de insectos herbívoros en relación al patrón espacial de sus plantas huéspedes se debería principalmente a los patrones de dispersión de los insectos, sobre todo en sistemas de plantas efímeras, donde los herbívoros no tendrían tiempo suficiente para reproducirse in situ. (Bach 1980a, Kareiva 1983, 1985, Risch 1981, Root 1973, Stanton 1983). Dispersión se define como aquellos movimientos de corto alcance de los individuos al interior de un hábitat, entre plantas o entre parches de plantas, lo que se traduce en inmigración o emigración de los individuos en los parches (Hassell & Southwood 1978). Janzen (1968) postula que las plantas podrían actuar como islas para los insectos herbívoros. El número de insectos por planta representaría un balance entre tasas de inmigración y emigración y estas tasas podrían variar con factores tales como tamaño del parche o aislamiento.

Sin embargo, a la fecha no hay acuerdo sobre cuál es la importancia de la inmigración y emigración en

determinar las abundancias de insectos asociados a parches de diferente tamaño. Supuestamente, parches grandes tendrían una tasa mayor de inmigración de insectos y una tasa menor de emigración que parches más pequeños (Root 1973). Por ejemplo, Phyllotreta crucifera y P. striolata (Coleoptera: Chrysomelidae) son más abundantes en parches grandes de crucíferas; en cambio, Pieris rapae (Lepidoptera: Pieridae) alcanza densidades mayores en parches pequeños (Cromartie 1975, Maguire 1983). Cromartie (1975) supone que las tasas de inmigración diferenciales de estas especies explicarían sus abundancias diferentes en parches de tamaño distinto: Phyllotreta sp. inmigran relativamente más a parches más grandes y P. rapae a parches más chicos. Kareiva (1985) en cambio sugiere que las tasas de emigración determinarían las diferencias en densidades de insectos herbívoros en parches que varían en tamaño. De hecho, P. crucifera y P. striolata presentan tasas de inmigración similares pero tasas de emigración significativamente menores en parches grandes que en parches pequeños (Kareiva 1985). Por otra parte, para parches que difieren en diversidad vegetal, donde los insectos herbívoros son más abundantes en parches menos diversos, se ha postulado que la emigración explicaría principalmente las diferencias en abundancias de insectos. Tanto Bach (1980) como Risch (1981) encontraron que la inmigración no difería entre mono y policultivos, concluyendo que la emigración sería la causa principal de

las menores abundancias de herbívoros en policultivos.

La falta de generalizaciones empíricas y teóricas con respecto al efecto de la distribución espacial de la vegetación sobre los insectos herbívoros (Kareiva 1983) y, en particular, con respecto al efecto del tamaño del parche, podría atribuirse en primer lugar, a la escasez de trabajos en esta línea. En Chile particularmente, existen antecedentes al respecto sólo para el matorral esclerófilo, en donde se ha evaluado directa o indirectamente el efecto de la diversidad y del tamaño del parche de plantas sobre los insectos herbívoros (Fuentes *et al.* 1981, Poiani & Fuentes 1985). En segundo lugar, varios de estos estudios padecen de limitaciones metodológicas. Generalmente se ha mezclado más de una variable en el diseño de los experimentos destinados a contrastar la hipótesis de Root (Bach 1988a, 1988b). Por ejemplo, diversidad de la vegetación y tamaño del parche han sido frecuentemente confundidos (e.g., Bach 1984, Cromartie 1975, Raupp & Denno 1979). Cada una de estas variables por separado podría tener un efecto sobre la fauna asociada. Si se tratan en conjunto no es posible distinguir en qué medida cada una de ellas determina las abundancias de los herbívoros. Esto hace necesario la realización de experimentos que mantengan controladas las variables en forma independiente. Por otra parte, la mayoría de los trabajos estudian el comportamiento de sólo una o dos especies de herbívoros y no del conjunto de

especies de insectos herbívoros asociadas al parche (véase Cromartie 1975 para una excepción). La hipótesis de Root (1973) hace predicciones con respecto al número de especies y sus abundancias relativas que necesariamente requieren de un conocimiento completo de la fauna asociada. Esto es precisamente lo que se lleva a cabo en esta tesis.

El objetivo general de esta tesis es determinar si el tamaño del parche vegetacional influye en la densidad y diversidad de insectos herbívoros y analizar los posibles mecanismos que dan cuenta de los resultados. Para ello, a) se analizan las respuestas numéricas totales y relativas de los insectos frente a parches de distinto tamaño y b) se observa la colonización y emigración de insectos herbívoros en parches de tamaño diferente. Esta tesis, por lo tanto, constituye una contrastación empírica y experimental de la hipótesis de concentración de recursos de Root (1973), donde se analiza el tamaño del parche, permaneciendo todas las demás variables constantes, de manera de superar los problemas metodológicos en que han incurrido los análisis previos.

Bajo las condiciones descritas, si la hipótesis de concentración de recursos se cumple debiera observarse que parches mayores presenten una mayor densidad de insectos herbívoros por planta que parches más pequeños. Unas pocas especies de herbívoros debieran alcanzar densidades relativas mayores en parches grandes, ésto es, la

diversidad (H') y homogeneidad (J') de insectos debiera disminuir a medida que aumente el tamaño del parche. Los insectos de parches más grandes debieran mostrar una inmigración mayor y una emigración menor que insectos de parches pequeños.

METODOS

SITIO DE ESTUDIO

El estudio se realizó en la Estación Experimental Agronómica de la Universidad de Chile (33° 30' S, 70° 54' W), 40 km SO Santiago, entre Agosto de 1989 y Enero de 1990. Este sitio está destinado al cultivo de frutales y maíz, y a ganadería. En las áreas vecinas se cultivan hortalizas.

SUSTRATO EXPERIMENTAL

Las pruebas experimentales para poner a prueba la hipótesis de Root (1873) se han realizado generalmente estudiando agroecosistemas (Altieri 1985), donde es posible controlar todas las variables en forma independiente. En la mayoría de los casos se han estudiado los insectos herbívoros asociados a crucíferas (e.g. Brassica oleracea var. acephala, Cromartie 1973, Kareiva 1985, Maguire 1983). Por una serie de ventajas prácticas y con fines comparativos, el presente trabajo analizó la respuesta de los insectos herbívoros asociados a B. oleracea var. capitata, repollo.

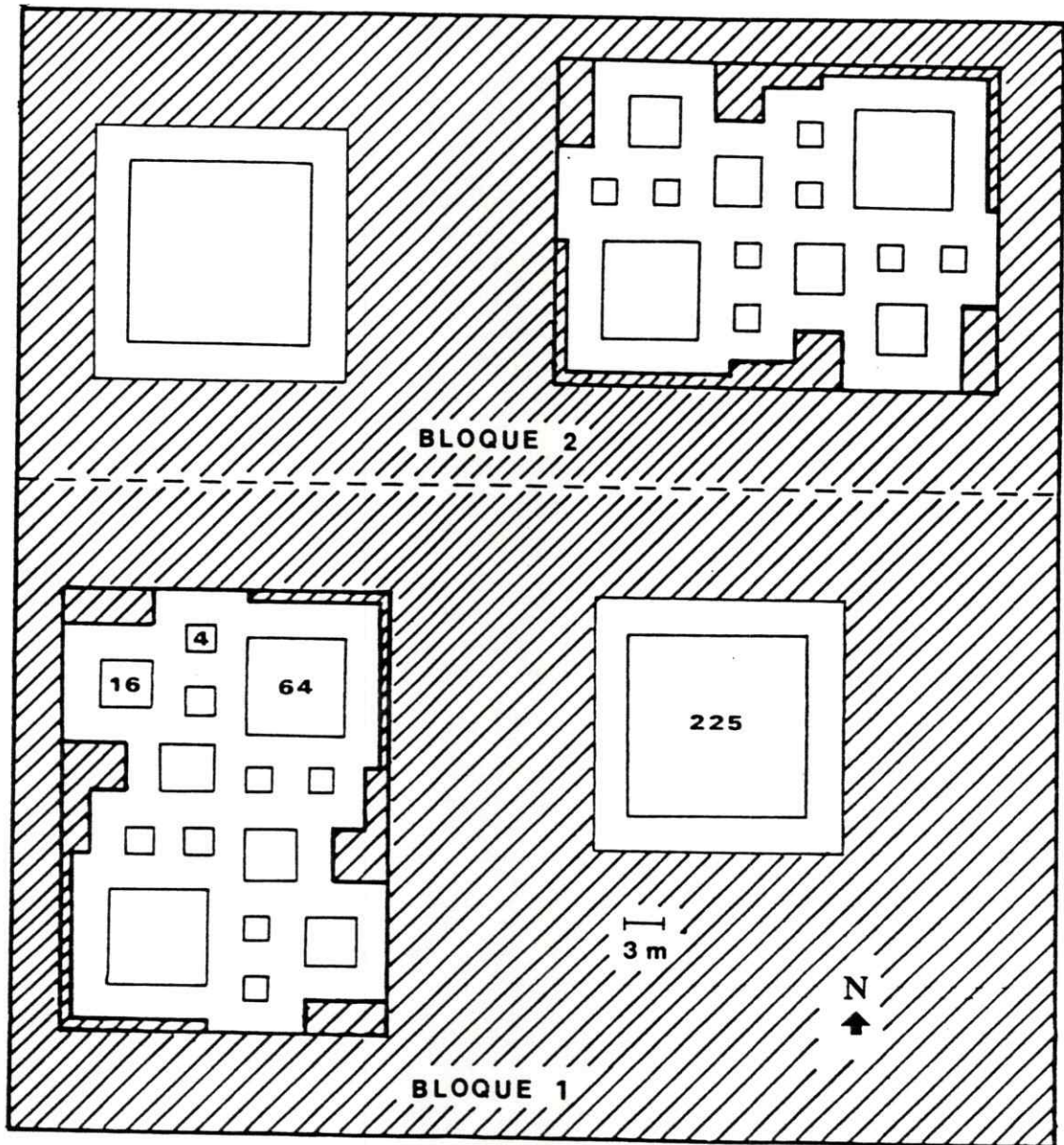
El 23 de Agosto de 1989 se realizaron, en invernadero, almácigos en 5 cajas con 0,02 k (aproximadamente 4000 semillas) de repollo. El 5 de Octubre, cuando las

plántulas alcanzaron una altura de 13 a 20 cm (Volosky 1974), se transplantaron hacia un área con suelo arado, desmalezado y al que se le aplicó insecticida de corto tiempo residual (Chlorpyrifos) para evitar la presencia de insectos previo al experimento. Se seleccionó una muestra homogénea de plantas y cada una fue asignada aleatoriamente a los diferentes tratamientos (i.e., parches de diferente tamaño). Se dejaron plantas para reemplazo en caso de muerte de alguna de los tratamientos. Estas se mantuvieron en invernadero libres de insectos.

DISEÑO EXPERIMENTAL

Para determinar el efecto del tamaño del parche sobre la densidad y diversidad de insectos herbívoros, se crearon treinta parches de cuatro tamaños diferentes: 4, 16, 64 y 225 plantas, replicados 16, 8, 4 y 2 veces respectivamente y distribuidos en 2 bloques (Fig. 1). Dentro de cada parche, las plantas se dispusieron separadas 1 m entre sí, y los parches se separaron 3 m. Diseños experimentales con tamaños de parches, distancias entre parches y número de réplicas similares a los aquí empleados han mostrado respuestas de la densidad de los herbívoros como las predichas en la hipótesis de concentración de recursos (Andow 1990, Bach 1988b, Maguire 1983). Para homogeneizar el error debido a la ubicación de los parches de tamaño distinto y para que los insectos tuvieran igual acceso a los diferentes tratamientos, éstos

FIGURA 1. Distribución espacial de parches experimentales. Los números indican número de plantas por parche. En las zonas achuradas se permitió el libre crecimiento de malezas.



se entremezclaron. Para evitar mezclar variables como diversidad y tamaño de parche (Bach 1988b), los espacios entre plantas, entre parches y 3 m alrededor de cada grilla experimental se mantuvieron libres de malezas. Al comienzo del experimento la vegetación herbácea del área era inexistente, sin embargo al final fue diversa y alcanzó una altura de 2.5 m (Tabla 2).

TABLA 2: Vegetación herbácea vecina a grillas experimentales.

Familia	Especie
Chenopodiaceae	<u>Chenopodium album</u>
Compositae	<u>Centaurea solstitialis</u> <u>Cichorium intybus</u> <u>Lactuca serriola</u> <u>Picris echioides</u> <u>Sonchus asper</u> <u>Taraxacum officinale</u>
Convolvulaceae	<u>Convolvulus arvensis</u>
Cruciferae	<u>Brassica campestris</u> <u>Hirschfeldia incana</u> <u>Raphanus sativus</u>
Cyperaceae	<u>Cyperus rotundus</u>
Gramineae	<u>Digitaria sanguinalis</u> <u>Echinochloa crus-galli</u> <u>Setaria verticillata</u>
Malvaceae	<u>Anoda hastata</u>
Plantaginaceae	<u>Amaranthus hybridus</u> <u>Plantago lanceolata</u> <u>Plantago major</u>
Polygonaceae	<u>Polygonum aviculare</u> <u>Rumex pulcher</u>
Portulacaceae	<u>Portulaca oleracea</u>
Rubiaceae	<u>Galium aparine</u>
Solanaceae	<u>Datura stramonium</u>
Umbelliferae	<u>Conium maculatum</u>

PATRONES

HERBIVOROS

Los herbívoros fueron determinados y contados en terreno en unidades de muestreo (plantas) escogidas mediante tablas de números al azar. Todas las observaciones fueron hechas en días asoleados entre las 9:00 y las 14:00 horas aproximadamente. Para evitar un sesgo producto de una posible actividad diurna de los insectos (e.g., dispersión hacia lugares más protegidos de la planta), los parches de distintos tratamientos fueron muestreados en forma intercalada. Las mismas plantas fueron muestreadas el 11 y 24 de Octubre, 8 y 28 de Noviembre, 18 de Diciembre de 1989 y el 2 y 31 de Enero de 1990; esto es, 6, 19, 34, 55, 74, 89 y 118 días luego del transplante. El número de muestras fue inicialmente proporcional al número de plantas por parche (25%). A partir del 18 de Diciembre, las muestras en los parches de 225 plantas se redujeron a la mitad, dado que este número de muestras era suficiente para estimar adecuadamente la densidad de herbívoros / planta en el parche (Fig. 2).

En cada fecha se estimó la densidad total y específica de herbívoros / planta en los distintos tratamientos. Las densidades de lepidópteros se refieren sólo a estadios larvarios. La estimación de densidades de áfidos se hizo observando 3 hojas de cada repollo. Se contaron individuos adultos (alados) de Myzus persicae, y número de colonias de Brevicoryne brassicae. Al final del experimento se

FIGURA 2. Estimación del número de muestras para los parches de 225 plantas. a: en bloque 1, b: en bloque 2. Los círculos blancos indican el promedio acumulado de las densidades de herbívoros observados el 28 de Noviembre en estos parches, los círculos negros indican la desviación estandar acumulada.

a) Bloque 1

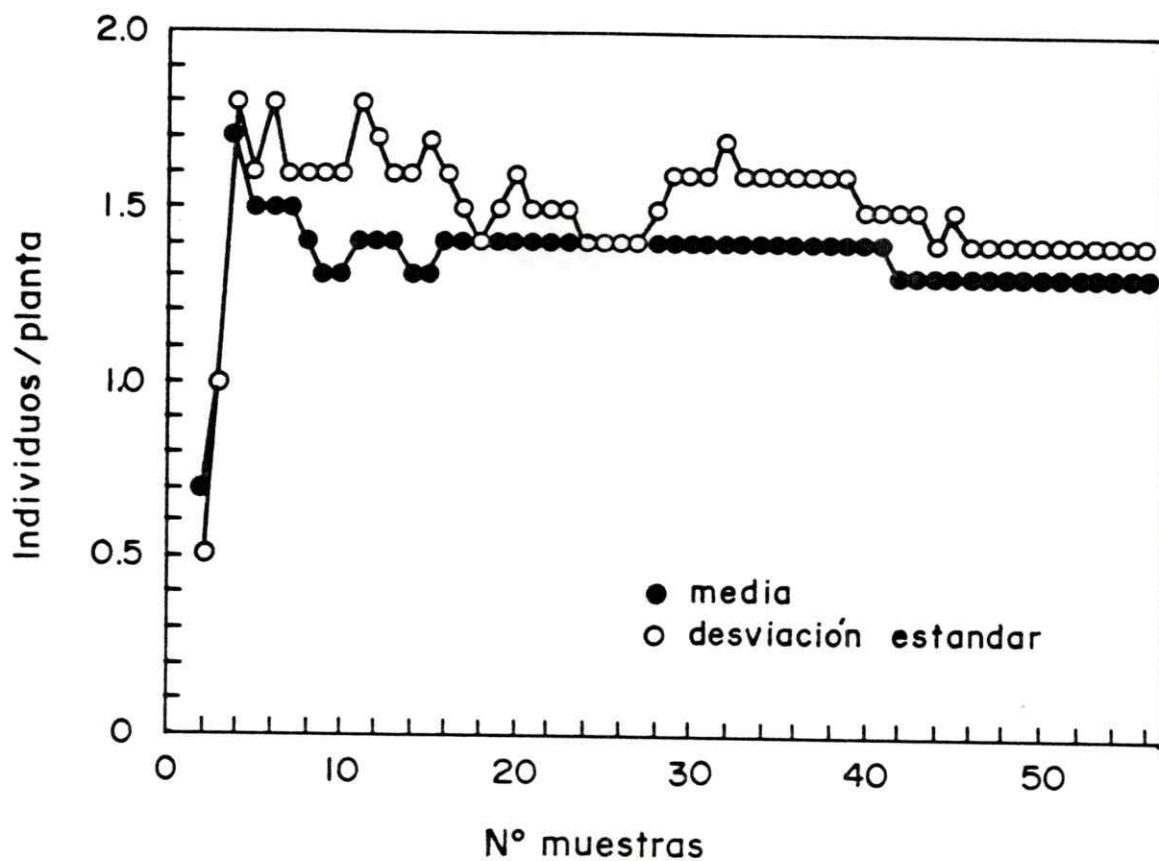
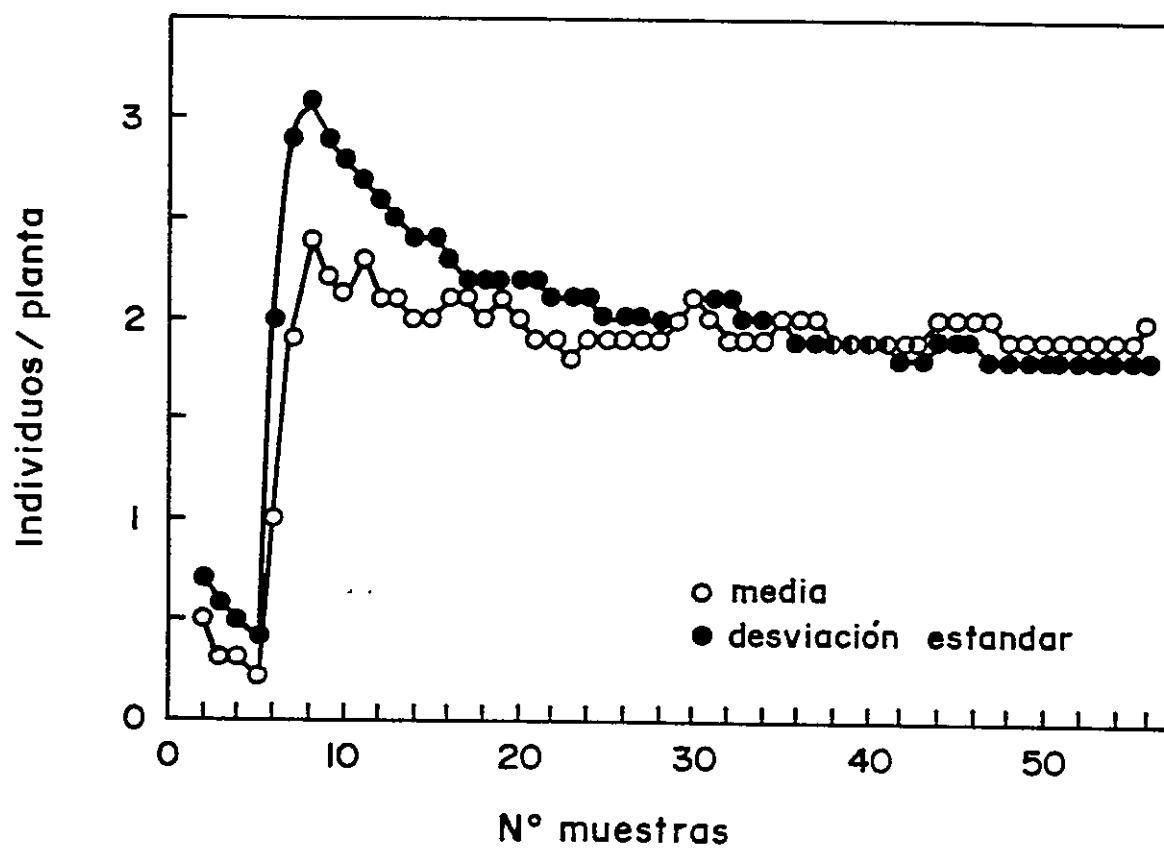


FIGURA 2. Estimación del número de muestras para los parches de 225 plantas.

b) Bloque 2



retiraron 3 hojas en 8 plantas por tratamiento y se separaron los áfidos (B. brassicae). Estos fueron pesados en balanza de precisión para comparar su biomasa en los parches de tamaño diferente.

