

Efecto de los insectos defoliadores sobre manchones de matorral: casos mono y multiespecíficos

Effects of defoliating insects upon matorral clumps: mono and multispecific cases

ALDO POIANI y EDUARDO R. FUENTES

Pontificia Universidad Católica de Chile
Facultad de Ciencias Biológicas, Laboratorio de Ecología
Casilla 114-D, Santiago, Chile

RESUMEN

Estudios previos con cultivos han descrito efectos de la distribución espacial y composición específica de las plantas sobre los insectos defoliadores. Nuestro trabajo muestra que estos efectos comunitarios, ya sea de defensa mutua o de facilitación de la herbivoría, también aparecen en algunas especies arbustivas del matorral maduro de Chile central. En este trabajo se muestra que: 1) el arbusto siempreverde *Lithraea caustica* (Anacardiaceae) es progresiva y porcentualmente más defoliado cuanto más grande sea el manchón monoespecífico al que pertenece (efecto de la concentración del recurso). 2) El arbusto semidecíduo de verano *Colliguaya odorifera* (Euphorbiaceae), en general muy poco defoliado, no muestra este efecto de concentración. 3) Existe un efecto de pantalla (protector) de *C. odorifera* sobre *L. caustica* que protege a esta última cuando coocurren en un mismo manchón. *L. caustica* es más defoliado en manchones monoespecíficos que en manchones *L. caustica-C. odorifera* o en manchones trispecíficos *L. caustica-C. odorifera-Quillaja saponaria* (Rosaceae). 4) Hay un efecto interespecífico opuesto, de facilitación de la herbivoría por el cual *C. odorifera* es más comido en manchones di o trispecíficos que en manchones monoespecíficos.

Finalmente, se discute cómo se podrían relacionar estos efectos con la abundancia de manchones de arbustos de distintas especies en el matorral.

Palabras claves: Concentración del recurso, resistencia por asociación, matorral, Chile.

ABSTRACT

On dry slopes matorral shrubs frequently occur in clumps of various sizes and species composition. This paper evaluates the hypothesis that some of these clumps are defense guilds (Atsatt & O'Dowd 1976).

Our results show that: 1) the ubiquitous evergreen shrub *Lithraea caustica* (Anacardiaceae) is progressively more defoliated when occurring in monospecific clumps of increasing size (Fig. 4a, b); 2) the generally unattacked shrub *Colliguaya odorifera* (Euphorbiaceae) does not show this same resource concentration effect (Fig. 4a); 3) when both shrubs coexist in the same clump, either alone or with *Quillaja saponaria* (Rosaceae), *L. caustica* is less attacked than when it is in monospecific clumps of the same size (Table 2b); 4) however, in these situations *C. odorifera* is more attacked than when it occurs alone (Table 2b).

Finally, we show that the previously measured frequency distribution of clumps of various compositions is not the expected one out of the above results. The discrepancy and the significance of our defoliation results is discussed.

Key words: Resource concentration, association resistance, matorral, Chile.

INTRODUCCION

Hay evidencia empírica que las interacciones entre los herbívoros defoliadores y la vegetación tienen un importante componente de contexto espacial y específico. Es decir, que la cantidad de insectos defoliadores que ataca una planta huésped puede variar dependiendo de si la planta se encuentra rodeada por conoespecíficos o si está inmersa en una comunidad más heterogénea (Pimentel 1961, Smith 1969, Tahvanainen & Root 1972, Harris 1973,

Cromartie 1975). Sobre la base de trabajos con cultivos y herbáceas se ha llegado a mostrar que hay dos tipos de efectos de la composición específica de la comunidad vegetal sobre los insectos defoliadores: los llamados "efecto de la concentración del recurso" (Root 1973) y de "resistencia por asociación" (Tahvanainen & Root 1972, Root 1973). El efecto de la concentración del recurso es el aumento progresivo de la densidad de herbívoros posible de encontrar en manchones monoespecíficos de tamaño creciente, mientras que el efecto de

resistencia por asociación es la disminución porcentual relativa de defoliación que presentan las plantas que coocurren en manchones vegetacionales multiespecíficos. Este último efecto "protector", medible en una comunidad vegetal diversa, ha dado incluso origen al concepto de "asociaciones defensivas" (defense guilds) (Atsatt & O'Dowd 1976). Las asociaciones defensivas serían, según esos autores, conjuntos multiespecíficos con mecanismos que aseguran su coocurrencia y reducen mutuamente el ataque de los insectos defoliadores (Bach 1980, Smith & Whittaker 1980).