HERBIVORIA

Una forma alternativa de contrastar si los herbívoros discriminan entre parches de tamaño diferente es evaluando su presencia en función del daño producido en las plantas. En este caso se estimó la herbivoría producida por insectos masticadores. Según la hipótesis de Root, la herbivoría debiera ser mayor en parches más grandes, esto es, en este tipo de parches una mayor proporción de plantas debiera mostrar evidencias de herbivoría y/o las plantas individuales - en promedio - debieran estar más dañadas. Para contrastar lo anterior, en cada fecha se evaluó: a) la proporción de plantas de cada parche con evidencia de herbivoría (i.e. orificios) y b) la herbivoría sufrida por cada planta (número de hojas atacadas / número total de hojas) en los distintos parches.

DIVERSIDAD, HOMOGENEIDAD Y RIQUEZA DE ESPECIES

Como la hipótesis de concentración de recursos implica predicciones con respecto a estos atributos comunitarios, a partir del 28 de Noviembre se comparó la diversidad ($H' = - \sum P_i \log P_i$), homogeneidad ($J' = H' / H'_{\text{máx}}$) y riqueza de especies (S) de insectos herbívoros entre los

diferentes tratamientos. Para una mejor comprensión de la relación entre el número de especies y sus abundancias relativas al interior de los parches, se construyeron curvas de dominancia para cada tipo de parche (Whittaker 1975).

OTRAS VARIABLES

El efecto del tamaño del parche sobre la densidad y diversidad de los herbívoros podría estar enmascarado por otros factores que podrían covariar con el tamaño del parche, como la calidad de las plantas y presencia de predadores de insectos. Los insectos herbívoros podrían estar respondiendo también a estos factores.

a) Calidad de las plantas

Las plantas de parches más chicos - en promedio - podrían crecer relativamente más que las de parches más grandes. En parches más chicos existe una mayor proporción de plantas en los bordes con mayor acceso a recursos y, por lo tanto, mayor crecimiento. Los herbívoros podrían responder positivamente al tamaño de las plantas, anulándose el efecto del tamaño del parche sobre la densidad de herbívoros predicho por la hipótesis de Root. Por esto, paralelamente al muestreo de herbívoros se tomaron medidas de calidad de las plantas (Bach 1988a). En la segunda y sexta fecha de muestreo se midió el diámetro y altura máxima de los repollos de parches de tamaños diferentes. Al final del experimento se pesaron los repollos.

b) Predadores

Los consumidores de insectos herbívoros podrían utilizar en forma diferencial los parches de distinto tamaño (Root 1973). Estos podrían ser más densos en parches de vegetación más grandes reduciendo las densidades de herbívoros comparativamente más que en parches más pequeños. De esta forma, las respuestas de los herbívoros al tamaño del parche podría no percibirse si no se evaluaran los predadores. Por ésto, en cada muestreo se contabilizaron los artrópodos predadores en las mismas plantas en que se evaluaron los herbívoros. El uso de los parches por aves y lagartijas potencialmente predatoras de insectos fue evaluado en cada fecha de muestreo. El 1 de Febrero se cuantificó el uso de parches por aves insectívoras (según Johnson 1967). Desde el amanecer y hasta el medio día cada grilla fue observada por 10 minutos anotándose el número de veces que se observaba un ave en la maleza circundante, en los bordes o en los parches.

PROCESOS

INMIGRACION Y EMIGRACION

Para determinar si el tamaño del parche afecta positivamente la inmigración o emigración de los insectos como predice la hipótesis de Root, se estudió la colonización por adultos de Plutella xylostella (L.) (Lepidoptera: Plutellidae) a los distintos parches y el comportamiento de dispersión de los juveniles de esta especie.

a) Colonización por adultos

Para determinar la llegada de adultos a parches de diferente tamaño, entre el 26 de Enero y el 3 de Febrero de 1990, se ubicaron trampas pegajosas blancas rectangulares, de 20 x 8 cm, a 60 cm del suelo vecinas a las plantas, y en el centro de los parches (n = 24 para cada tratamiento). El supuesto básico fue que los individuos presentes en las trampas eran colonizadores potenciales del parche.

b) Dispersión de juveniles

Se realizó un estudio de captura-recaptura de larvas de P. xylostella. Los insectos se marcaron con pintura acrílica Testor, la cual ha sido empleada en otros trabajos de captura-recaptura de insectos (Bach 1980b, 1984, Lawrence & Bach 1989, Strauss & Morrow 1988, Turchin 1987). Para evaluar la tasa de movimiento de las larvas y si la pintura afectaba esta tasa, se observó en laboratorio el desplazamiento de larvas con y sin pintura.

Se utilizaron 11 larvas pintadas y 11 sin pintar. Ellas se ubicaron en una superficie blanca lisa y por un tiempo no se hicieron mediciones para no afectar los resultados producto de un posible estrés por la manipulación. Luego se midió la distancia lineal recorrida por las larvas en 15 segundos y se expresó en cm/min. En terreno se realizó un experimento durante Enero de 1990 en el bloque 2 (véase Fig. 1) en parches de 4, 16 y 64 plantas. Cada tipo de parche se individualizó con un color diferente y se marcaron todas las larvas encontradas en cada planta. Se revisaron todos los repollos y se marcó la ubicación de los insectos diariamente por 4 días. Este ha sido el método más utilizado para determinar inmigración y emigración de insectos (Bach 1984, Kareiva 1985).

ANALISIS DE DATOS

El efecto del tamaño del parche sobre la densidad, diversidad, homogeneidad y riqueza de especies de herbívoros fue analizado fecha a fecha por medio de un ANOVA de 2 vías con número desigual pero proporcional de réplicas, utilizando tamaño de parche y bloques como factores (Sokal & Rohlf 1981).

En el estudio de las densidades de herbívoros, los datos a partir de plantas individuales dentro de un parche podrían ser dependientes entre sí. En esta Tesis, la unidad experimental es el parche de plantas y no cada planta al interior de los parches. Por lo tanto, de

emplearse la densidad de herbívoros de cada planta en el ANOVA, considerando las plantas - y no los parches - como unidades experimentales, se pseudoreplicaría (Hairston 1989, Hurlbert 1984). Al pseudoreplicar se aumenta la probabilidad de cometer error estadístico tipo I, esto es, rechazar la hipótesis nula cuando es verdadera (D. Soto, com. pers. 1989). Alternativamente, de emplearse los promedios de herbívoros por parche -considerando ahora al parche como unidad experimental- se evitaría pseudoreplicar. Sin embargo, estos promedios deberían provenir de muestras de igual tamaño para obtener errores esperados homogéneos, requisito del ANOVA (L. Eaton, com. pers. 1991). En esta tesis, los promedios de herbívoros por parche provienen de números muestrales diferentes, lo que no aseguraría la homogeneidad de las errores esperados. Por lo tanto, ambas aproximaciones -pseudoreplicar y uso de promedios- padecen de limitaciones. En ausencia de pruebas estadísticas más adecuadas para la naturaleza de los datos de esta tesis, el estudio de la densidad de herbívoros se basa principalmente en el análisis de las figuras, apoyado secundariamente en ANOVAs usando pseudoréplicas y promedios. Ambos ANOVAs se presentan en el Apéndice A.

Realizados ambos ANOVAs, al pseudoreplicar se encontró un mayor número de casos con diferencias significativas entre bloques, según lo esperado, dada la mayor probabilidad de cometer error estadístico tipo I. En

ningún caso, e independiente del análisis, se detectaron diferencias significativas en las densidades de herbívoros asociados a parches de tamaño diferente (Apéndice A: Tablas 1 y 2). Por lo anterior, la descripción de los resultados a nivel de bloques se basan en la aproximación más conservadora, es decir el ANOVA que emplea promedios, y la descripción de los resultados de densidad de herbívoros por parche se basa en ambos análisis, dado que son consistentes.

En los análisis de diversidad, homogeneidad y riqueza de especies de herbívoros en que se encontraron diferencias significativas entre parches, se realizaron comparaciones múltiples mediante la prueba de Tukey-Kramer (Sokal & Rohlf 1981).

Para evaluar si el porcentaje de plantas predadas en los distintos tratamientos difería significativamente, se utilizó un Chi cuadrado. Para estimar si la intensidad de la herbivoría por planta y la calidad de las plantas (tamaño y peso) difería en parches de distinto tamaño, se realizó una prueba de Kruskal-Wallis.

La relación entre densidades de herbívoros y predadores se estableció mediante el coeficiente de correlación de Pearson. Para evaluar si la colonización por adultos de P. xylostella difería entre parches, se realizó un ANOVA de dos vías y, para establecer si la dispersión de juveniles de P. xylostella era afectada por el marcaje con pintura, se utilizó un U' de Mann-Whitney.

RESULTADOS

PATRONES

HERBIVOROS

a) Especies de herbívoros y distribución temporal

A lo largo del experimento se encontraron 11 especies de insectos herbívoros: Myzus persicae (Sulzer) (Homoptera: Aphididae), Brevicoryne brassicae (L.) (Homoptera: Aphididae), Paratanus exitiosus (Beamer) (Homoptera: Cicadellidae), Empoasca sp. (Homoptera: Cicadellidae), Trimerotropis ochraceipennis (Blanch.) (Orthoptera: Acrididae), Dichroplus sp. (Orthoptera: Acrididae), Plutella xylostella (L.) (Lepidoptera: Plutellidae), Pieris brassicae L. (Lepidoptera: Pieridae), Trichoplusia ni (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae), Copitarsia consueta (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae) y un Noctuido no identificado. Las cuatro primeras especies son herbívoros succionadores y el resto son masticadores. Brevicoryne brassicae, P. xylostella y P. brassicae son especialistas en crucíferas (González 1989).

La mayoría de las especies de herbívoros están presentes a mediados del experimento. Sin embargo, la dinámica de colonización difiere entre especies, siendo algunas muy tempranas y otras tardías. Además, las

abundancias poblacionales de las distintas especies varía, siendo algunas dominantes y otras muy escasas (Tabla 3). Las especies más abundantes fueron M. persicae con un pico de abundancia en el inicio del experimento, B. brassicae que se presentó luego que M. persicae desaparece, Empoasca sp., P. xylostella común después de un mes del transplante y con un pico de abundancia en Diciembre, P. brassicae común en Noviembre y I. ni más abundante a finales de la temporada (Tabla 3).

TABLA 3. Densidad de insectos herbívoros. Números indican promedio de herbívoros/planta; n = número de plantas muestreadas.

	11OCT	24OCT	8NOV	29NOV	18DIC	2ENE	31ENE
ESPECIE	n=168	n=224	n=224	n=224	n=168	n=168	n=168
M.p.	22.41	1.67	10.13	1.30	0	0	0
B.b.(*)	0	0	0	0	1.77	4.05	-
P.e.	0	0.01	0.01	0	0	0	0
E.sp.	0	0	0	0.10	0.26	0.17	0.08
T.o.	0	0	0	0.004	0.02	0	0.02
D.sp.	0	0	0	0	0.01	0.01	0.04
P.x.	0	0	0.06	1.22	3.14	1.08	1.32
P.b.	0	0	0	0.36	0.05	0.01	0
T.n.	0	0.004	0.03	0.06	0.01	0.03	0.37
C.c.	0	0	0.004	0.04	0.01	0	0.01
Noc.sp.	0	0	0	0	0.02	0.01	0.02

- : no hay datos.

(*): promedio de colonias.

M.p.: Myzus persicae, B.b.: Brevicoryne brassicae, P.e.: Paratanus exitiosus, E.sp.: Empoasca sp., T.o.: Trimerotropis ochraceipennis, D.sp.: Dichroplus sp., P.x.: Plutella xylostella, P.b.: Pieris brassicae, T.n.: Trichoplusia ni, C.c.: Copitarsia consueta, Noc.sp.: Noctuido sp.

b) Densidad de herbívoros

La densidad total de herbívoros/planta en parches de tamaño distinto no fue diferente en ninguna de las fechas de muestreo (Fig. 3, Apéndice A: Tablas 1 y 2). Sin embargo, estas densidades fueron significativamente mayores en el bloque uno al principio del experimento (dado por la presencia de M. persicae) y mayores en el bloque dos en los últimos tres muestreos.

Las distintas especies de insectos herbívoros tampoco responden diferencialmente al tamaño del parche. La figura 4 muestra el comportamiento en relación al tamaño del parche de algunas de las especies de herbívoros más abundantes del sistema: B. brassicae (Fig. 4a), M. persicae (Fig. 4b), P. brassicae (Fig. 4c) y P. xylostella (Fig. 4d). En ningún caso se detectaron diferencias significativas en las densidades de estos insectos asociados a parches de tamaño diferente (ANOVA, g.l.= 3, $P > 0.05$). Cabe hacer notar que P. brassicae está ausente en los parches de 225 plantas en la fecha en que es más abundante (28 de Noviembre, Fig 4c); sin embargo, las densidades de esta especie en parches de distinto tamaño no difiere significativamente. La biomasa de B. brassicae al final del experimento tampoco difiere significativamente entre parches (Figura 5, ANOVA, g.l.= 3, $P > 0.1$). Las densidades de estos herbívoros difirieron entre bloques en algunas fechas: M. persicae fue más denso

FIGURA 3. Densidad de herbívoros/planta según tamaño de parche.

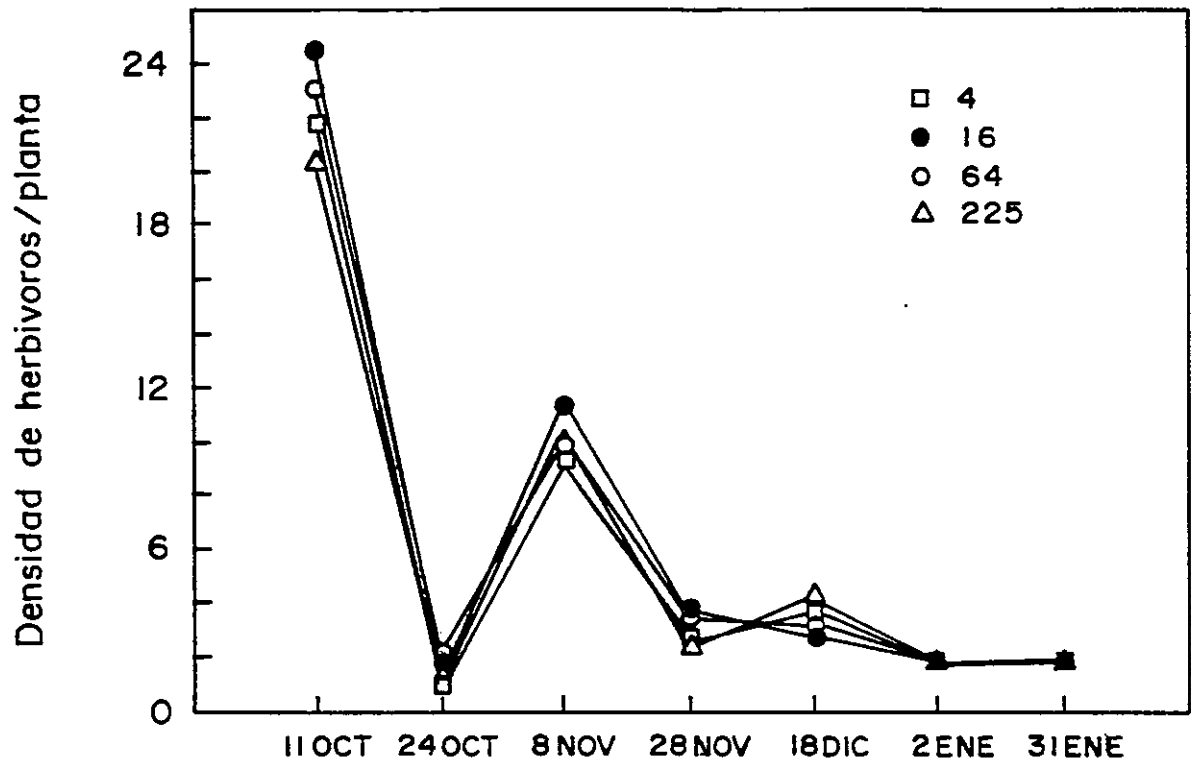


FIGURA 4. Densidad de especies de herbívoros/planta según tamaño de parche.

a) Brevicoryne brassicae

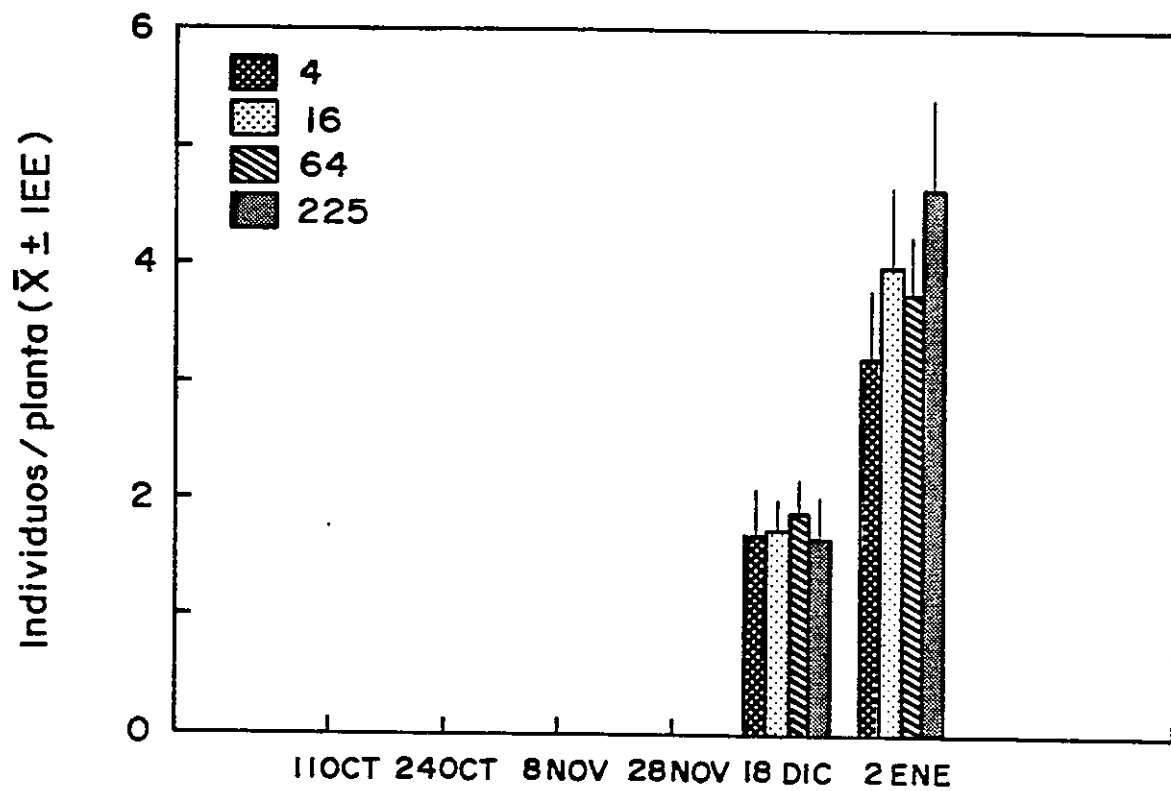


FIGURA 4. Densidad de especies de herbívoros/planta según tamaño de parche.