Estos trabajos están realizados mayoritariamente con herbáceas, siendo, por lo tanto, francamente minoritarios los casos conocidos de plantas leñosas en que se presenten estos efectos. No obstante, para el matorral de Chile central (Thrower & Bradbury 1977), ya se ha documentado, en un caso al menos, el fenómeno de la concentración del recurso, como es el de la densidad de larvas defoliadoras del género *Macromphalia* (Lasiocampidae), sobre el arbusto sucesional *Muehlenbeckia hastulata* M. Johnston (Fuentes *et al.* 1981). Se ha mostrado que la densidad de larvas de *Macromphalia* sp. está fuertemente correlacionada con el tamaño del manchón de arbustos de *Muehlenbeckia*, llegando incluso a defoliarse completamente todas las plantas de los manchones grandes. Pero aún no hay evidencias de este mismo efecto en el caso de especies arbustivas del matorral maduro, ni tampoco se ha explorado la posibilidad de un posible efecto de resistencia por asociación.

Hay, sin embargo, algunas situaciones y hechos que sugieren la importancia potencial que tendría el mostrar que estos dos efectos existen. Por un lado, Fuentes *et al.* (1984) han mostrado que los arbustos del matorral maduro ocurren en manchones más o menos discretos y que éstos presentan una composición multiespecífica en combinaciones de especies muchas veces distintas de las esperables por azar. Esta sería precisamente una de las situaciones en que se esperaría que la resistencia por asociación fuese operacional. Por otro lado, a esto se agrega la ya mencionada existencia del efecto de la concentración del recurso presentado por *Muehlenbeckia hastulata*, una especie pionera que forma grandes manchones monoespecíficos, mucho más grandes que los usuales en el matorral maduro. Finalmente está el hecho de que los

insectos defoliadores del matorral presentan algún tipo de especialización (Poiani, datos no publicados) aún cuando hay otros que pueden ser un poco más generalistas (Etchegaray & Fuentes 1980). Este último es un dato importante, por ser uno de los requerimientos necesarios para que los manchones operen como asociaciones defensivas.

Estos tres antecedentes hacen razonable pensar que en el matorral chileno bien podría estar ocurriendo un efecto de resistencia por asociación.

El objetivo de este trabajo es, en primer lugar, exponer la evidencia colectada en torno a la existencia del efecto de concentración del recurso en el matorral maduro y, en segundo lugar, mostrar los datos de defoliación relativa observada en manchones multiespecíficos. Todo ello como una manera de evaluar hasta qué punto tales parches arbustivos pueden estar formando asociaciones defensivas.

MATERIALES Y METODOS

Todas las experiencias se realizaron en San Carlos de Apoquindo (33°27'S, 70°42'W) a 1000 m de altitud y 20 km al este de Santiago. En general, el método usado consistió en muestrear manchones monoespecíficos de tamaño variable y en compararlos con los resultados obtenidos en muestreos de manchones multiespecíficos de tamaños similares.

a) Manchones monoespecíficos

Durante los meses de noviembre de 1981 y 1982 se muestrearon insectos sobre manchones monoespecíficos de litre (*Lithraea caustica* Hook. et Arn., Anacardiaceae) y colliguay (*Colliguaya odorifera* Mol., Euphorbiaceae).

Se escogió litre y colliguay, porque son dos de las tres especies estudiadas por Fuentes *et al.* (1984) en referencia a la composición de los manchones de arbustos en el matorral y porque representan dos extremos en cuanto al daño sufrido por insectos defoliadores: litre es alrededor de diez veces más defoliado que colliguay (Fuentes *et al.* 1981). Esta diferencia los hace buenos casos para verificar posibles efectos de concentración del recurso y de defensa por asociación.

Para los muestreos de noviembre de 1981 se escogieron cinco manchones mo-

noespecíficos de litre y cinco de colliguay de tamaños entre 0,60 y 50 m³. Los litros muestreados en esta oportunidad no presentaban hojas nuevas, flores, ni frutos, mientras que los colliguayes produjeron hojas nuevas y florecieron.

En noviembre de 1982 sólo se muestrearon ocho manchones de litre con tamaños entre 0,5 y 200 m³ y en los que sí había hojas nuevas, aunque no flores, ni frutos.

Como técnica de muestreo se usó una red entomológica, con la cual se golpeó homogéneamente las puntas de las ramas en cinco puntos distintos alrededor del dosel (véase Janzen 1973, para mayores detalles de la técnica). Los muestreos se realizaron en cinco días consecutivos, despejados, entre las 10 y las 13 horas. Los insectos atrapados fueron determinados hasta el nivel de familia (Chu 1949, Borror & De Long 1964, Ross 1964, Crowson 1967), y por observaciones personales de la conducta de los insectos en terreno, las colectas se dividieron en tres grandes grupos alimentarios: a) insectos herbívoros defoliadores, b) insectos herbívoros picadores-chupadores, c) insectos polinizadores.

Las densidades de insectos de los distintos grupos se correlacionaron separadamente con el volumen foliar de los arbustos. Este último se estimó asimilando la forma del dosel del arbusto a una semiesfera o un semielipsoide.

Si la hipótesis de la concentración del recurso fuese válida y si el recurso fuese hojas, no debería haber una correlación estadísticamente significativa entre la densidad de insectos defoliadores y el tamaño de litros sin hojas nuevas (muestreo de noviembre de 1981). Pero esta correlación debería ser significativa y positiva para los litros en crecimiento (muestreo de noviembre de 1982). Esto, porque las hojas viejas del litre no son comidas por los insectos defoliadores, mientras que las nuevas sí lo son (Montenegro *et al.* 1980). Desde esta perspectiva tampoco se espera una correlación significativa con respecto a los manchones de colliguay, ya que esta especie es extremadamente poco atacada por los insectos defoliadores.

Desde el punto de vista de los herbívoros picadores-chupadores, se espera que ambas especies de arbustos presenten el "efecto de concentración del recurso", puesto que estos insectos se alimentan de savia que está siempre disponible.

Los muestreos de insectos polinizadores se utilizaron para evaluar la hipótesis que el recurso no es alimento, sino refugio, ya sea contra depredadores o para evitar las altas temperaturas de verano. Esta verificación puede hacerse porque *L. caustica* no presentó flores en ninguna oportunidad. Es decir, la presencia de polinizadores sobre litre no puede ser explicada por la calidad del manchón como recurso alimentario, sino por otras razones como, por ejemplo, refugio térmico.

El efecto mismo de los insectos herbívoros sobre las plantas sólo pudo ser medido en el caso de los defoliadores, ya que para los picadores-chupadores aún no existe un método de fácil aplicación que permita medir el impacto de los extractores de savia. El efecto de los insectos defoliadores sobre el aparato fotosintetizador de los litros y colliguayes se estimó como porcentaje promedio del área foliar perdida por herbivoría en cada manchón. Para ello se usó el estadígrafo E(P) (véase Fuentes *et al.* 1981).

$$E(P) = L \times P(L)$$

L es el porcentaje de hojas del año con alguna evidencia de haber sido comidas, mientras que P(L) es la fracción del área foliar perdida en aquellas hojas que muestran signos de herbivoría.

Para cada manchón se realizaron cinco estimaciones independientes de E(P), de manera de tener una estimación de la variabilidad del fenómeno. Finalmente, los valores de E(P) obtenidos para cada especie de arbustos, fueron correlacionados con el tamaño de los manchones. Como en el caso de las densidades de insectos antes mencionadas, se esperaba que en esta oportunidad las correlaciones entre el tamaño de los manchones y E(P) fuesen significativamente positivas cuando existe concentración del recurso y no distintas de cero cuando no existe el fenómeno. En todos los casos se usó el coeficiente de correlación no paramétrica r_s de Spearman (Siegel 1956).

b) Manchones multiespecíficos

La información anterior con respecto a densidades de insectos y valores de E(P) es un indicador del "costo" de pertenecer a manchones monoespecíficos. De modo que, si hay un efecto de la resistencia por asociación, se espera que la defoliación en

estas situaciones monoespecíficas sea mayor que la encontrada en situaciones multi-específicas de tamaños comparables. Para verificar lo anterior se escogieron cinco manchones entre 2 y 50 m³ de volumen foliar, formados en un 50% por litre y un 50% por colliguay, y cinco manchones, entre los 26 y 44 m³, formados en un 33% por litre, un 33% por colliguay y un 33% por quillay (*Quillaja saponaria* Mol., Rosaceae).