b) Myzus persicae

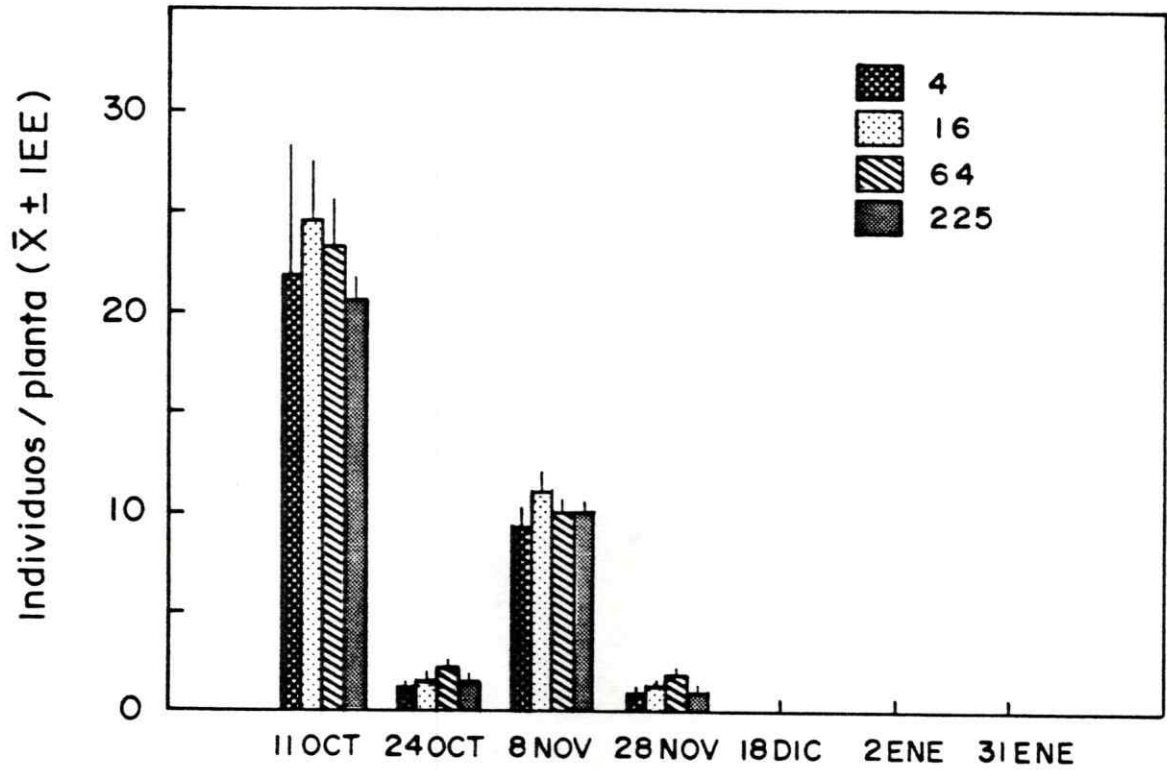


FIGURA 4. Densidad de especies de herbívoros/planta según tamaño de parche.

c) Pieris brassicae

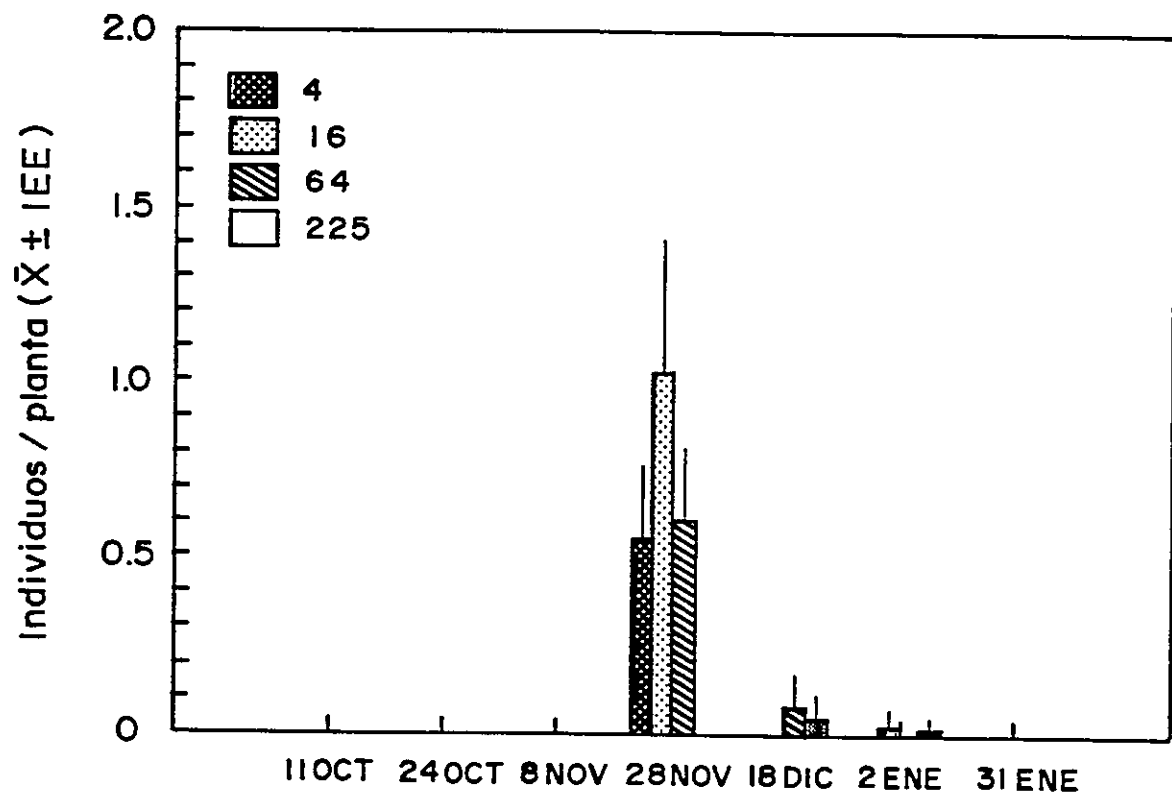


FIGURA 4. Densidad de especies de herbívoros/planta según tamaño de parche.

d) Plutella xylostella

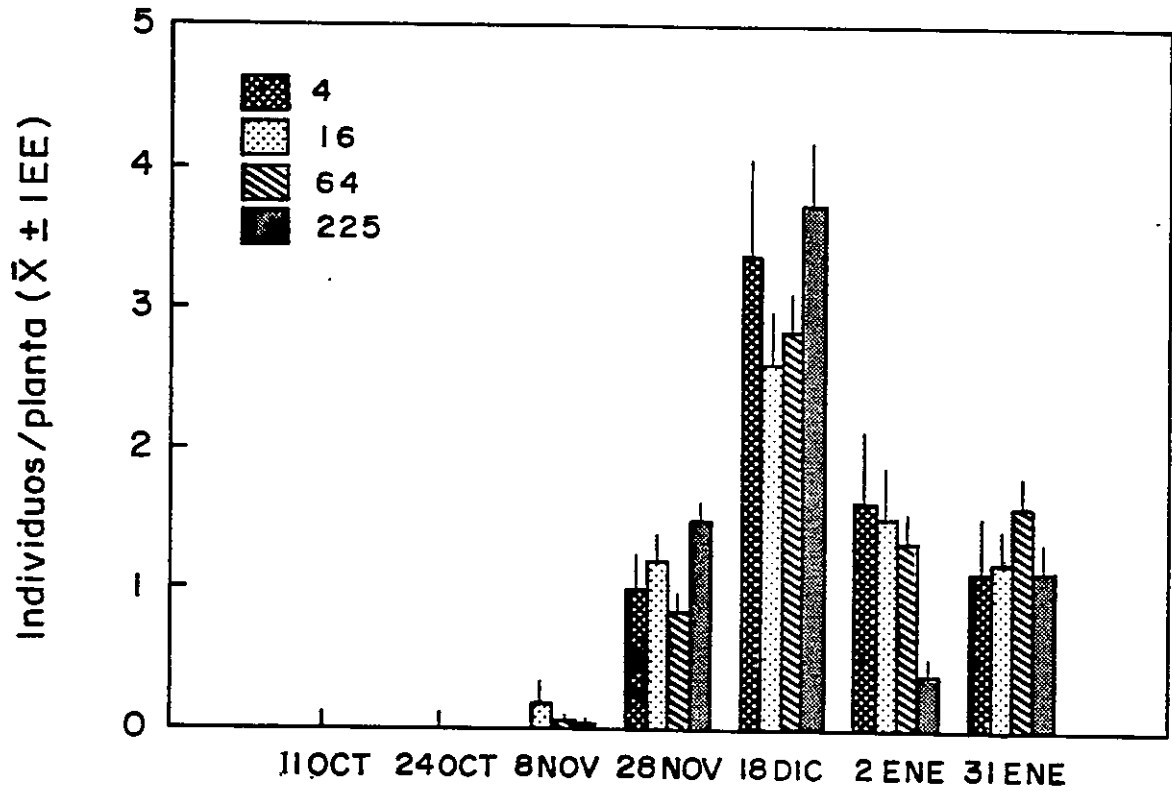
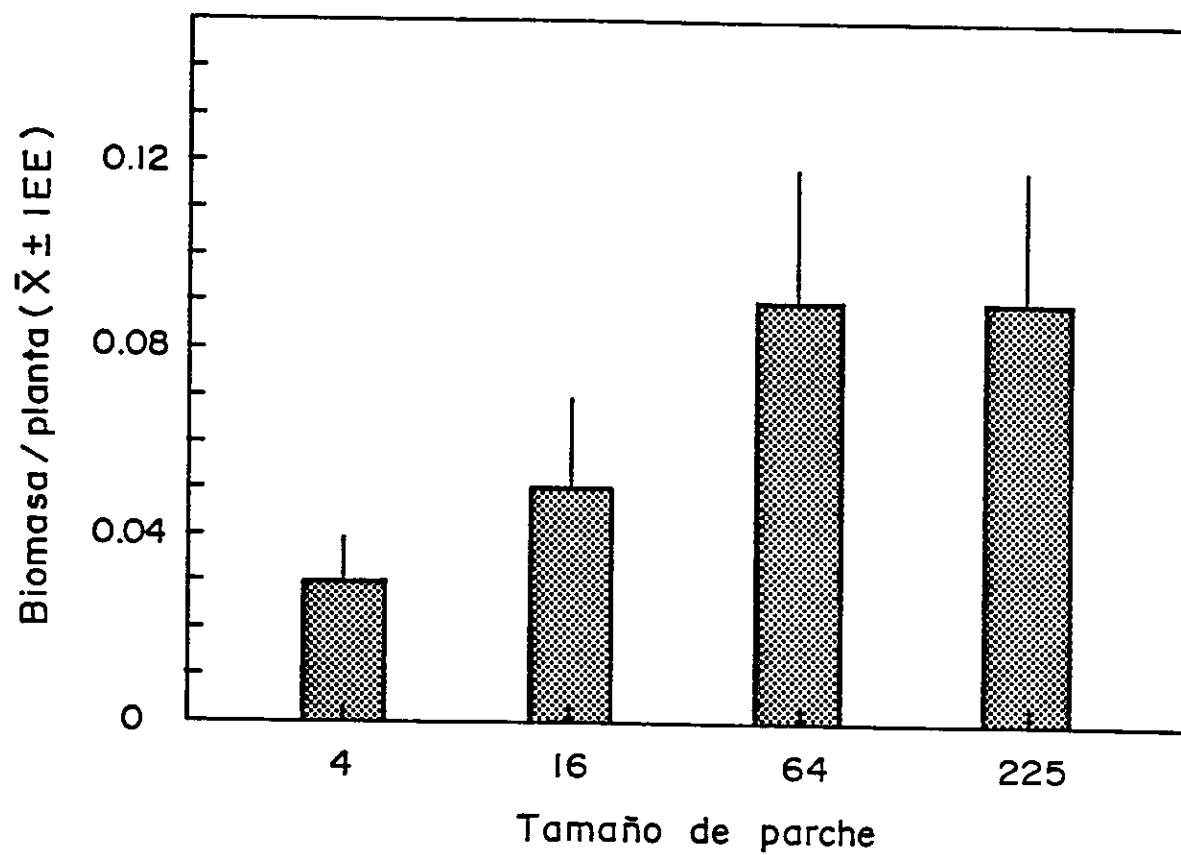


FIGURA 5. Biomasa de Brevicoryne brassicae/planta según tamaño de parche, 3 de Febrero 1990.



en el bloque 1 (ANOVA, g.l.= 1, $P < 0.05$), en cambio B. brassicae y P. xylostella fueron más abundantes en el bloque 2 (ANOVA, g.l.= 1, $P < 0.005$); P. brassicae no mostró diferencias entre bloques.

La ausencia de diferencias significativas en las densidades de herbívoros asociados a parches de distinto tamaño no se debería a un artefacto del muestreo (Apéndice A).

En resumen, ni las densidades totales ni específicas de herbívoros difieren en parches de tamaño diferente. Estos resultados se contraponen con lo predicho en la hipótesis de concentración de recursos.

HERBIVORIA

La Figura 6 muestra la proporción de plantas con herbivoría en los parches a lo largo del experimento. El 24 de Octubre no hay diferencias entre parches en el porcentaje de plantas con herbivoría. Todos los parches, independiente de su tamaño, presentan el 10% de sus plantas parcialmente defoliadas. Dos semanas más tarde, el 8 de Noviembre, los parches de 225, 64 y 16 plantas presentan un porcentaje de herbivoría de alrededor de 60%, en cambio los parches de 4 plantas no alcanzan a tener el 20% de sus plantas dañadas. Esta diferencia es estadísticamente significativa ($X^2 = 10.1$, g.l. = 3, $P = 0.01$). El porcentaje de herbivoría de los parches de 16, 64 y 225 plantas no difiere significativamente ($X^2 = 0.3$, g.l. = 2, $P = 0.87$; Zar 1974: 65). El 28 de Noviembre el 100% de las plantas de los cuatro tipos de parches presentan evidencia de herbivoría.

El grado de herbivoría que sufre en promedio cada planta es independiente del tamaño del parche al que pertenece (Fig. 7). A un mes del transplante (8 de Noviembre), la proporción de hojas predadas/planta en los parches de 225, 64 y 16 plantas es cercana al 20 %, mientras que en los parches de 4 plantas es de 5 %. Estas diferencias son marginalmente significativas (Kruskal-Wallis, $H = 7.439$, g.l. = 3, $P = 0.059$). Todas las plantas muestran la totalidad de sus hojas predadas a partir del 2 de Enero.

En resumen, la herbivoría no difiere en parches de tamaño diferente. Ni la proporción de plantas defoliadas/parche ni el grado de herbivoría que sufre cada planta difiere en parches de tamaño diferente. Estos resultados concuerdan con los resultados anteriores sobre densidades de herbívoros, y no apoyan la hipótesis de Root.

FIGURA 6. Herbivoría por parche según tamaño de parche.

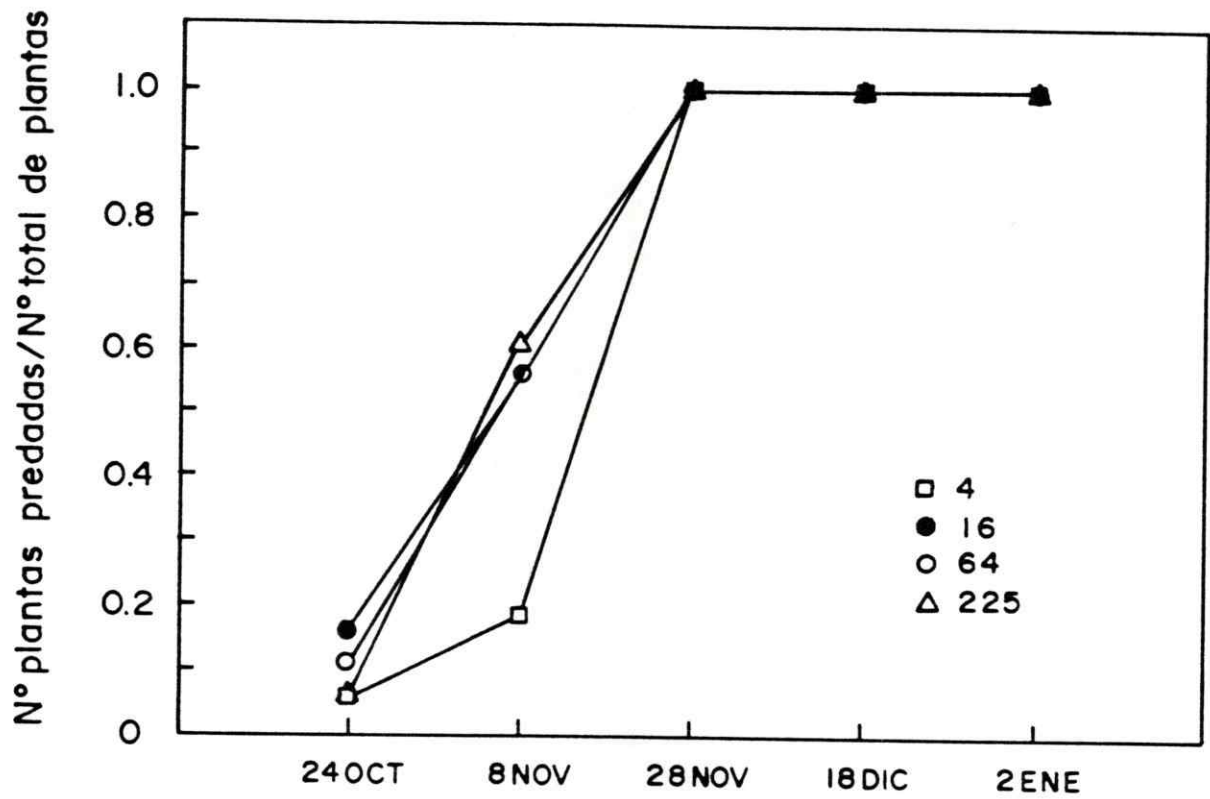
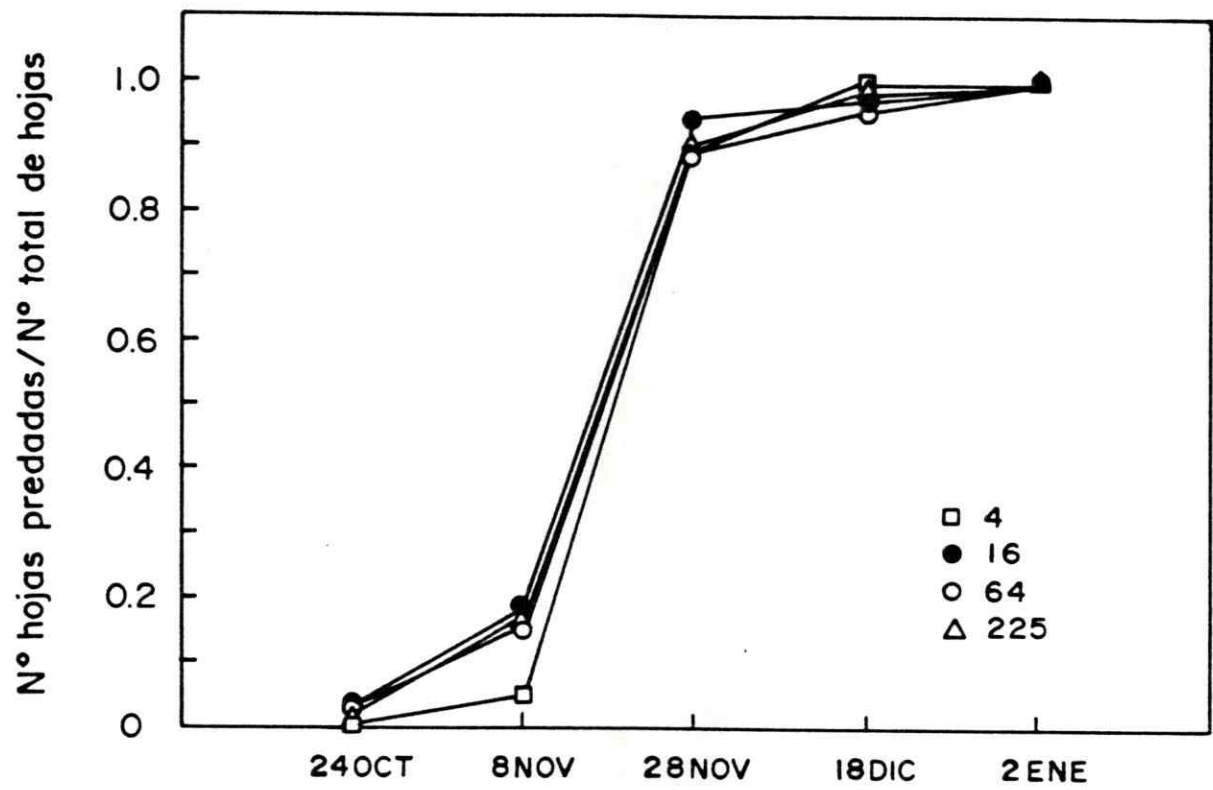


FIGURA 7. Herbivoría por planta según tamaño de parche.