Con los datos se calcularon los valores de E(P) en los tres tipos de manchones (monoespecíficos, diespecíficos y triespecíficos) y se compararon a través de un ANDEVA de 2 criterios (Salvi & Chianotto 1978).

RESULTADOS

a) Manchones monoespecíficos

La Tabla 1 muestra las familias a las que pertenecen los insectos capturados en los muestreos de noviembre de 1981 y 1982. Puede verse que las capturas compren-

dieron animales de los tres grandes grupos alimentarios: herbívoros defoliadores, herbívoros picadores-chupadores y polinizadores. El total de insectos capturados en todos los muestreos va desde 236 individuos sobre litros sin crecimiento, hasta 666 y 717 sobre colliguayes y litros con crecimiento, respectivamente.

De la hipótesis de la "concentración del recurso", se esperaba que los insectos defoliadores no mostraran una correlación significativa con el tamaño de los manchones de colliguay y litre sin crecimiento. Esto se cumple en ambos casos, $r_s = 0,06$ ($P > 0,50$; $n = 25$) para colliguay y $r_s = 0,002$ ($P > 0,50$; $n = 25$) para litre sin crecimiento (Figura 1a). Por otro lado, sí se esperaba una correlación significativa para los litros con crecimiento y de hecho esto fue así ($r_s = 0,56$, $P < 0,001$; $n = 40$) (Figura 1b). Es decir, la evidencia apunta a la existencia del efecto de la concentración del recurso en el caso de los litros con crecimiento y los insectos defoliadores.

Con respecto a los insectos picadores-chupadores, se esperaba que el efecto de la concentración del recurso fuese notorio en

TABLA 1

Subdivisión de los Grupos Alimentarios de insectos según Orden y Familia
Subdivision of insect alimentary guilds by Order and Family

Grupo Alimentario	Orden	Familia
Herbívoros Defoliadores	Coleoptera	Chrysomelidae
		Curculionidae
		Tenebrionidae
	Orthoptera	Tettigonidae
		Gryllacrididae
	Lepidoptera	Cosmopterygidae
Herbívoros Picadores-Chupadores	Hemiptera	Lasiocampidae
		Coreidae
	Homoptera	Miridae
		Aphididae
		Psyllidae
		Fulgoridae
		Coccidae
		Aleyrodidae
		Cicadellidae
		Phloetripidae
		Thysanoptera
Polinizadores	Coleoptera	Cantharidae
		Mordellidae
		Dermestidae
		Shyrphidae
	Diptera	Nemestrinidae
		Bombylidae
		Apidae
	Himenoptera	Halictidae
		Colletidae

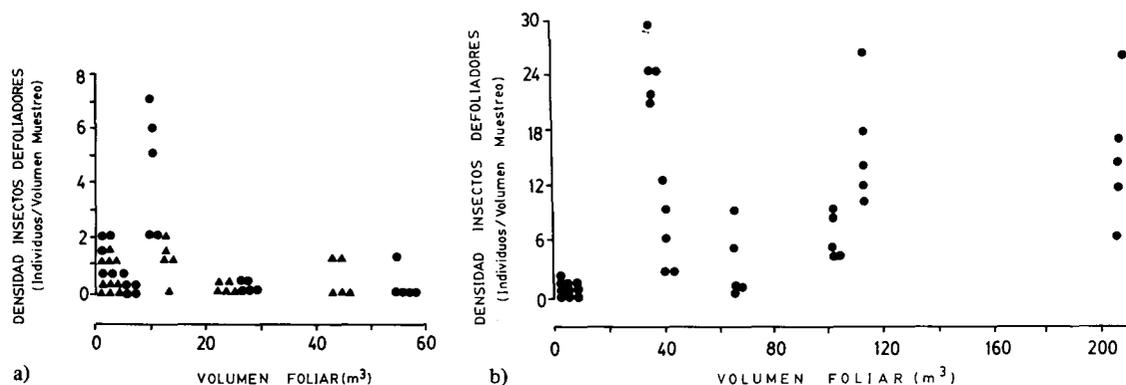


Fig. 1: a) Relación entre densidad de insectos defoliadores y volumen foliar de *L. caustica* (●) o *C. odorifera* (▲) en noviembre de 1981. Ni para *L. caustica* ($P > 0,50$) ni para *C. odorifera* ($P > 0,50$) hay correlación significativa. En este caso *L. caustica* no mostró hojas nuevas. b) Correlación entre la densidad de insectos defoliadores y el volumen foliar de *L. caustica* con hojas nuevas durante noviembre de 1982. La correlación es positiva ($P < 0,001$).

a) Relation between density of defoliating insects and volume of *L. caustica* (●) or *C. odorifera* (▲) during november 1981. Neither for *L. caustica* ($P > 0,50$) nor for *C. odorifera* ($P > 0,50$) is there a significant correlation. In this case *L. caustica* did not show current year growth. b) Correlation between density of defoliating insects and volume of *L. caustica* exhibiting current year growth. The correlation is positive ($P < 0,001$).

los tres tipos de manchones considerados. Efectivamente, hay una buena correlación para los litres sin crecimiento ($r_s = 0,45$, $P < 0,05$; $n = 25$) (Figura 2a), para los litres con crecimiento ($r_s = 0,41$, $P < 0,01$; $n = 40$) (Figura 2b) y para colliguay ésta es marginal ($r_s = 0,36$, $0,08 > P > 0,05$; $n = 25$) (Figura 2a).

¿Hasta qué punto los efectos de la "concentración del recurso" mostrados,

pueden ser un resultado de la calidad de los manchones como refugio contra depredadores o contra el calor y no solamente una consecuencia de la calidad del parche arbustivo como recurso alimentario? Desgraciadamente las correlaciones para los insectos polinizadores obtenidas son ambiguas y de difícil interpretación. Los resultados indican que para los polinizadores sobre litro sin crecimiento hay un efecto de la concen-

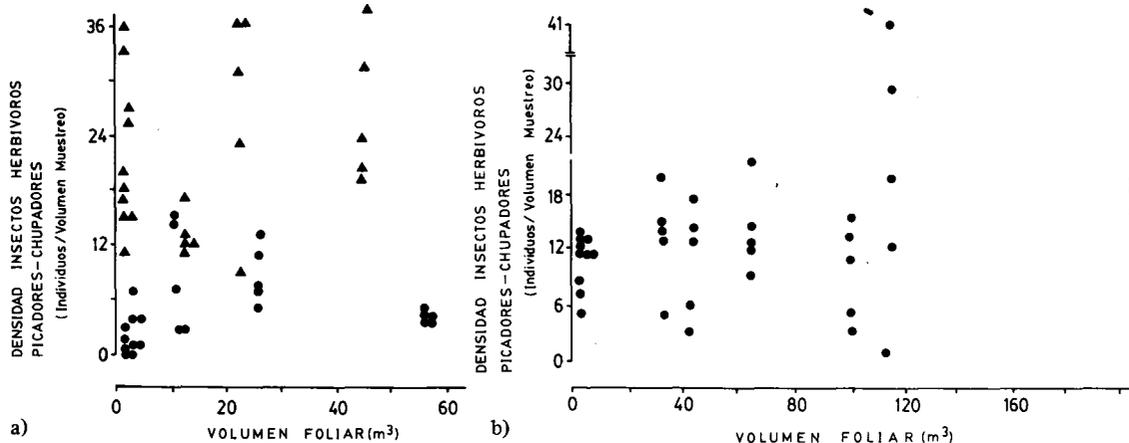


Fig. 2: a) Relación entre densidad de insectos picadores-chupadores y volumen foliar de *L. caustica* (●) o *C. odorifera* (▲) en noviembre de 1981. Para *L. caustica* hay una correlación positiva ($P < 0,05$), mientras que para *C. odorifera* ésta no es suficientemente significativa ($0,08 > P > 0,05$). En este caso *L. caustica* no presentó hojas nuevas. b) Relación entre la densidad de insectos picadores-chupadores y el volumen foliar de *L. caustica* con hojas nuevas en noviembre de 1982. La correlación es positiva ($P < 0,01$).

a) Relation between density of sucking insects and volumen of *L. caustica* (●) or *C. odorifera* (▲) in november 1981. The correlation for *L. caustica* is significant ($P < 0,05$), but for *C. odorifera* it is only marginally so ($0,08 > P > 0,05$). *L. caustica* did not show new leaves. b) Relation between density of sucking insects and volume of *L. caustica* exhibiting new growth in november 1982. The correlation is positive ($P < 0,01$).