DIVERSIDAD, HOMOGENEIDAD Y RIQUEZA DE ESPECIES

La diversidad de insectos herbívoros en general fue menor en los parches de 4 plantas que en los parches más grandes, contrario a lo que predice la hipótesis de concentración de recursos. Las diferencias son estadísticamente significativas en tres de las cuatro fechas analizadas y, hacia fines del experimento estas diferencias son mayores (Tabla 4). El 18 de Diciembre, aún cuando no se detecta diferencia significativa, la tendencia a una menor diversidad específica en parches menores se mantiene (Tabla 4, Fig. 8). La diversidad de especies fue mayor en el bloque dos sólo en la última fecha de muestreo, siendo afectados por igual todos los tratamientos (Tabla 4).

La homogeneidad de herbívoros no fue menor en los parches de 225 plantas como predice la hipótesis de concentración de recursos, por el contrario, siempre se mantiene la tendencia a que ésta sea menor en los parches de 4 plantas (Tabla 4, Fig. 9). Esto es, las abundancias de las distintas especies de insectos herbívoros son más desiguales en parches de 4 plantas que en parches más grandes. Cabe hacer notar que si bien el 28 de Noviembre la diversidad de herbívoros en los distintos parches fue significativamente diferente la homogeneidad no lo fue, lo que significaría que esta diferencia en diversidad estaría dada por la riqueza de especies de herbívoros más que por las abundancias relativas de ellas al interior de los

parches. La homogeneidad de especies no difiere significativamente entre bloques (Tabla 4).

La riqueza de especies de herbívoros fue siempre significativamente menor en los parches de 4 plantas (Tabla 4, Fig. 10). Esta fue mayor en el bloque dos sólo en la última fecha (Tabla 4). Un análisis más detallado del efecto del tamaño del parche sobre la riqueza de especies de insectos herbívoros, considerando otros cuerpos teóricos no relacionados con esta tesis, se presenta en el Apéndice B.

TABLA 4. Resultados del ANOVA de dos vías para el efecto del bloque y del tamaño del parche sobre la diversidad (H'), homogeneidad (J') y riqueza de especies (S) de insectos herbívoros en cada muestreo.

Fuente de variación	gl	SS	MS	F	P
=====					
28 Noviembre					
H'					
Bloque	1	0.006	0.006	0.186	NS
Parche	3	0.537	0.179	5.546	*
Bloque x Parche	3	0.026	0.009	0.279	NS
Error	22	0.710	0.032		
J'					
Bloque	1	0.008	0.008	0.047	NS
Parche	3	0.954	0.318	1.864	NS
Bloque x Parche	3	0.040	0.013	0.076	NS
Error	22	3.753	0.171		
S					
Bloque	1	0.140	0.140	0.090	NS
Parche	3	51.100	17.030	11.350	***
Bloque x Parche	3	3.230	1.080	0.720	NS
Error	22	33.000	1.500		

18 Diciembre					
H'					
Bloque	1	0.004	0.004	0.330	NS
Parche	3	0.092	0.031	2.580	NS
Bloque x Parche	3	0.009	0.003	0.250	NS
Error	22	0.256	0.012		
J'					
Bloque	1	0.026	0.026	0.208	NS
Parche	3	0.118	0.039	0.311	NS
Bloque x Parche	3	0.047	0.016	0.128	NS
Error	22	2.755	0.125		
S					
Bloque	1	0.830	0.830	2.030	NS
Parche	3	49.430	16.480	40.280	***
Bloque x Parche	3	1.040	0.350	0.860	NS
Error	22	9.000	0.410		

TABLA 4 (cont.)

2 Enero					
H'					
Bloque	1	0.014	0.014	1.170	NS
Parche	3	0.237	0.079	6.580	**
Bloque x Parche	3	0.019	0.006	0.500	NS
Error	22	0.267	0.012		
J'					
Bloque	1	0.154	0.154	2.200	NS
Parche	3	1.402	0.467	6.671	**
Bloque x Parche	3	0.188	0.063	0.900	NS
Error	22	1.534	0.070		
S					
Bloque	1	0.830	0.830	2.030	NS
Parche	3	21.860	7.290	14.750	***
Bloque x Parche	3	0.740	0.250	0.510	NS
Error	22	10.870	0.490		

31 Enero					
H'					
Bloque	1	0.106	0.106	6.899	*
Parche	3	0.477	0.159	10.349	***
Bloque x Parche	3	0.013	0.004	0.260	NS
Error	22	0.338	0.015		
J'					
Bloque	1	0.300	0.300	4.080	NS
Parche	3	2.257	0.752	10.230	***
Bloque x Parche	3	0.012	0.004	0.050	NS
Error	22	1.617	0.074		
S					
Bloque	1	12.040	12.040	19.110	***
Parche	3	44.300	14.770	23.440	***
Bloque x Parche	3	4.080	1.360	2.160	NS
Error	22	13.750	0.630		
=====					

FIGURA 8. Diversidad de herbívoros según tamaño de parche. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas ($\alpha = 0.05$).

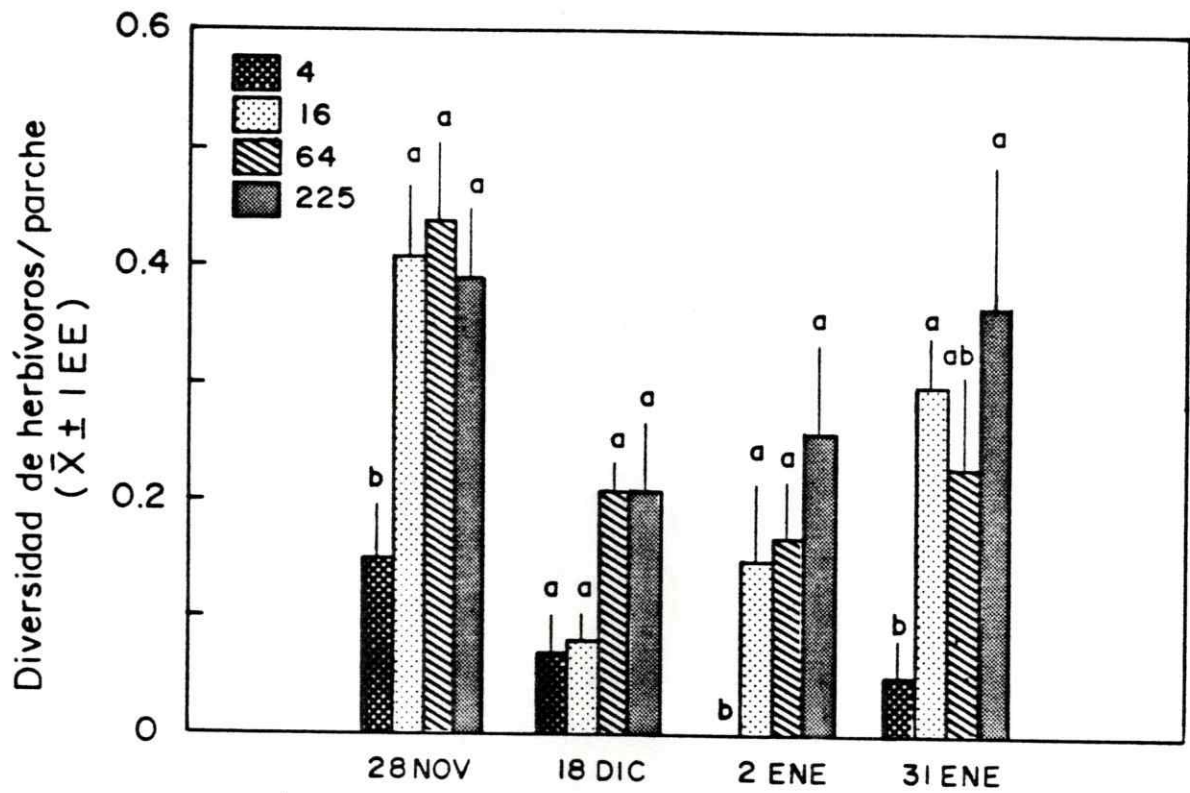


FIGURA 9. Homogeneidad de herbívoros según tamaño de parche. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas ($\alpha = 0.05$).

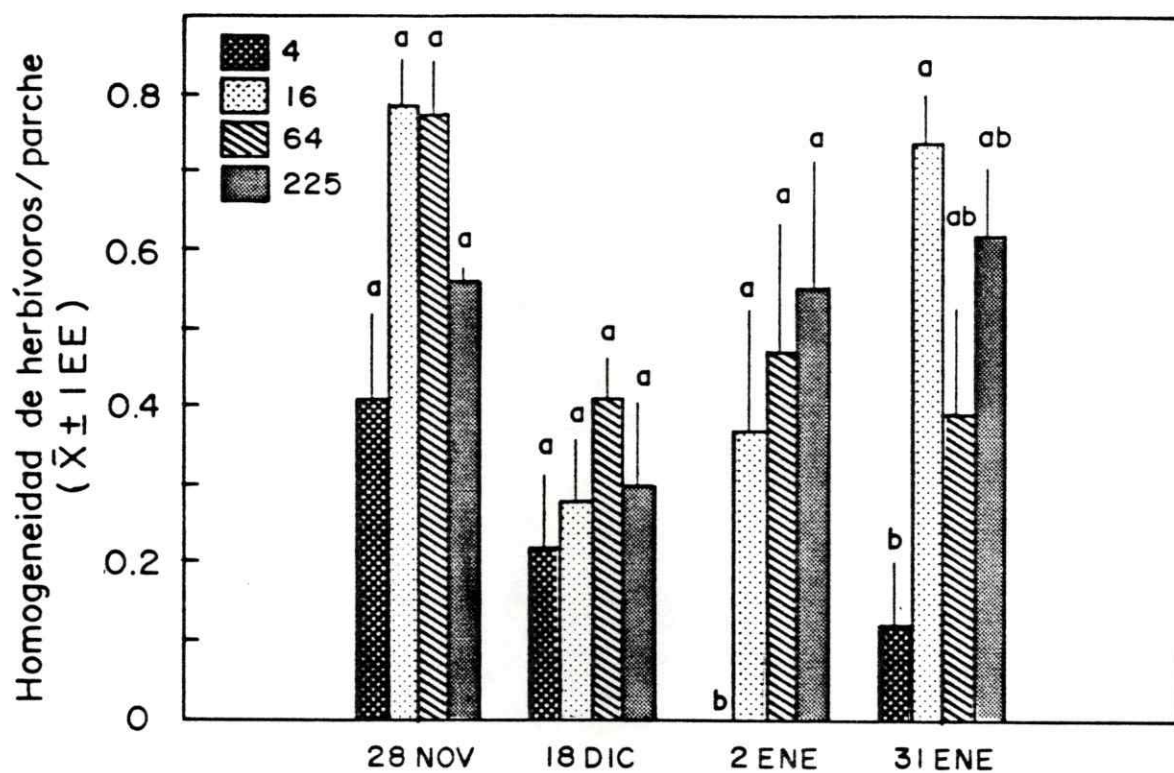
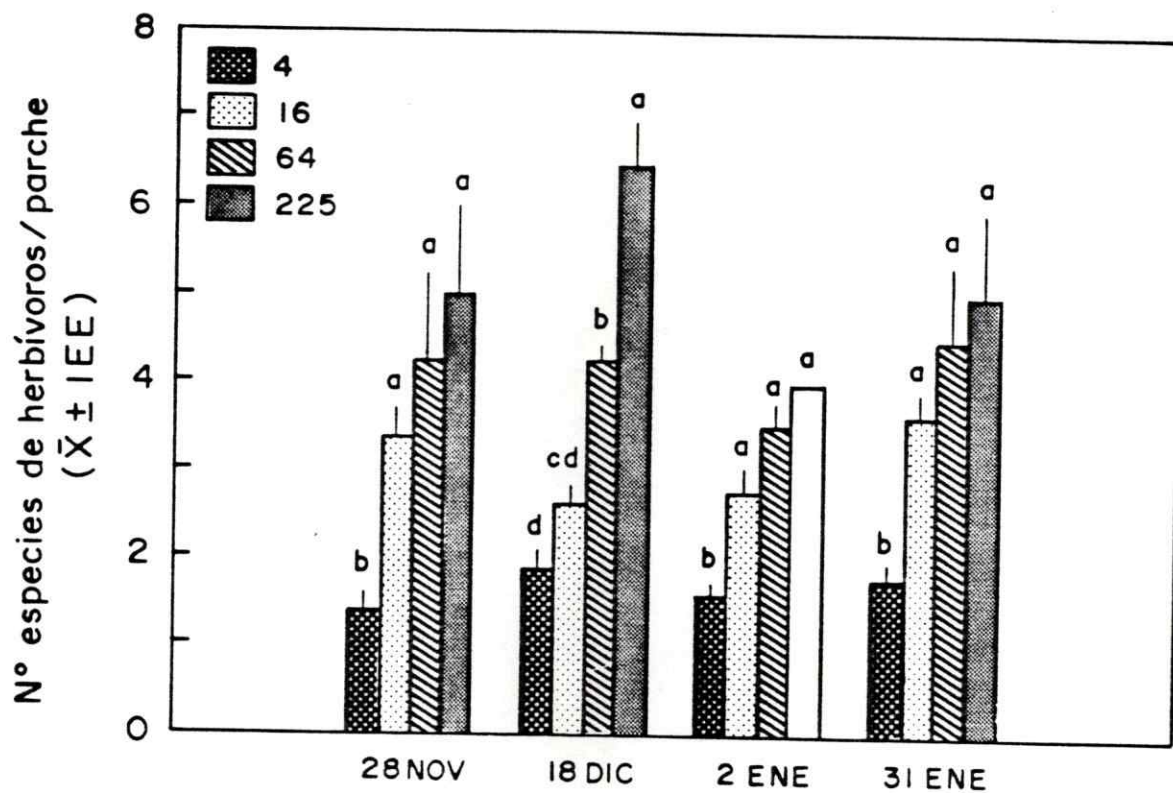


FIGURA 10. Riqueza de especies de herbívoros según tamaño de parche. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas ($\alpha = 0.05$).



Las curvas de dominancia indican que unas pocas especies de herbívoros dominan numéricamente en todos los tipos de parches (Figura 11). Myzus persicae y P. xylostella abarcan en conjunto más del 50% del total de individuos presentes en un parche. Otra especie dominante en todos los parches fue B. brassicae. Esta especie no está representada en la figura puesto que su densidad estimada en base al número de colonias no es comparable con la de otras especies. Un número mayor de especies con densidades relativamente bajas se observan en los parches de mayor tamaño.

En síntesis, la diversidad, homogeneidad y riqueza de especies de insectos herbívoros fue menor en parches más pequeños, contrario a lo que predice la hipótesis de concentración de recursos. Unas pocas especies dominan numéricamente en todos los parches y, aquellas especies con densidades bajas se encuentran prioritariamente en los parches más grandes.

FIGURA 11. Curvas de dominancia de especies de herbívoros según tamaño de parche. Las iniciales de las especies como en la Tabla 2. Los números entre paréntesis indican porcentaje de abundancia.

a) 28 de Noviembre

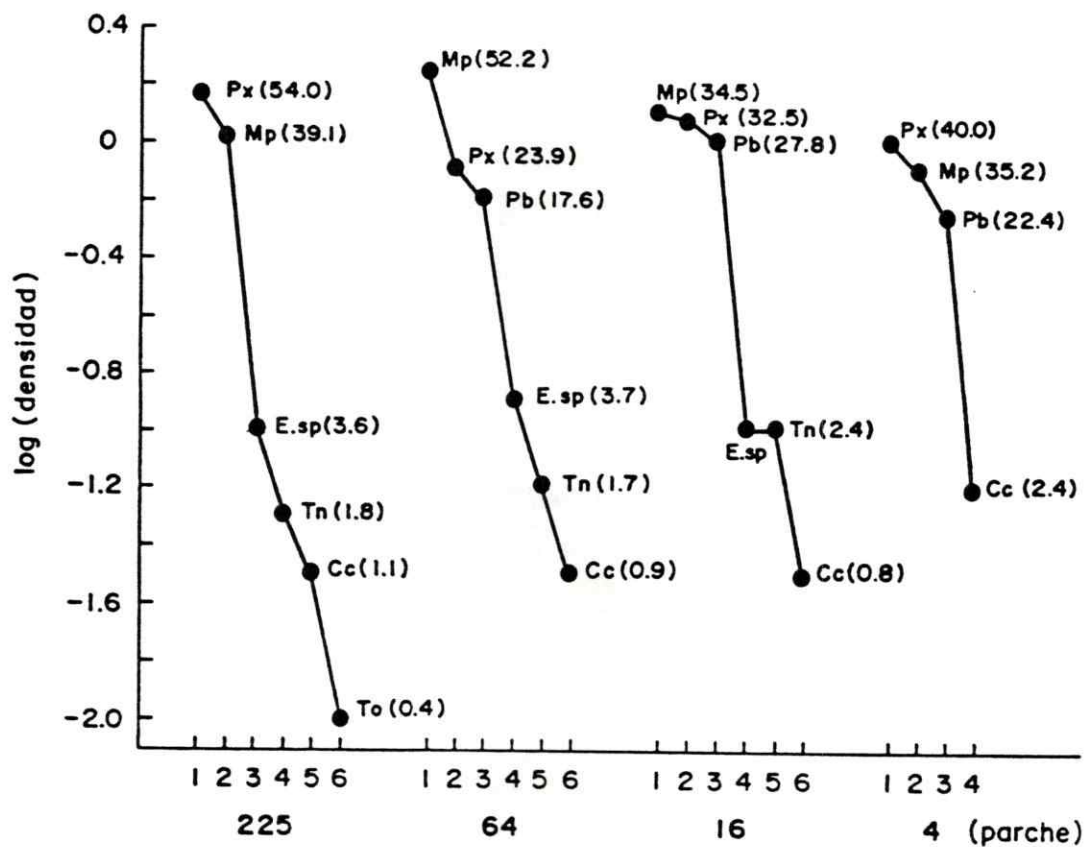


FIGURA 11. Curvas de dominancia de especies de herbívoros según tamaño de parche.