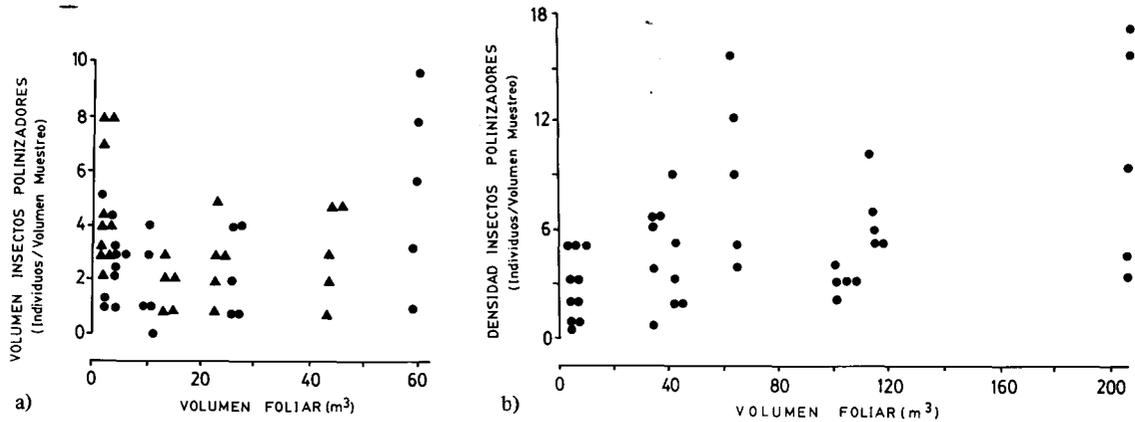


Fig. 3: a) Relación entre densidad de insectos polinizadores y volumen foliar de *L. caustica* (●) o *C. odorifera* (▲) en noviembre de 1981. Para el caso de *L. caustica* hay correlación positiva ($P < 0,05$), pero para *C. odorifera* la asociación no es significativa ($P > 0,50$). Ninguno de los litros muestreados en este caso presentó crecimiento nuevo. b) Relación entre la densidad de insectos polinizadores y el volumen foliar de *L. caustica* con hojas nuevas durante noviembre de 1982. La correlación no es significativa ($P > 0,10$).

a) Relation between density of pollinating insects and volume of *L. caustica* (●) or *C. odorifera* (▲) during november 1981. Correlation for *L. caustica* is significant ($P < 0.05$) but not for *C. odorifera* ($P > 0.50$). None of these sampled *L. caustica* showed new leaves. b) Relation between density of pollinating insects and volume of *L. caustica* with new leaves during november 1982. The correlation is non significant ($P > 0.10$).

tración del recurso ($r_s = 0,42$, $P < 0,05$; $n = 25$) (Figura 3a), mientras que no lo hay para los polinizadores sobre litre con crecimiento ($r_s = 0,20$, $P > 0,10$; $n = 40$) (Figura 3b). Por otra parte, los colliguayes no muestran un efecto de la "concentración del recurso" sobre los polinizadores ($r_s = 0,03$, $P > 0,50$; $n = 25$) (Figura 3a), a pesar de haberse producido floración profusa. Sin dudas, a futuro será necesario hacer más estudios que esclarezcan este problema.

Las correlaciones entre E(P) y el volumen foliar de litre y colliguay para noviembre de 1981 se muestran en la Figura 4a. Puede verse que la tendencia de E(P) sigue el patrón de la distribución de insectos defoliadores, en ambas especies de arbustos. Es decir, litre ($P < 0,005$) muestra el efecto de la concentración del recurso, pero colliguay no ($P > 0,50$). La misma tendencia se mantiene en los litros que crecieron en noviembre de 1982 ($P < 0,0001$) (Figura 4b).

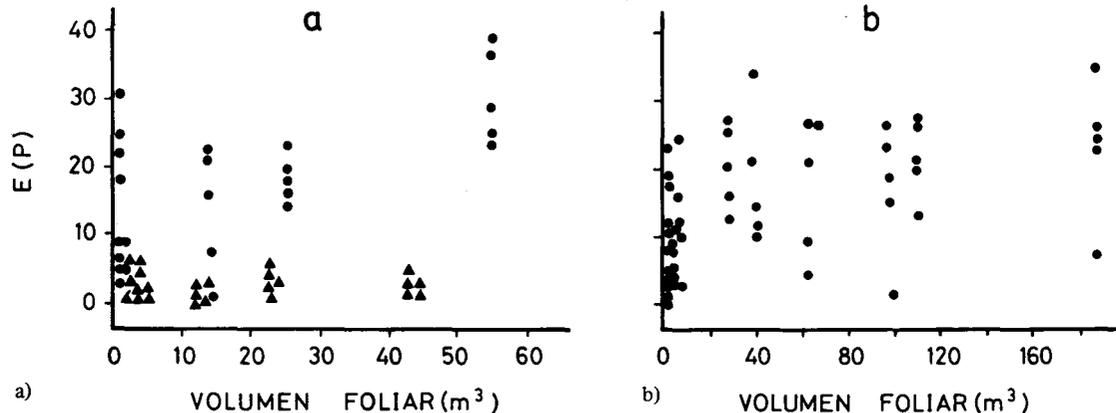


Fig. 4: a) Relación entre E(P) y el volumen foliar de *L. caustica* (●) o *C. odorifera* (▲) en noviembre de 1981. Para *L. caustica* $r_s = 0,57$, $P < 0,005$, $n = 25$ y para *C. odorifera* $r_s = 0,01$, $P > 0,50$, $n = 25$. b) Relación entre E(P) y volumen foliar de *L. caustica* en noviembre de 1982. La correlación es altamente significativa, $r_s = 0,56$, $P < 0,0001$, $n = 55$.

a) Relation between E(P) and foliar volume of *L. caustica* (●) or *C. odorifera* (▲) in november 1981. For *L. caustica* $r_s = 0.57$, $P < 0.005$, $n = 25$. For *C. odorifera* $r_s = 0.01$, $P > 0.50$, $n = 25$. b) Relation between E(P) and foliar volume of *L. caustica* in november 1982. The correlation is highly significant, $r_s = 0.56$, $P < 0.0001$, $n = 55$.

b) *Manchones multiespecíficos*

Los resultados recién descritos sugieren que los litros corren un riesgo creciente de herbivoría al crecer en manchones progresivamente más grandes, mientras que en los colliguays esta tendencia parece no ser cierta. Por lo tanto, de la hipótesis de asociaciones de defensa, se esperaba que el colliguay ejerciese el papel de pantalla protectora para los litros que crecen junto a él. La Tabla 2 resume los resultados de un ANDEVA de 2 criterios para los valores de E(P) presentados por el litro y el colliguay en situaciones monoespecíficas, diespecíficas (litro-colliguay) y trispecíficas (litro-colliguay-quillay). El efecto de interacción estadística entre el tipo de manchones y las especies de arbustos es estadísticamente muy significativo ($P < 0,001$), sugiriendo que podría existir el efecto de pantalla. De hecho, la prueba de Tukey (Tabla 3) sugiere que litro es más comido en la situación monoespecífica que en los dos casos multiespecíficos ($P < 0,01$), aun cuando es siempre más comido que colliguay en todos los tipos de manchones

($P < 0,01$). No hay diferencias significativas en los valores promedio de E(P) para litro cuando está acompañado sólo por colliguay o cuando está con colliguay y quillay ($P > 0,05$).

Por otro lado, en el caso de colliguay, la asociación con litro parece producir el efecto opuesto. El valor de E(P) promedio en la situación monoespecífica es menor que el de las dos situaciones mixtas ($P < 0,01$) y, nuevamente, las dos situaciones multiespecíficas no difieren significativamente entre sí ($P > 0,05$). Al parecer quillay es un componente con un papel similar al del litro o que, al menos, no contribuye a aumentar o disminuir los valores de E(P) de los manchones.