b) 18 de Diciembre

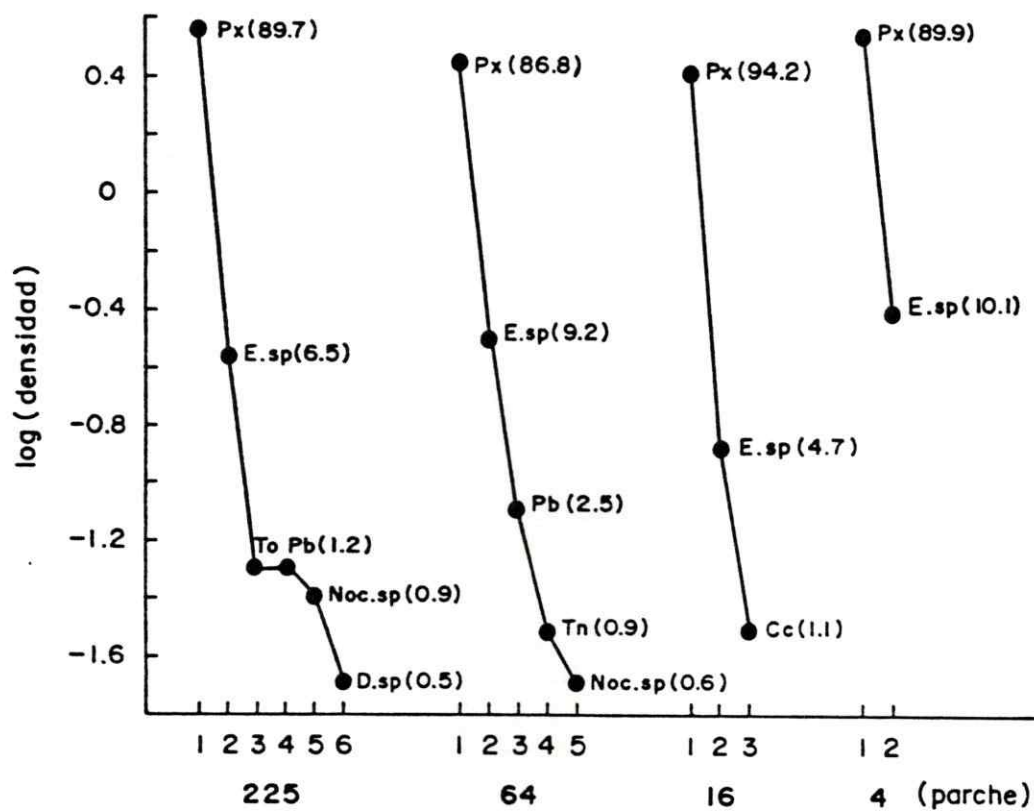


FIGURA 11. Curvas de dominancia de especies de herbívoros según tamaño de parche.

c) 2 de Enero

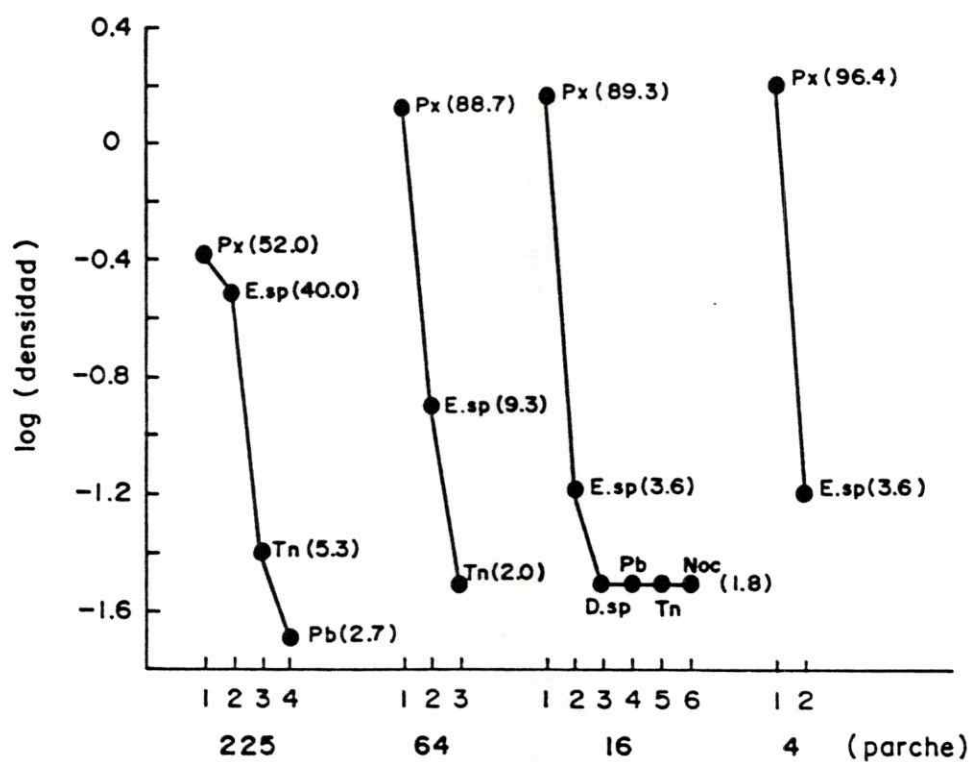
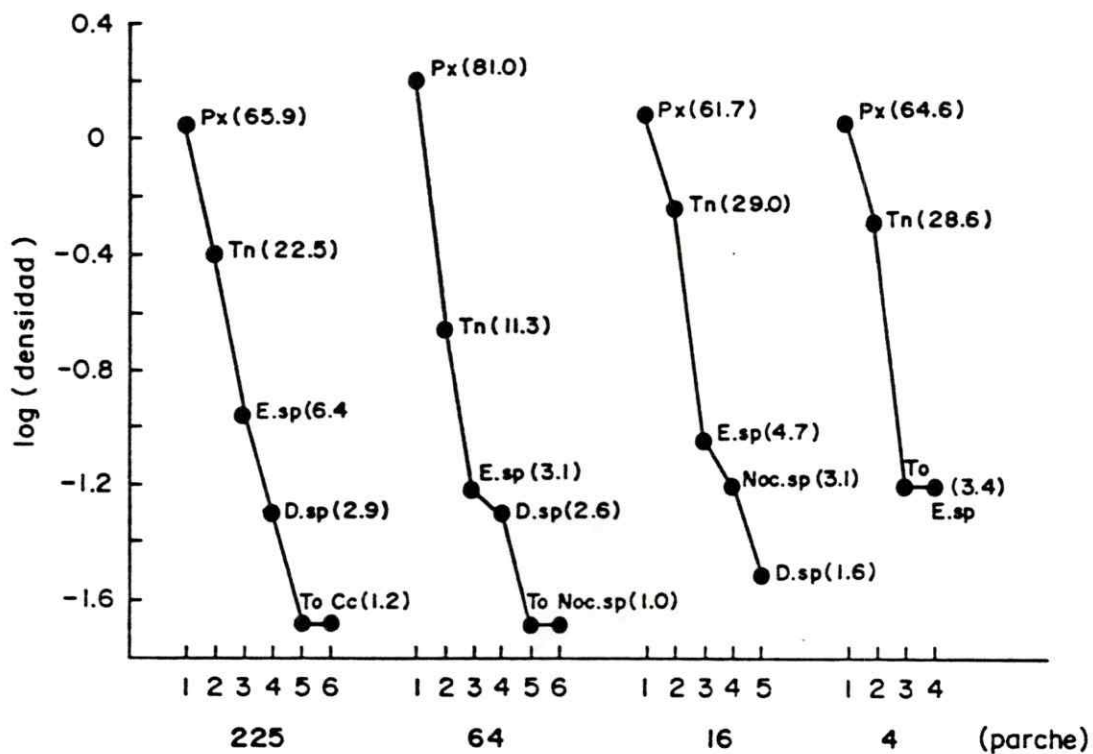


FIGURA 11. Curvas de dominancia de especies de herbívoros según tamaño de parche.

d) 31 de Enero



OTRAS VARIABLES

a) Calidad de las plantas

Las plantas que pertenecen a parches de distinto tamaño no difieren en calidad. Las diferencias de tamaño y peso no son estadísticamente significativas (Kruskal-Wallis, Tabla 5).

TABLA 5. Medidas de calidad de la planta según tamaño de parche: tamaño y peso final de plantas ($\bar{X} \pm 1 \text{ EE}$).

Parches	Tamaño planta (cm ²)		Peso (g)
	24 Octubre	2 Enero	3 Febrero
225	209.9 ± 10.4 (n = 56)	1674.6 ± 67.9 (n = 28)	4873 ± 200 (n = 16)
64	251.3 ± 17.6 (n = 32)	1704.4 ± 59.8 (n = 32)	4675 ± 410 (n = 16)
16	225.8 ± 27.7 (n = 16)	1568.7 ± 92.2 (n = 16)	4131 ± 353 (n = 16)
4	190.6 ± 17.3 (n = 8)	1476.0 ± 174.0 (n = 8)	4447 ± 299 (n = 16)
	H = 4.86 gl = 3 P = 0.18	H = 3.00 gl = 3 P = 0.39	H = 4.03 gl = 3 P = 0.26

b) Predadores

Artrópodos: Los artrópodos predadores cuantificados correspondieron a: Adalia septempunctata (L.) (Coleoptera: Coccinellidae), Eriopis connexa (Germ.) (Coleoptera: Coccinellidae), Syrphus octomaculata Walk. (Diptera: Syrphidae), Incamya chilensis Aldrich (Diptera: Tachinidae), microhimenóptero nn, Nabidae nn (Hemiptera) y Aranea. Los más abundantes fueron E. connexa, S. octomaculata y arañas.

La densidad de artrópodos predadores no fue diferente en parches de distinto tamaño (Figura 12). En la mayoría de las fechas existe una correlación positiva entre la abundancia de predadores y herbívoros presentes en las plantas (Tabla 6).

FIGURA 12. Densidad de artrópodos predadores/planta según tamaño de parche.

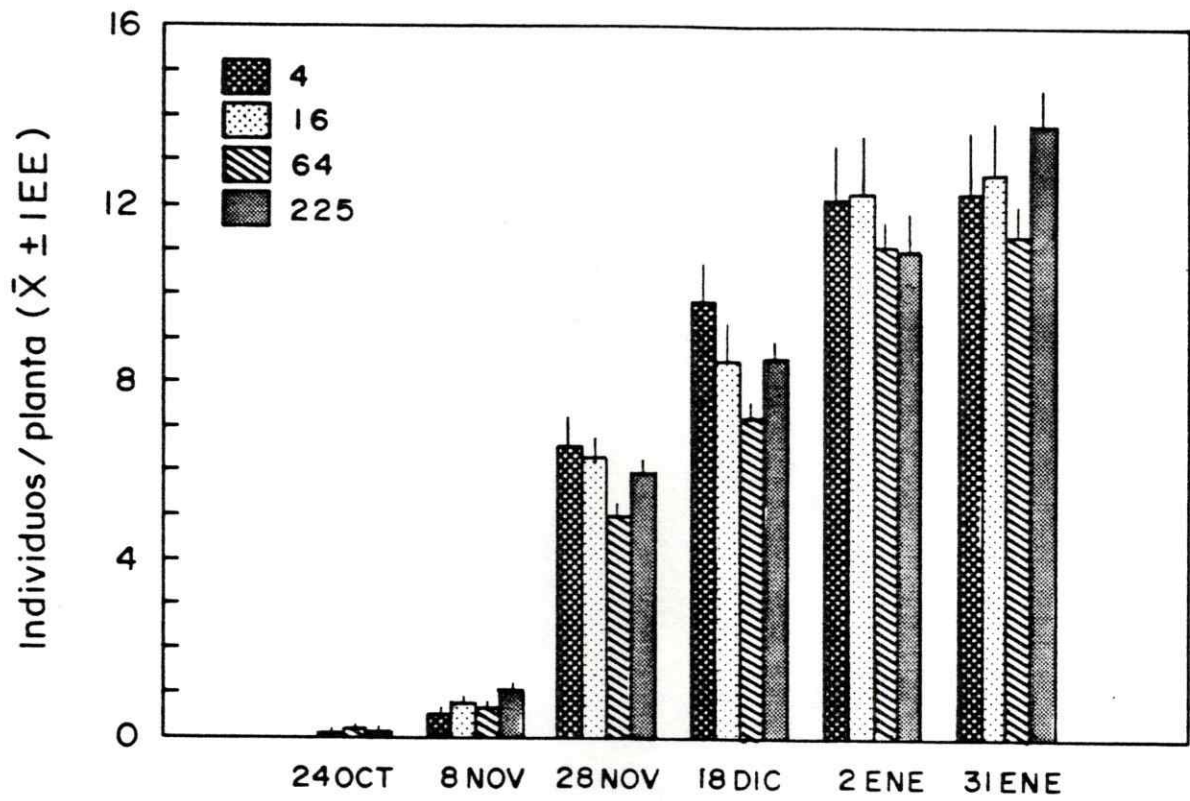


TABLA 6. Coeficiente de correlación (r) entre el número de herbívoros/planta y el número de predadores/planta.

	n	r	P
24 Octubre	224	0.058	> 0.10
8 Noviembre	224	0.133	< 0.05
28 Noviembre	224	0.036	> 0.25
18 Diciembre	168	0.130	< 0.05
2 Enero	168	0.462	< 0.0005
31 Enero	168	0.127	< 0.0025

Otros predadores

En las más de 50 horas en terreno nunca fue observada una lagartija utilizando los parches experimentales. Las observaciones de aves indican que éstas usan generalmente las malezas que rodean las grillas experimentales (4 de 10) o los bordes de las grillas (6 de 10). En ningún caso fueron observadas al interior de los parches de repollos. La especie que más frecuentemente utilizaba los bordes de las grillas fue Vanellus chilensis (queltehue), insectívoro común en los campos agrícolas (Johnson 1967), sin embargo nunca fue observado alimentándose en los parches experimentales. Estas observaciones confirman las realizadas a lo largo de todo el experimento con respecto a la ausencia de uso de parches experimentales por parte de aves residentes.

En resumen, ni la calidad de las plantas ni la densidad o uso de los parches por parte de artrópodos y vertebrados insectívoros varió entre parches de distinto tamaño, de manera que estos factores no alteraron la respuesta de los herbívoros al tamaño del parche.

PROCESOS

INMIGRACION Y EMIGRACION

a) Colonización por adultos

La colonización por adultos de P. xylostella no varía entre parches, esto es, independientemente de su tamaño todos los parches recibieron en igual tiempo un número promedio similar de adultos / trampa (Fig. 13, Tabla 7).

FIGURA 13. Colonización por adultos de Plutella xylostella según tamaño de parche.

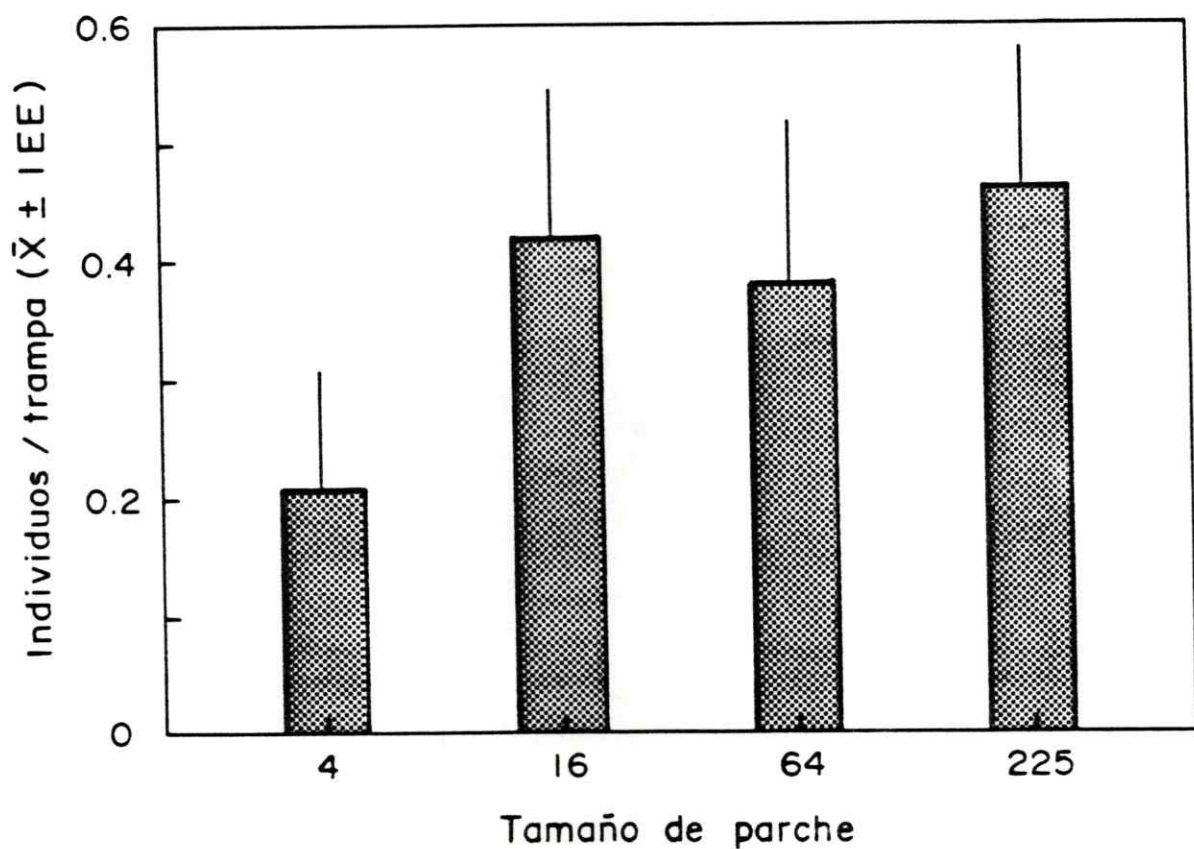


TABLA 7. Resultados del ANOVA de dos vías para el efecto del bloque y del tamaño del parche sobre la colonización por adultos de P. xylostella.

Fuente de variación	gl	SS	MS	F	P
Bloque	1	0.84	0.84	2.15	NS
Parche	3	0.87	0.29	0.74	NS
Bloque x Parche	3	0.28	0.09	0.23	NS
Error	88	34.25	0.39		

b) Dispersión de juveniles

Las pruebas de laboratorio indican que la capacidad de dispersión de las larvas de P. xylostella no es afectada por el marcaje con pintura. Las larvas pintadas se desplazan a una tasa promedio de 8.44 ± 1.28 cm/min, mientras que las larvas controles se desplazan a una tasa de 8.72 ± 0.60 cm/min. Estos valores no difieren estadísticamente (U' Mann-Whitney, $z = 1.018$, g.l. = 20, $P = 0.15$).

El experimento de captura-recaptura de P. xylostella en terreno para evaluar la inmigración y emigración de larvas en los diferentes parches, indica que las larvas no abandonan el parche una vez colonizado, ésto es, no migran entre parches. Todas las larvas fueron recapturadas en el mismo parche en que fueron marcadas inicialmente (Tabla 8). Esto a pesar de que las larvas tienen la capacidad de desplazarse, como lo demuestra la prueba de laboratorio

arriba descrita.

Resumiendo, la colonización por adultos de P. xylostella no es afectada por el tamaño del parche y los juveniles permanecen en el mismo parche inicial.

TABLA 8. Recapturas de larvas de Plutella xylostella en parches de 64, 16 y 4 plantas.

parche marcaje	total marcadas	parche recaptura		
		64	16	4
64	100	25	0	0
16	33	0	13	0
4	36	0	0	6

DISCUSION

La hipótesis de concentración de recursos (Root 1973) propone que parches de vegetación relativamente más grandes, densos y/o monoespecíficos, debieran presentar densidades mayores de herbívoros debido a la mayor probabilidad de que éstos los colonicen y permanezcan en ellos por mayor tiempo.

El efecto del tamaño del parche sobre las densidades de herbívoros se ha estudiado en, a lo menos, 24 especies de insectos fitófagos. Las respuestas de la densidad de estas especies al tamaño del parche han sido variadas, pudiendo incrementar, disminuir o no variar a medida que el parche de vegetación aumenta de tamaño (Tabla 1). Estas respuestas heterogéneas de los herbívoros al tamaño del parche podrían atribuirse a causas metodológicas y/o biológicas. Trabajos previos han mezclado variables tales como tamaño de parche y diversidad de la vegetación (e.g., Bach 1984, Maguire 1983). Según la hipótesis de concentración de recursos (Root 1973), ambas variables tendrían consecuencias opuestas sobre las densidades de herbívoros (i.e., a mayor tamaño de parche mayor densidad de herbívoros, a mayor diversidad de vegetación menor densidad de herbívoros) y, dado que parches más grandes de

vegetación generalmente involucran una mayor diversidad de plantas, los efectos de ambas variables sobre los herbívoros podrían anularse o, a lo menos, confundirse, impidiendo un contraste adecuado de la hipótesis de concentración de recursos.

Por otra parte, otros factores (e.g., calidad del recurso, predadores), que podrían modificar el comportamiento de los herbívoros al estar co-variando con el tamaño del parche, no siempre han sido considerados (Bach 1984, 1988a, 1988b, Kareiva 1983, Stanton 1983). La evaluación de estos factores es de fundamental importancia para entender las causas de las respuestas de los herbívoros al tamaño del parche.

Finalmente, las características biológicas particulares de cada especie de herbívoro podrían ser la causa de las respuestas heterogéneas de la densidad de insectos al tamaño del parche. El mecanismo que mejor explicaría la respuesta de los herbívoros a la concentración de sus recursos sería el tipo de dispersión de los insectos (Bach 1980a, Kareiva 1983, Kareiva 1985, Risch 1981, Stanton 1983). Los movimientos de corto alcance de los individuos se traducirían en procesos de inmigración y emigración a parches de vegetación (Hassell & Southwood 1978). Sin embargo, estudios sobre dispersión, inmigración y emigración de herbívoros en relación a la concentración de los recursos son los menos y recientes, y se han realizado en un número limitado de especies

principalmente crisomélidos y piéridos (e.g., Bach 1984, 1988b, Kareiva 1985).

Las investigaciones previas respecto la hipótesis de concentración de recursos se han limitado a evaluar la respuesta al tamaño del parche de sólo una o dos especies de herbívoros y no al conjunto de ellos, como lo requiere la contrastación de las predicciones de Root (1973) referentes a la diversidad de herbívoros.

Esta tesis evita las limitaciones de diseño en que han incurrido trabajos anteriores: el tamaño del parche es la única variable manipulada, manteniéndose la diversidad y densidad de la vegetación constante, de manera que los herbívoros sólo respondan al tamaño del parche. Además, evalúa otras variables que podrían alterar las respuestas de los herbívoros al tamaño del parche como son calidad de las plantas y predadores. Hace un análisis multiespecífico, incorporando todas las especies de insectos herbívoros del sistema, contrastando las predicciones comunitarias de la hipótesis de Root (1973). Finalmente, analiza los mecanismos biológicos (i.e., dispersión) que determinarían las respuestas de los herbívoros al tamaño del parche de recursos.

PATRONES DE DENSIDAD

En este marco, los resultados de esta tesis no dan apoyo empírico a los postulados de Root (1973) sobre las densidades de herbívoros en parches más grandes. A pesar que los tamaños de parches y la distancia entre parches utilizados en este experimento son similares a trabajos previos donde las densidades de herbívoros han diferido entre parches, ni los herbívoros en conjunto ni cada una de las especies por separado alcanzaron densidades mayores en parches más grandes. Cabe hacer notar que, contrario a lo predicho por Root (1973), las larvas de P. brassicae tendieron a ser más densas en parches más pequeños (Figura 4c), concordando con el patrón observado en P. rapae en Norteamérica (Cromartie 1975, Kareiva 1985, Maguire 1983). Sin embargo, las diferencias de densidades en este caso no fueron significativas, al igual que en el resto de las especies de herbívoros presentes durante el experimento. La herbivoría por parche y por planta tampoco varió entre parches de vegetación de distinto tamaño, apoyando los resultados de densidad de herbívoros descritos anteriormente.

CAUSALIDAD

Otras variables

La ausencia de diferencias en las densidades de herbívoros en parches de diferente tamaño no sería consecuencia de la acción de otras variables. Ni la

calidad de las plantas ni la densidad y uso de parches por predadores difirió entre parches de diferente tamaño, de manera que estos factores afectaron por igual a los herbívoros de distintos parches. En consecuencia, la respuesta en densidad de los herbívoros en parches de vegetación de distinto tamaño podría explicarse por los atributos biológicos de las especies, en particular, por el comportamiento de dispersión de los herbívoros (Bach 1980a, Kareiva 1983, 1985, Risch 1981, Root 1973, Stanton 1983).

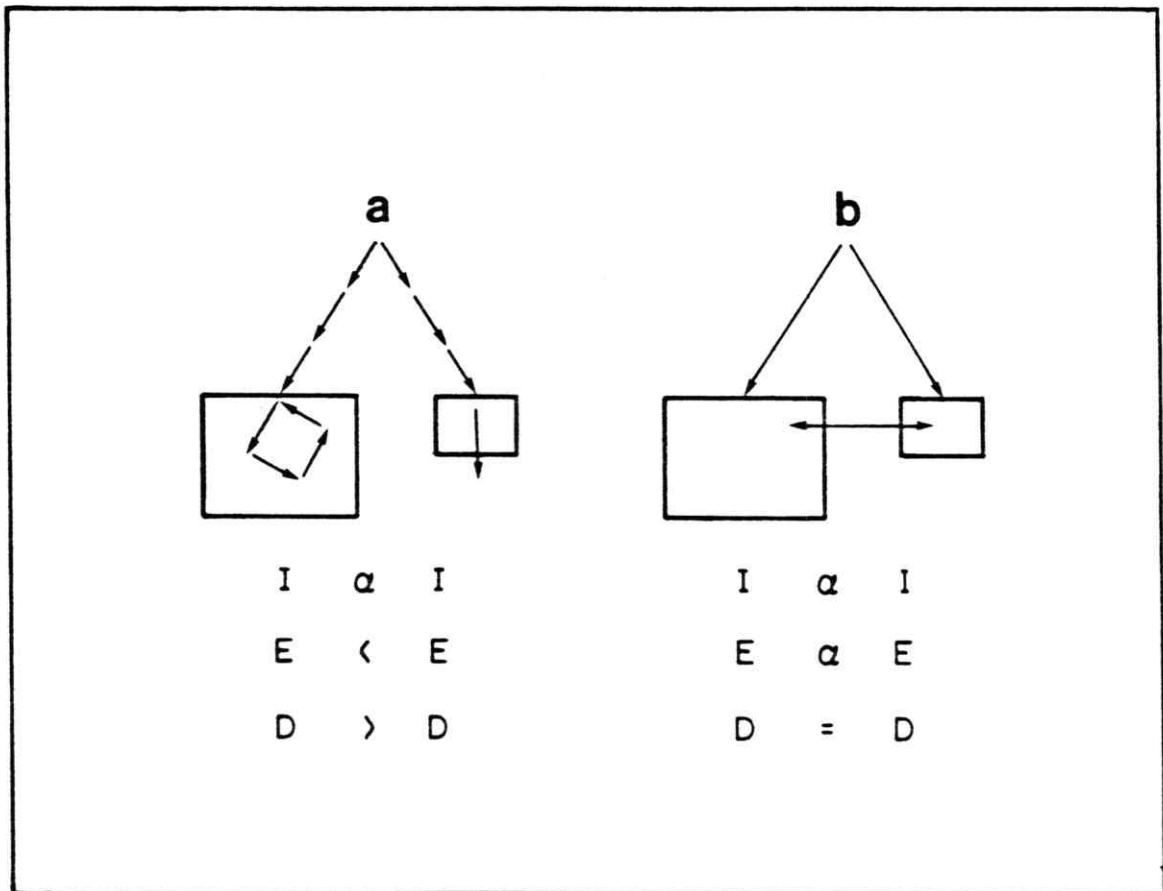
Dispersión de herbívoros y relación con textura de la vegetación

El tipo de dispersión de los herbívoros determinaría la inmigración y emigración de éstos a parches de vegetación, afectando las densidades de insectos en estos parches (Figura 14). Insectos con capacidad de dispersión limitada (Figura 14a) tendrían proporcionalmente una mayor probabilidad de inmigrar a parches más grandes que chicos, por ser los primeros un blanco mayor (Stanton 1983). La emigración desde parches mayores, sin embargo, sería menor debido a i) la mayor probabilidad de encontrar recursos al interior del parche y ii) a la menor relación borde-área de parches más grandes lo que disminuye la posibilidad que el insecto, en la búsqueda de nuevos recursos, alcance el borde y abandone el parche (Kareiva 1985). Este tipo de dispersión de los insectos, que llevaría a que la

inmigración al parche exceda la emigración, se traduciría en una densidad mayor de herbívoros por planta en parches más grandes. Insectos con este comportamiento estuvieron ausentes en los experimentos de esta tesis, sin embargo este modelo representa adecuadamente el comportamiento de los crisomélidos P. crucifera y P. striolata (Cromartie 1975, Kareiva 1985). Estas especies de herbívoros con capacidad de dispersión baja, son más densas en parches más grandes de crucíferas debido a la emigración menor desde este tipo de parches en relación a parches más chicos (Kareiva 1985). Insectos con gran capacidad de dispersión, por otra parte, inmigrarían y emigrarían en proporción al tamaño del parche. Ellos no tendrían limitaciones para alcanzar los bordes y, por lo tanto, para emigrar. En consecuencia, sus densidades por planta serían iguales en parches de tamaño diferente (Figura 14b).

En síntesis, la densidad de herbívoros por planta en parches de distinto tamaño estaría determinado principalmente por la emigración de individuos desde los parches, la cual sería dependiente del comportamiento de dispersión del herbívoro.

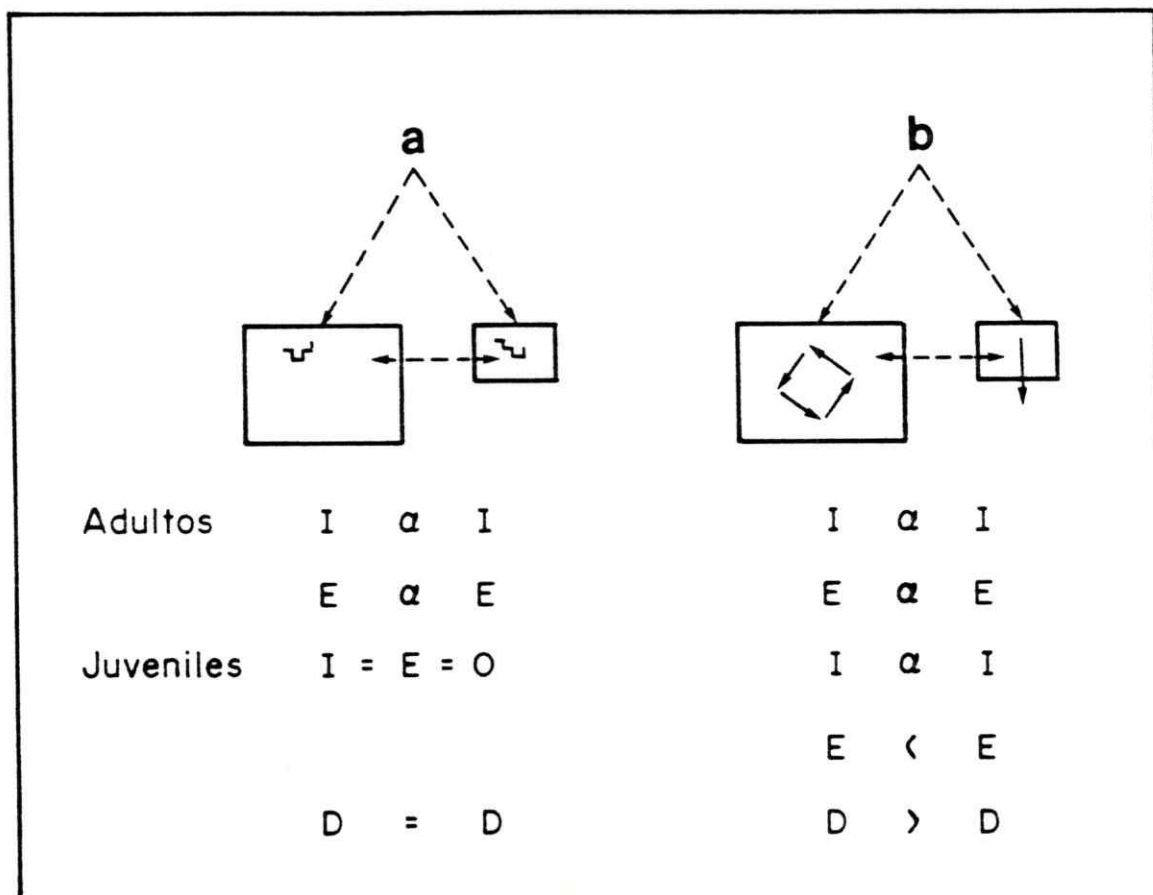
FIGURA 14. Densidad de herbívoros por planta en parches de distinto tamaño según tipo de dispersión del herbívoro. a: herbívoros con capacidad de dispersión limitada; b: herbívoros con gran capacidad de dispersión. I: inmigración, E: emigración, D: densidad de herbívoros.



El comportamiento de oviposición del adulto - que depende del tipo de dispersión del herbívoro (pero véase Rausher 1983) - es relevante para la distribución espacial de los juveniles (Mitchell 1981). En general los adultos oviponen en plantas donde la sobrevivencia y crecimiento de larvas es mayor (Rausher & Papaş 1983). La elección del sitio de oviposición es de importancia adaptativa, sobre todo para aquellas especies cuyas larvas no tienen la capacidad de buscar nuevos huéspedes por ser relativamente sésiles (Rausher 1979, 1980). Este sería el caso de la mayoría de las especies herbívoras presentes en mi experimento (e.g., B. brassicae, M. persicae, P. xulostella). Por ejemplo, las larvas de P. xulostella no migran entre parches y probablemente completan todo su ciclo de vida en una sola planta; los adultos en cambio, presentan una gran capacidad de dispersión y colonizan por igual los parches de diferente tamaño (Tabla 9). En este caso, el comportamiento de dispersión (y probablemente oviposición) del adulto determinaría la densidad igual de juveniles por planta en parches de distinto tamaño (Figura 15a).

Sin embargo, si las larvas tiene una alta capacidad de dispersión, el comportamiento de dispersión del adulto podría no ser un factor determinante de la distribución espacial de los juveniles. El comportamiento de dispersión posterior de las larvas podría determinar una redistribución de éstas en el espacio (Figura 15b). Este

FIGURA 15. Densidad de herbívoros por planta en parches de distinto tamaño según tipo de dispersión de adultos (línea punteada) y juveniles (línea continua). a: adultos con alta capacidad de dispersión, juveniles relativamente sésiles (e.g., *P. xylostella*); b: adultos con alta capacidad de dispersión, juveniles con capacidad de desplazarse (e.g., *P. brassicae*). Simbología como en la Fig. 14.



podría ser el caso de juveniles de P. brassicae con tasas de dispersión relativamente altas ($48.9 \text{ cm/min} \pm 4.7$), sobre todo en los últimos estadios larvales, como se ha observado en P. rapae (Cain et al. 1985). Dada esta capacidad relativamente alta de dispersión, las larvas de P. brassicae podrían emigrar más desde parches más chicos, como lo predice Root (1973) en su hipótesis de concentración de recursos (Figura 15b) y como se ha observado en adultos de P. crucifera y P. striolata (Fig. 14a, Kareiva 1985). El comportamiento de juveniles de P. brassicae no pudo ser contrastado empíricamente en esta tesis, debido al alto grado de parasitismo que sufrieron las larvas durante el experimento.

La distancia y el aislamiento entre parches, en estrecha relación con las capacidades de dispersión de los herbívoros, afecta la respuesta de los herbívoros al tamaño del parche (Capman et al. 1990, Bergelson & Kareiva 1987). El patrón de densidad de huevos y larvas de Pholisora catullus (Lepidoptera: Hesperidae) cambia cuando varía la distancia entre parches de distinto tamaño de su planta huésped, Chenopodium album. Cuando los parches están ampliamente espaciados (5.5 - 6.4 m entre bordes), los parches más grandes tienen menos huevos y larvas por planta que los parches más pequeños. Cuando la distancia entre parches disminuye (1.1 - 2.0 m), la densidad de huevos por planta no difiere entre parches de distinto tamaño (Capman et al. 1990). Estas respuestas se

deberían al comportamiento de la hembra adulta, quien no distinguiría entre parches al estar éstos próximos entre sí. La dispersión o movimiento entre parches por parte de los insectos sería mayor cuando los parches están más juntos, disminuyendo con ello las diferencias en densidades de herbívoros entre parches. La distancia entre parches, en relación a las características de dispersión de los herbívoros presentes en mi experimento, podría explicar la igualdad de densidades de insectos observada en parches de diferente tamaño. Dada la alta capacidad de dispersión de los herbívoros adultos presentes en mi experimento -que fueron los que determinaron la distribución de los juveniles más bien sésiles (e.g., P. xylostella)- el espaciamiento entre parches (3 m entre bordes) no habría sido suficiente para que los herbívoros percibieran los parches como unidades biológicas diferentes, lo que se refleja en sus densidades iguales en todos los parches.

La presencia de plantas no hospederas entre parches sería otro factor de aislamiento de los parches, particularmente para herbívoros especialistas. Estas barreras entre parches modularían las respuestas de los herbívoros al tamaño de parche de plantas huéspedes, ya sea disminuyendo la probabilidad de encuentro de los parches y/o disminuyendo la posibilidad de emigrar de un parche colonizado. Las densidades menores de P. xylostella en parches más chicos observadas por Maguire (1983) -y no

observadas en mi experimento- podrían atribuirse a la presencia de malezas entre sus parches. En ese caso, los parches más chicos serían menos conspicuos y por lo tanto la inmigración de P. xylostella a ellos habría sido menor. Por otra parte, la densidad de Acalymma vittatum (Coleoptera: Chrysomelidae) es mayor en parches de plantas más pequeños cuando estos parches están rodeados de vegetación no huésped alta (Bach 1988a). Este patrón sería el resultado de una emigración menor desde este tipo de parches debido al comportamiento de vuelo de los crisomélidos. Al emprender el vuelo desde parches chicos en un ángulo de 30° a 40°, los crisomélidos interceptarían las plantas no huéspedes que rodean al parche y tenderían a regresar al parche. En parches más grandes en cambio, la probabilidad de que intercepten la vegetación no huésped es menor y por lo tanto podrían abandonar el parche (Bach 1988a). En mi experimento, la ausencia de vegetación no-hospedera entre parches (i.e., ausencia de barreras aislantes) habría hecho que el conjunto de parches fuera percibido por los herbívoros como un sólo parche, sin limitaciones para inmigrar o emigrar de ellos, y por lo tanto, desarrollando iguales densidades en los diferentes parches.

En función de todos los argumentos anteriores, la hipótesis de concentración de recursos (Root 1973) sería organismo-dependiente, siendo en gran medida función del comportamiento de dispersión de los herbívoros adultos y

juveniles en relación a escala del parchamiento de la vegetación (i.e., tamaño de parches, distancia y aislamiento entre parches).

DIVERSIDAD DE HERBIVOROS

En esta tesis, el estudio de todas las especies de insectos herbívoros asociadas al sistema permitió contrastar las predicciones comunitarias de la hipótesis de concentración de recursos (Root 1973). Los herbívoros de parches más grandes debieran ser comparativamente menos diversos que los de parches más chicos, debido a que unas pocas especies colonizarían y dominarían numéricamente el parche. Por el contrario, los parches más pequeños presentarían una fauna de herbívoros con abundancias relativas similares entre especies (i.e., sin especies dominantes) y consecuentemente serían más diversos. Este fenómeno debería reflejarse en un índice de homogeneidad mayor a medida que el parche disminuye de tamaño. Este sería el caso del sistema estudiado por Root (1983), donde P. cruciferae y P. striolata actuarían como especies "organizadoras" del sistema (Root 1985). Las respuestas de estos crisomélidos al tamaño del parche determinarían las respuestas de todas las otras especies de herbívoros en el parche. En parches más grandes estos crisomélidos dominarían numéricamente resultando de ello una baja homogeneidad de especies y lo inverso ocurriría en parches más pequeños.

En el presente experimento, contrario a lo predicho por Root (1973), la diversidad y homogeneidad de herbívoros fue menor en parches más pequeños. La riqueza de especies de herbívoros fue también significativamente menor en parches más chicos. Esto es, los parches más pequeños tuvieron una menor diversidad de herbívoros debido al número menor de especies presentes con abundancias poblacionales más desiguales en relación a parches más grandes. La menor riqueza de especies de herbívoros en parches más chicos se debería a las menores tasas de inmigración de especies a estos parches y no a mayores tasas de extinción (Apéndice B).

De cumplirse las predicciones de Root (1973), las pendientes de las curvas de dominancia de especies deberían suavizarse a medida que el tamaño del parche disminuye. Esto no fue así, las curvas de dominancia presentan pendientes similares en todos los parches. Las curvas de dominancia se aproximan a una serie geométrica representando un fenómeno de "pre-llenado" del parche, donde unas pocas especies ocupan exitosamente el lugar (May 1979, Whittaker 1975). En el presente experimento, estas especies fueron B. brassicae, M. persicae y P. xylostella las que dominaron en todos los tipos de parches.

CONCLUSIONES FINALES

Los resultados de esta tesis no apoyan empíricamente las predicciones de la hipótesis de concentración de recursos (Root 1973) sobre densidad y diversidad de herbívoros asociados a parches de vegetación de diferente tamaño. La hipótesis de concentración de recursos se cumpliría sólo bajo ciertas condiciones. Esta sería organismo-dependiente, siendo en gran medida función del comportamiento de dispersión de los herbívoros adultos y juveniles en relación a la escala espacial de la textura de la vegetación (sensu Root 1985). La emigración de individuos desde los parches determinaría en gran medida sus densidades al interior del parche. Las predicciones sobre diversidad para parches más grandes tendrían apoyo en ensambles de herbívoros donde una o unas pocas especies dominantes respondan positivamente a la concentración de recursos.

Mayores estudios sobre comportamiento de dispersión son necesarios para evaluar las condiciones bajo las cuales los organismos responden a características de la textura vegetacional. Estudios sobre dispersión de insectos en diferentes estados de su ciclo de vida, machos y hembras (Lawrence 1982), gregarios y solitarios (Turchin 1987, 1989), especialistas y generalistas, en ambientes saturados o no saturados en términos de densidad de herbívoros, deben realizarse en relación a distintos patrones de vegetación. También es necesario profundizar estudios comunitarios para entender cómo y por qué los

herbívoros en conjunto responden a la textura de la vegetación.

REFERENCIAS

- ALTIERI MA 1985. Agroecología. Ediciones Cetal, Chile. 184 pp.
- ANDOW DA 1990. Population dynamics of an insect herbivore in simple and diverse habitats. *Ecology* 71: 1006-1017.
- BACH CE 1980a. Effect of plant diversity and time of colonization on an herbivore-plant interaction. *Oecologia (Berl.)* 44: 319-326.
- BACH CE 1980b. Effect of plant density and diversity on the population dynamics of a specialist herbivore, the striped cucumber beetle, *Acalymma vittata* (Fab.). *Ecology* 61: 1515-1530.
- BACH CE 1984. Plant spatial pattern and herbivore population dynamics: plant factors affecting the movement patterns of a tropical cucurbit specialist (*Acalymma innubum*). *Ecology* 65: 175-190.
- BACH CE 1986. A comparison of the responses of two tropical specialist herbivores to host plant patch size. *Oecologia (Berl.)* 68: 580-584.
- BACH CE 1988a. Effect of host plant patch size on herbivore density: patterns. *Ecology* 69: 1090-1102.
- BACH CE 1988b. Effect of host plant patch size on herbivore density: underlying mechanisms. *Ecology* 69: 1103-1117.
- BEGON M, JL HARPER & CR TOWNSEND 1986. *Ecology: individuals, populations, and communities*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- BERGELSON J & P KAREIVA 1987. Barriers to movement and the response of herbivores to alternative cropping patterns. *Oecologia (Berl.)* 71: 457-460.
- CAIN ML 1985. Random search by herbivorous insects: a simulation model. *Ecology* 66: 877-888.

- CAIN ML, J ECCLESTON & PM KAREIVA 1985. The influence of food plant dispersion on caterpillar searching success. *Ecol. Entomol.* 10: 1-7.
- CAPMAN WC, GO BATZLI & LE SIMMS 1990. Responses of the common sooty wing skipper to patches of host plants. *Ecology* 71: 1430-1440.
- CONNOR F & ED MACCOY 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. *Am. Nat.* 113: 791-833.
- CONOVER WJ 1980. Practical nonparametric statistics. John Wiley & Sons, New York.
- CROMARTIE WJ 1975. The effect of stand size and vegetational background on the colonization of cruciferous plants by herbivorous insects. *J. Appl. Ecol.* 12: 517-533.
- DENNO R, M RAUPP & M TALLAMY 1981. Organization of a guild of sap-feeding insects: equilibrium versus nonequilibrium coexistence. En Denno RF & H Dingle (eds.), *Insect life history patterns: habitat and geographic variation*. Springer-Verlag, New York, New York: 151-181.
- FUENTES ER, JM ETCHEGARAY, ME ALJARO & G MONTENEGRO 1981. Shrub defoliation by matorral insects. En di Castri F, DW Goodall & R Specht (eds.), *Ecosystems of the world*, vol 11. Mediterranean-type shrublands. Elsevier, Amsterdam: 345-359.
- GONZALEZ RH 1989. Insectos y ácaros de importancia agrícola y cuarentenaria en Chile. Ograma, Santiago.
- HAIRSTON NG 1989. Ecological experiments: purpose, design, and execution. Cambridge University Press, New York.
- HANSKI I 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* 38: 210-221.
- HASSELL MP & TRE SOUTHWOOD 1978. Foraging strategies of insects. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9: 75-98.
- HURLBERT SH 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monogr.* 54: 187-211.
- JANZEN DH 1968. Host plants as islands in evolutionary and contemporary time. *Am. Nat.* 102: 592-595.

- JANZEN DH 1973. Host plants as islands. II. Competition in evolutionary and contemporary time. *Am. Nat.* 107: 786-790.
- JOHNSON AW 1967. The birds of Chile. Platt Editores Gráficos, Buenos Aires.
- KAREIVA P 1982. Experimental and mathematical analyses of herbivore movement: quantifying the influence of plant spacing and quality on foraging discrimination. *Ecol. Monogr.* 52: 261-282.
- KAREIVA P 1983. Influence of vegetation texture on herbivore populations: resource concentration and herbivore movement. En RF Denno & MS MacClure (eds.), *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*. Academic Press, New York, New York: 259-289.
- KAREIVA P 1985. Finding and losing host plants by Phyllotreta: patch size and surrounding habitat. *Ecology* 66: 1809-1816.
- LAWRENCE WS 1982. Sexual dimorphism in between and within patch movements of a monophagous insect: Tetraopes (Coleoptera: Cerambycidae). *Oecologia (Berl.)* 53: 245-250.
- LAWRENCE WS & CE BACH 1989. Chrysomelid beetle movements in relation to host-plant size and surrounding non-host vegetation. *Ecology* 70: 1679-1690.
- MACARTHUR RH & EO WILSON 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17: 373-387.
- MACARTHUR RH & EO WILSON 1967. The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- MACGARVIN M 1982. Species-area relationships of insects on host plants: herbivores on rosebay willowherb. *J. Anim. Ecol.* 51: 207-223.
- MAGUIRE LA 1983. Influence of collard patch size on population densities of lepidopteran pests (Lepidoptera: Pieridae, Plutellidae). *Env. Entomol.* 12: 1415-1419.
- MAY RM 1979. Patterns of species abundance and diversity, En ML Cody & JM Diamond (eds.), *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press, Harvard.
- MITCHELL R 1981. Insect behavior, resource exploitation, and fitness. *Ann. Rev. Entomol.* 26: 373-396.

- PIMENTEL D 1961. The influence of plant spatial patterns on insect populations. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 54: 61-69.
- POIANI A & ER FUENTES 1985. Efecto de los insectos defoliadores sobre manchones de matorral: casos mono y multiespecíficos. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 58: 47-56.
- PRESTON FW 1960. Time and space and the variation of species. *Ecology* 41: 611-627.
- PRESTON FW 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology* 43: 185-215.
- RALPH CP 1977. Effect of host plant density on population of a specialized, seed-sucking bug, *Oncopeltus fasciatus*. *Ecology* 58: 799-809.
- RAUSHER MD 1980. Host abundance, juvenile survival, and oviposition preference in *Battus philenor*. *Evolution* 34: 342-355.
- RAUSHER MD 1981. The effect of native vegetation on the susceptibility of *Aristolochia reticulata* (*Aristolochiaceae*) to herbivore attack. *Ecology* 62: 1325-1340.
- RAUSHER MD 1983. Alteration of oviposition behavior by *Battus philenor* butterflies in response to variation in host-plant density. *Ecology* 64: 1028-1034.
- RAUSHER MD & DR PAPA J 1983. Demographic consequences of discrimination among conspecific host plants by *Battus philenor* butterflies. *Ecology* 64: 1402-1410.
- RISCH SJ 1980. The population dynamics of several herbivorous beetles in a tropical agroecosystem: the effect of intercropping corn, beans and squash in Costa Rica. *J. Appl. Ecol.* 17: 593-612.
- RISCH SJ 1981. Insect herbivore abundance in tropical monocultures and polycultures: an experimental test of two hypotheses. *Ecology* 62: 1325-1340.
- RISCH SJ, D ANDOW & MA ALTIERI 1983. Agroecosystem diversity and pest control: data, tentative conclusions, and new research directions. *Env. Entomol.* 12: 625-629.
- ROOT RB 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecol. Monogr.* 43: 95-124.

- ROOT RB 1985. Some consequences of ecosystem texture. En SA Levin (ed.). Ecosystem analysis and prediction. Society for Industrial and applied mathematics, Philadelphia: 83-97.
- SIMBERLOFF DS 1976. Experimental zoogeography of islands: effects of island size. Ecology 57: 629-648.
- SOKAL RR & FJ ROHLF 1981. Biometry. Freeman & Co. Second ed.
- SOUTHWOOD TRE 1961. The number of species of insect associated with various trees. J. Anim. Ecol. 30: 1-8.
- STANTON ML 1983. Spatial patterns in the plant community and their effects upon insect search. En S. Ahmad (ed.), Herbivorous insects: host-seeking behavior and mechanisms. Academic Press, New York, New York: 125-157.
- STRAUSS SY & PA MORROW 1988. Movement patterns of an Australian chrysomelid beetle in a stand of two Eucalyptus host species. Oecologia (Berl.) 77: 231-237.
- STRONG DR 1979. Biogeographic dynamics of insect-host plant communities. An. Rev. Entomol. 24: 89-119.
- STRONG DR, JH LAWTON & R SOUTHWOOD 1984. Insects on plants: community patterns and mechanisms. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- TAHVANAINEN JO & RB ROOT 1972. The influence of vegetational diversity on the population ecology of a specialized herbivore, Phyllotreta cruciferae (Coleoptera: Chrysomelidae). Oecologia (Berl.) 10: 321-346.
- THOMPSON JN 1978. Within-patch structure and dynamics in Pastinaca sativa and resource availability to a specialized herbivore. Ecology 59: 443-448.
- THOMPSON JN & PW PRICE 1977. Plant plasticity, phenology, and herbivore dispersion: wild parsnip and the parsnip webworm. Ecology 58: 1112-1119.
- TURCHIN P 1987. The role of aggregation in the response of Mexican bean beetles to host-plant density. Oecologia (Berl.) 71: 577-582.
- TURCHIN P 1989. Population consequences of aggregative movement. J. Anim. Ecol. 58: 75-100.

- VOLOSKY E 1974. Hortalizas. Cultivo y producción en Chile. Ed. Universitaria, Santiago.
- WHITTAKER RH 1975. Communities and ecosystems. MacMillan, New York, New York.
- WILLIAMS CB 1964. Patterns in the balance of nature. Academic Press, New York, New York.
- ZAR JH 1974. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, New Jersey.

APENDICE A

ANALISIS DE VARIANZA PARA DENSIDAD DE HERBIVOROS

La hipótesis de concentración de recursos (Root 1973) predice que la densidad de insectos herbívoros debería ser mayor en parches más grandes de vegetación. En términos estadísticos, la hipótesis nula plantea que no deberían existir diferencias significativas en las densidades de herbívoros asociados a parches de distinto tamaño.

Para poner a prueba esta hipótesis, se realizaron, fecha a fecha, ANOVAs de dos vías para réplicas desiguales pero proporcionales, utilizando tamaño de parche y bloques como factores (Sokal & Rohlf 1981). Los ANOVAs se realizaron utilizando dos aproximaciones: i) empleando como réplicas la densidad promedio de herbívoros por parche, salvo para los parches más pequeños (de 4 plantas), donde no fue posible obtener promedios por haber muestreado sólo una planta en cada parche, y ii) pseudoreplicando (Hairston 1989, Hurlbert 1984), es decir, utilizando como réplicas los valores individuales de densidad de herbívoros/planta. Las limitaciones de ambas aproximaciones están descritas en los Métodos de la Tesis.

En este apéndice se muestran los resultados de ambos ANOVAs. La Tabla 1 muestra los resultados del ANOVA

realizado en base a los promedios de herbívoros por parche. La densidad de herbívoros/planta no fue significativamente diferente en ninguno de los muestreos. Sin embargo, estas densidades si variaron entre bloques en el primero y los últimos tres muestreos. La Tabla 2 muestra los resultados del ANOVA realizado en base a pseudoréplicas. Como era esperable, al pseudoreplicar es posible detectar con mayor frecuencia diferencias significativas entre bloques, en comparación con el ANOVA mostrado en la Tabla 1. Sin embargo, a pesar de forzar a la prueba a rechazar la hipótesis nula, no es posible detectar diferencias significativas en las densidades de insectos herbívoros asociados a parches de distinto tamaño, aspecto central de la hipótesis de Root (1973; Tabla 2). En consecuencia, ambos tipos de análisis son consistentes en cuanto a que no rechazan la hipótesis nula referente a las densidades de herbívoros en parches de tamaño diferente.

TABLA 1. ANOVA de dos vías para el efecto del bloque y del tamaño del parche sobre las densidades de insectos herbívoros. El ANOVA está hecho en base al promedio de herbívoros por parche.

Fuente de variación	gl	SS	MS	F	P
11 Octubre					
Bloque	1	4268.16	4268.16	10.17	**
Parche	2	38.88	19.44	0.05	NS
Bloque x Parche	2	11.56	5.78	0.01	NS
Error	22	9231.64	419.62		
24 Octubre					
Bloque	1	0.34	0.34	0.19	NS
Parche	3	4.03	1.34	0.77	NS
Bloque x Parche	3	4.63	1.54	0.88	NS
Error	22	38.43	1.75		
8 Noviembre					
Bloque	1	90.73	90.73	4.00	NS
Parche	3	19.44	6.48	0.29	NS
Bloque x Parche	3	30.31	10.10	0.45	NS
Error	22	498.82	22.67		
28 Noviembre					
Bloque	1	0	0	0	NS
Parche	3	9.63	3.21	0.85	NS
Bloque x Parche	3	10.17	3.39	0.90	NS
Error	22	82.75	3.76		
18 Diciembre					
Bloque	1	42.08	42.08	12.20	***
Parche	3	6.53	2.18	0.63	NS
Bloque x Parche	3	20.38	6.79	1.97	NS
Error	22	75.94	3.45		
2 Enero					
Bloque	1	37.21	37.21	13.88	***
Parche	3	0.04	0.01	0.004	NS
Bloque x Parche	3	0.53	0.18	0.07	NS
Error	22	59.05	2.68		
31 Enero					
Bloque	1	14.28	14.28	7.64	*
Parche	3	0.20	0.07	0.04	NS
Bloque x Parche	3	3.98	1.33	0.71	NS
Error	22	41.20	1.87		

*: $P < 0.025$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.005$

TABLA 2: ANOVA de dos vías para el efecto del bloque y del tamaño del parche sobre las densidades de insectos herbívoros. El ANOVA está hecho en base a pseudoréplicas.

Fuente de variación	gl	SS	MS	F	P
11 Octubre					
Bloque	1	16128.00	16128.00	50.92	***
Parche	2	80.64	40.32	0.13	NS
Bloque x Parche	2	23.92	11.96	0.04	NS
Error	106	33574.16	316.74		
24 Octubre					
Bloque	1	136.72	136.72	25.83	***
Parche	3	23.93	7.98	1.51	NS
Bloque x Parche	3	48.43	16.14	3.04	*
Error	216	1143.42	5.29		
8 Noviembre					
Bloque	1	604.57	604.57	21.20	***
Parche	3	38.05	12.68	0.44	NS
Bloque x Parche	3	41.39	13.80	0.48	NS
Error	216	6159.35	28.52		
28 Noviembre					
Bloque	1	27.16	27.16	4.59	*
Parche	3	39.66	13.22	2.23	NS
Bloque x Parche	3	19.41	6.47	1.09	NS
Error	216	1278.33	5.92		
18 Diciembre					
Bloque	1	139.34	139.34	16.57	***
Parche	3	47.44	15.81	1.88	NS
Bloque x Parche	3	49.76	16.59	1.97	NS
Error	160	1345.46	8.41		
2 Enero					
Bloque	1	150.48	150.48	40.47	***
Parche	3	0.48	0.16	0.04	NS
Bloque x Parche	3	7.97	2.66	0.71	NS
Error	160	595.01	3.72		
31 Enero					
Bloque	1	37.15	37.15	11.60	***
Parche	3	0.91	0.30	0.10	NS
Bloque x Parche	3	13.24	4.41	1.38	NS
Error	160	512.40	3.20		

*: $P < 0.025$; ***: $P < 0.005$

Tamaño de muestra y error estadístico tipo II.

Se comete error estadístico tipo II cuando se acepta la hipótesis nula siendo ésta falsa (Sokal & Rohlf 1981). La probabilidad de cometer este tipo de error está inversamente relacionada con el tamaño de la muestra. Es decir, a medida que disminuye el tamaño de muestra, las pruebas estadísticas pierden poder para rechazar la hipótesis nula.

En esta tesis, cuando se realizaron ANOVAs en base a promedios, la hipótesis nula no fue rechazada. Los tamaños de muestra fueron de 2, 4, 8 y 16 para los parches de 225, 64, 16 y 4 plantas, respectivamente. Se podría argumentar que el tamaño de las muestras fue insuficiente para que un ANOVA pudiera detectar diferencias significativas. Al pseudoreplicar se aumenta artificialmente el tamaño de la muestra a 112, 64, 32, y 16 muestras (56, 64, 32 y 16 a partir del 18 de Diciembre) para los parches de 225, 64, 16 y 4 plantas, respectivamente, y con ello se aumentan los grados de libertad y el error (al añadir el error asociado a las pseudoréplicas al error experimental entre réplicas verdaderas o unidades experimentales: parches). Con esto, aumenta la probabilidad de cometer error estadístico tipo I, es decir, rechazar la hipótesis nula cuando es verdadera (D. Soto, comunicación personal, 1989), opuesto al error en que se incurriría con bajos números muestrales. Si al pseudoreplicar no se rechaza la

hipótesis nula, entonces se refuerza el argumento que no existen diferencias estadísticamente significativas en las densidades de herbívoros entre parches de tamaño diferente. Esto es efectivamente lo que ocurre. La Tabla 2 muestra que, aún pseudoreplicando, no es posible detectar diferencias significativas en las densidades de insectos herbívoros asociados a parches de distinto tamaño. Este es un argumento en favor de que la ausencia de diferencias en las densidades de herbívoros de parches de distinto tamaño no sería un artefacto estadístico sino que constituiría un fenómeno real.

APENDICE B

RIQUEZA DE ESPECIES DE INSECTOS HERBIVOROS Y TAMAÑO DE
PARCHE DE VEGETACION HUESPED

Este apéndice corresponde a un manuscrito enviado para su publicación en la Revista Chilena de Historia Natural.

La riqueza de especies de insectos herbívoros está positivamente correlacionada con el área cubierta por sus plantas huéspedes (Southwood 1961, Strong 1979). A lo menos tres hipótesis no excluyentes han sido propuestas para explicar este fenómeno. La hipótesis del área per se (Preston 1960, 1962, MacArthur & Wilson 1963, 1967), postula que el número de especies en un área es producto del balance entre las tasas de inmigración y extinción de especies. Areas relativamente pequeñas sostendrían menos especies de herbívoros debido a las mayores tasas de extinción resultantes de las bajas abundancias de sus poblaciones. La inmigración en tanto, sería independiente del área (Strong et al. 1984). La hipótesis de la heterogeneidad de hábitats (Williams 1964) propone que áreas más grandes presentan un mayor número de especies de herbívoros debido a que estas áreas incluirían una mayor diversidad de hábitats, los que serían utilizados

diferencialmente por las distintas especies de herbívoros. Finalmente, la hipótesis del muestreo pasivo (Connor & McCoy 1979) propone que el mayor número de especies en áreas más grandes sería sólo el resultado del muestreo pasivo de los herbívoros y no de procesos biológicos tales como una menor extinción de especies o especialización de hábitat. Las áreas de mayor tamaño tendrían mayor riqueza de herbívoros simplemente por un fenómeno probabilístico, donde áreas más grandes recibirían un número mayor de individuos y, consecuentemente, tendrían una probabilidad más alta de ser colonizadas por un número mayor de especies de herbívoros (Connor & McCoy 1979).

La diversidad de hábitats y área generalmente están positivamente correlacionadas (Simberloff 1976, Williams 1964). En general, los estudios para evaluar el papel de cada una de estas variables en los patrones de riqueza de especies de herbívoros han utilizado un protocolo correlacional, en sistemas donde existe un cambio simultáneo de ambas variables (véase Simberloff 1976 para una excepción). La mezcla de variables impide distinguir en qué medida cada una de ellas determina la riqueza de especies de herbívoros. En este trabajo se analiza experimentalmente si el área ocupada por la vegetación huésped determina la riqueza de especies de insectos herbívoros. La diversidad de hábitat se mantiene constante, de manera de descartar a priori la segunda hipótesis y adscribir la riqueza de especies de herbívoros

Únicamente al área de la vegetación. Asimismo, se evalúa la inmigración y extinción de especies para contrastar la primera y tercera hipótesis anteriormente mencionadas. Finalmente, se determina la frecuencia y abundancia relativa de las especies de herbívoros en el área para, según estas características, establecer el tipo de especie de herbívoro asociada a parches de distinto tamaño.

Si el área determina el número de especies, la riqueza de especies de insectos herbívoros debiera ser mayor en parches más grandes de vegetación. Tasas de extinción menores en parches de vegetación más grandes y tasas iguales de inmigración en parches de distinto tamaño apoyarían la hipótesis del área per se. En cambio, tasas de extinción iguales en parches de tamaño diferente y tasas de inmigración mayores en parches más grandes sería evidencia en favor de la hipótesis del muestreo pasivo (Connor & McCoy 1979).

MATERIALES Y METODOS

El experimento se realizó entre Octubre de 1989 y Enero de 1990 en la Estación Experimental Agronómica de la Universidad de Chile, Maipú (33°30' S, 70°54' W). Se establecieron 30 parches de diferentes tamaños del cultivo anual Brassica oleraceae var. capitata. Este constituye un buen sustrato de estudio puesto que permite poner a prueba las hipótesis mediante un experimento controlado en un

tiempo relativamente breve y ha sido utilizado en una serie de estudios sobre ecología de insectos (e.g., Cromartie 1975, Kareiva 1985, Maguire 1983, Root 1973). Los parches se hicieron en base a 4, 16, 64 y 225 plantas equidistantes (1 m entre sí) y libres de malezas, distribuidos como lo muestra la Fig. 1. De esta forma, la única variable manipulada fue el tamaño del parche, manteniéndose la diversidad de hábitats constante. Los insectos herbívoros fueron determinados y contados en terreno en siete ocasiones a lo largo de la estación del cultivo, en un número de plantas proporcional al tamaño del parche (25%). Este número de muestras fue suficiente para estimar el número de especies presentes en la totalidad del parche ya que el número acumulado de especies en relación al esfuerzo de muestreo alcanzaba una asíntota. En cada muestreo: a) se determinó el número de especies por parche, b) se calculó la pendiente de la recta que describe la relación entre el número de especies y el área: $\ln(S + 1) = y + z \ln A$, donde S es el número de especies, y es el intercepto, z la pendiente y A es el área o tamaño de parche. Por otra parte, c) se estimó la tasa intrínseca de inmigración promedio (número de especies nuevas/día) y la tasa intrínseca de extinción promedio (número de especies que desaparecen definitivamente del parche/día) para cada tipo de parche.

Para determinar el tipo de especies de herbívoros - en términos de su frecuencia y abundancia - asociadas a

parches de distinto tamaño, se evaluó el porcentaje de ocurrencia de cada especie (número de parches ocupados/número total de parches) y la abundancia relativa de cada especie (número de individuos de la especie i/número total de individuos), durante el 28 de Noviembre, una de las fechas con mayor riqueza de especies de herbívoros en el área.

RESULTADOS

Once especies de insectos herbívoros se encontraron asociados a los parches de B. oleraceae: Brevicoryne brassicae (L.) (Homoptera: Aphididae), Myzus persicae (Sulzer) (Homoptera: Aphididae), Paratanus exitiosus (Beamer) (Homoptera: Cicadellidae), Empoasca sp. (Homoptera: Cicadellidae), Trimerotropis ochraceipennis (Blanch.) (Orthoptera: Acrididae), Dichroplus sp. (Orthoptera: Acrididae), Plutella xylostella (L.) (Lepidoptera: Plutellidae), Pieris brassicae L. (Lepidoptera: Pieridae), Trichoplusia ni (Hubner) (Lepidoptera: Noctuidae), Copitarsia consueta (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae) y un Noctuido no identificado.

La riqueza de herbívoros fue, a partir de la segunda fecha de muestreo, significativamente menor en los parches más pequeños (Fig. 2, Kruskal-Wallis, $H > 9.00$, $gl = 3$, $P < 0.02$; Prueba a posteriori, $P < 0.05$, Conover 1980). La diferencia en riqueza de especies en parches de distinto

tamaño se maximizó hacia mediados del experimento, período cuando se acumula el mayor número de especies de insectos herbívoros en toda el área experimental (Fig. 2). Este fenómeno temporal también se evidencia en las pendientes de la recta que describe la relación entre el número de especies y el área (Tabla 1). Los valores de pendientes significativamente diferentes de cero comienzan la segunda fecha de muestreo y van desde 0.17 a 0.29, con los valores más altos obtenidos a mediados del experimento.

La tasa de inmigración de especies de insectos herbívoros difirió significativamente entre parches de distinto tamaño (Tabla 2, Kruskal-Wallis, $H = 13.21$, $gl = 3$, $P = 0.004$). Los parches más chicos (cuatro plantas) presentan una tasa promedio de inmigración menor que los parches más grandes (Prueba a posteriori, $P < 0.05$, Conover 1980). La tasa de extinción de especies, sin embargo, no mostró diferencias significativas (Tabla 2, Kruskal-Wallis, $H = 3.25$, $gl = 3$, $P = 0.355$). Es decir, el número de especies de herbívoros que se extingue es independiente del área del parche.

El porcentaje de ocurrencia y abundancia relativa de las especies de insectos herbívoros presentes en el área experimental el 28 de Noviembre, se muestran en la Tabla 3. Empoasca sp., I. ni, C. consueta y I. ochraceipennis son especies poco frecuentes, distribuidas en menos del 25% de los parches y, poco abundantes, alcanzando menos del 4% de la abundancia total de herbívoros. Estas

especies están presentes en los parches de mayor tamaño, y generalmente ausentes en los parches más chicos (de cuatro plantas, Tabla 4); en cambio, las especies más frecuentes y abundantes (i.e., *P. xylostella*, *M. persicae*, Tabla 3) están presentes en todos los tipos de parche, independiente de su tamaño (Tabla 4).

DISCUSION

El presente experimento muestra que el número de especies de insectos herbívoros es menor en parches de vegetación más pequeños. Dado que la diversidad del hábitat se mantuvo constante, este resultado indica que la riqueza de especies de insectos herbívoros es afectada por área ocupada por la vegetación huésped y no por la diversidad del hábitat.

La relación número de especies-área no se restringe sólo a islas o áreas de distinto tamaño elegidas arbitrariamente dentro de una región geográfica (Begon *et al.* 1986), sino también a árboles individuales distribuidos localmente (Janzen 1968, 1973). Los resultados de este trabajo apoyan este argumento ya que aún cuando el experimento se realizó en una escala espacial local, los patrones de riqueza de especies aquí observados concuerdan con aquellos que emergen de estudios a escalas regionales. Por ejemplo, las pendientes de las rectas que describen la relación número de especies-área

de este estudio son similares a las de estudios a escalas regionales (cf. Connor & McCoy 1979, Strong et al. 1984 y referencias ahí citadas).

Los resultados de inmigración y emigración de especies apoyan la hipótesis del muestreo pasivo (Connor & McCoy 1979). Las tasas de inmigración de especies de herbívoros fueron, en promedio, mayores en parches más grandes que en parches más pequeños. La tasa de extinción, sin embargo, no difirió entre parches de tamaño diferente, lo que indica que en este caso no habrían evidencias para apoyar la hipótesis del área per se (Preston 1960, 1962, MacArthur & Wilson 1963, 1967). Los parches más grandes serían colonizados por un número mayor de herbívoros, dentro de los cuales habría un número mayor de especies. Los parches más chicos, en cambio, recibirían un número menor de herbívoros constituidos por menos especies.

Las especies de herbívoros asociadas a parches de vegetación chicos corresponden a las especies frecuentes y abundantes en el área (Tabla 3), análogas a especies núcleo (sensu Hanski 1982); en cambio las especies de herbívoros asociadas a los parches de vegetación grandes son, además de las anteriores, aquellas especies poco frecuentes y poco abundantes, análogas a especies satélite (sensu Hanski 1982). Estas últimas especies, por lo tanto, son las que dan cuenta de las diferencias en el número de especies en parches de tamaño diferente.

En síntesis, la relación número de especies-área ocurre en función del área cubierta por la planta huésped e independiente de la diversidad de hábitat. Esta relación existe aún a escalas locales. La riqueza de especies de herbívoros en parches de vegetación de distinto tamaño sería producto sólo del muestreo pasivo por parte de los herbívoros, los cuales tendrían una mayor probabilidad de ubicar y colonizar parches de tamaño mayor (Connor & McCoy 1979). Además, los parches más grandes de vegetación serían colonizados por especies núcleo y satélite, en cambio los parches chicos preferentemente por especies núcleo.

FIGURA 1. Distribución espacial de parches experimentales. Los números indican número de plantas por parche. En las zonas achuradas se permitió el libre crecimiento de malezas.

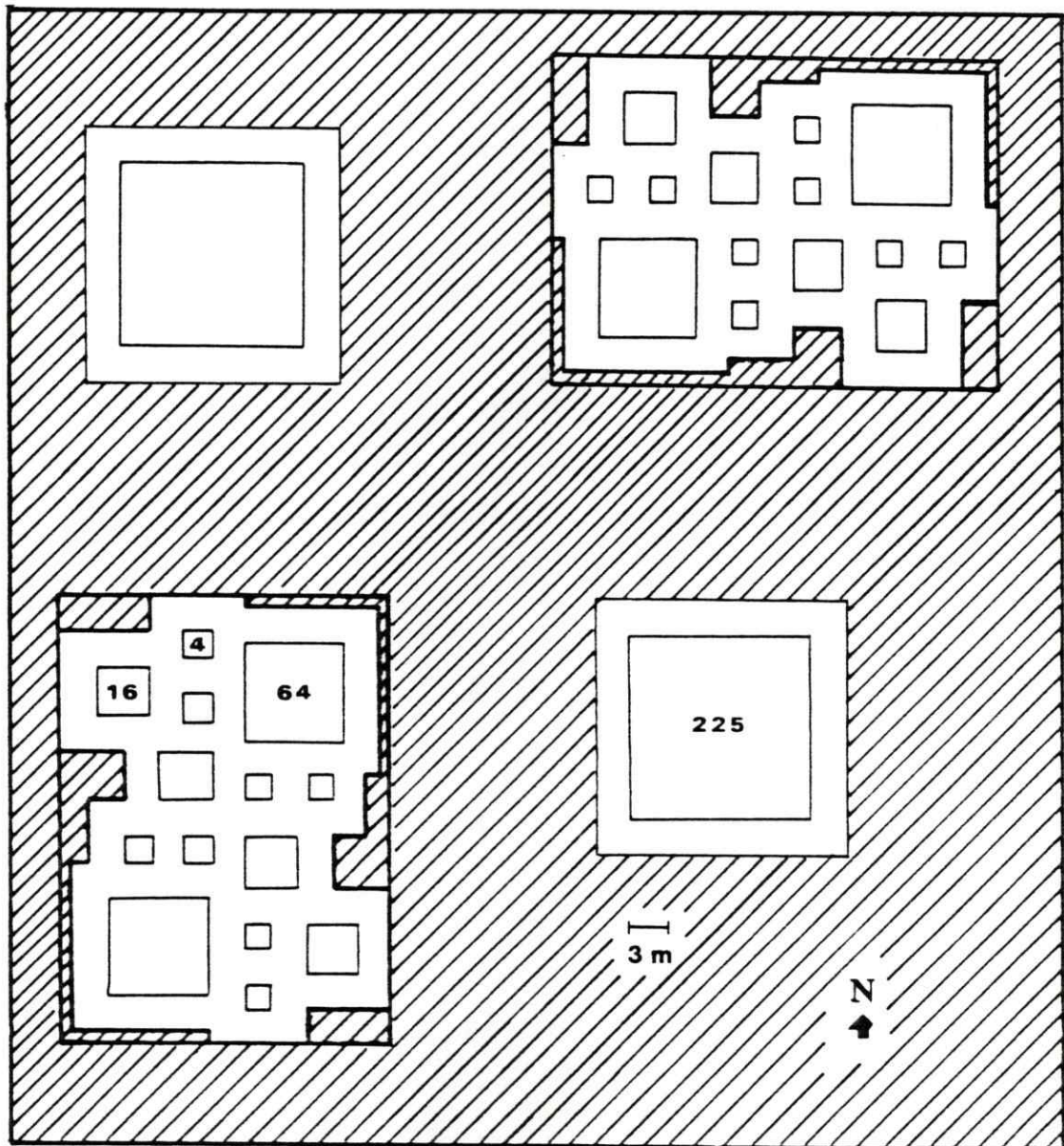


FIGURA 2. Riqueza de especies de insectos herbívoros en parches de 4, 16, 64 y 225 plantas. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas ($\alpha = 0.05$).

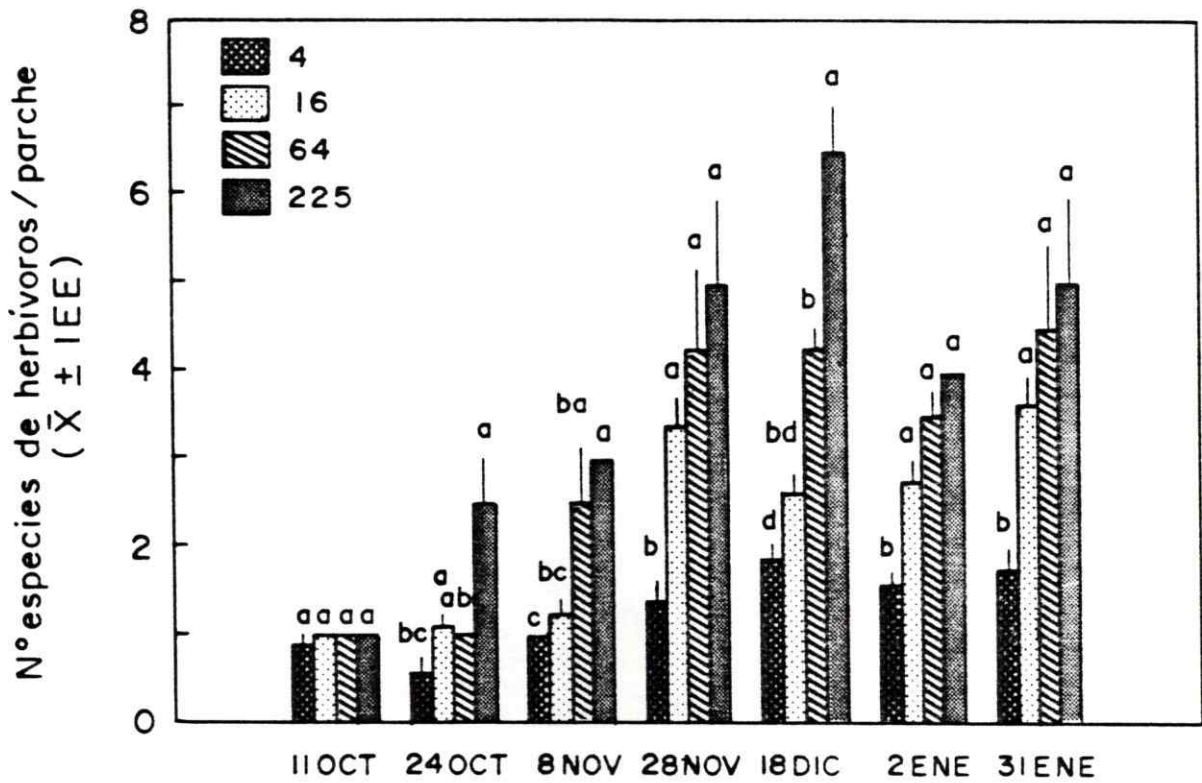


TABLA 1. Pendientes (z) de la regresión lineal entre $\ln(S + 1)$ y $\ln A$.

Fecha	z	r	P
11-10-89	0.03	0.21	0.26
24-10-89	0.17	0.62	< 0.001
08-11-89	0.17	0.79	< 0.001
28-11-89	0.29	0.68	< 0.001
18-12-89	0.24	0.77	< 0.001
02-01-90	0.20	0.71	< 0.001
31-01-90	0.24	0.73	< 0.001

TABLA 2. Tasas de inmigración (número de especies nuevas en el parche/día) y de extinción (número de especies que desaparecen definitivamente del parche/día) de insectos herbívoros en parches de tamaño diferente. Números indican promedio \pm 1 error estandar.

Parches	N	Inmigración	Extinción
225	13	0.088 \pm 0.023	0.049 \pm 0.017
64	28	0.061 \pm 0.011	0.027 \pm 0.009
16	56	0.050 \pm 0.007	0.023 \pm 0.006
4	112	0.032 \pm 0.004	0.017 \pm 0.003

TABLA 3. Porcentaje de ocurrencia (% OC) y abundancia relativa (% AB) de insectos herbívoros, 28 de Noviembre de 1990.

Espece	% OC	% AB
<u>P. xulostella</u>	76.7	42.1
<u>M. persicae</u>	66.7	38.9
<u>P. brassicae</u>	46.7	12.4
<u>Empoasca</u> sp.	23.3	3.4
<u>I. ni</u>	20.0	2.0
<u>C. consueta</u>	16.7	1.1
<u>I. ochraceipenis</u>	3.3	0.2
N	30	651

TABLA 4. Porcentaje de ocurrencia de herbívoros en parches de distinto tamaño, 28 de Noviembre de 1990.

Espece	225	64	16	4
<u>P. xylostella</u>	100	100	100	56
<u>M. persicae</u>	100	100	88	44
<u>P. brassicae</u>	0	75	75	31
<u>Empoasca sp.</u>	100	50	38	0
<u>I. ni</u>	100	50	25	0
<u>C. consueta</u>	50	50	13	6
<u>I. ochraceipenis</u>	50	0	0	0