DISCUSION

Una de las condiciones de importancia para la aparición de un efecto de la resistencia por asociación, es la existencia de un costo creciente para las plantas que participan de manchones monoespecíficos de tamaños cada vez más grandes. El efecto de la concentración del recurso, ya había sido

TABLA 2

ANDEVA de dos criterios para E(P) de *L. caustica* y *C. odorifera* en manchones mono, di y trispecíficos.

Two ways ANOVA for E(P) values of *L. caustica* and *C. odorifera* in mono, di and trispecific clumps

Fuente de variación	g.l.	S.C.	Var.	F	P
Total	5	6148,9			
Entre Grupos	5	3358,5			
Efecto especie de arbustos	1	3019,4	3019,4	155,8	<0,001
Efecto tipo de manchón	2	8,7	4,3	0,2	>0,90
Interacción	2	330,3	165,1	8,5	<0,001
Error	144	2790,3	19,3		

TABLA 3

Prueba de Tukey para E(P) de *L. caustica* y *C. odorifera* en manchones mono, di y trispecíficos. A los valores encerrados en la línea gruesa corresponden probabilidades <0,01; los otros son estadísticamente no significativos ($P > 0,05$)

Tukey test for E(P) values of *L. caustica* and *C. odorifera* in mono, di and trispecific clumps. Values enclosed within the thick line have probabilities <0.01; the others are statistically non significant ($P > 0.05$).

Tipo de manchón	\bar{Y}	$\bar{Y}_i - C.o.mono$	$\bar{Y}_i - C.o.di$	$\bar{Y}_i - C.o.tri$	$\bar{Y}_i - L.c.tri$	$\bar{Y}_i - L.c.di$
<i>L. caustica</i> monoespecífico	15,4	13,1	10,2	10,1	3,8	2,6
<i>L. caustica</i> diespecífico	12,8	10,5	7,6	7,5	1,3	
<i>L. caustica</i> trispecífico	11,6	9,3	6,3	6,3		
<i>C. odorifera</i> trispecífico	5,3	3,0	0,1			
<i>C. odorifera</i> diespecífico	5,3	3,0				
<i>C. odorifera</i> monoespecífico	2,3					

mostrado con anterioridad en el caso de la polilla *Macromphalia* sp. y el arbusto sucesional *Muehlenbeckia hastulata* (Fuentes *et al.* 1981), pero nuestros resultados amplían el universo de ocurrencia de este fenómeno al arbusto "clímax" *Lithraea caustica* (Figs. 1b, 2b, 4). La verificación del efecto de la concentración del recurso litre tanto sobre los insectos defoliadores como sobre los herbívoros picadores-chupadores, indica una mayor intensidad de herbivoría sobre aquellos individuos que coocurren en manchones monoespecíficos de tamaño creciente. Por otro lado, el mismo fenómeno no ocurre en *Colliguaya odorifera* (Figs. 1a, 4a), especie ésta que no es nunca un buen recurso alimentario para los insectos defoliadores (Montenegro *et al.* 1980, Fuentes *et al.* 1981). El efecto de la concentración del recurso parece tener, entonces, una limitante en la calidad específica del arbusto (manchón) como alimento para los insectos herbívoros.

Pero el manchón también puede ser recurso en otro sentido como, por ejemplo, refugio contra depredadores o como protección contra el calor del verano. La correlación positiva entre la densidad de insectos polinizadores y el tamaño del manchón de litres sin crecimiento apunta en este sentido y, de hecho, sabemos que hay enormes diferencias microclimáticas entre las zonas abiertas y el sector bajo el dosel de los arbustos, y aun entre las especies de arbustos. Por ejemplo, bajo *C. odorifera* la temperatura promedio es mayor que bajo *L. caustica* y *Q. saponaria* (Del Pozo, datos no publicados). La presencia densodependiente de insectos en los manchones de arbustos de distinto tamaño es, pues, un fenómeno multicausal que a futuro requerirá un examen más detallado a fin de desentrañar la importancia de las distintas variables en juego.

Al ser el litre un recurso alimentario relativamente bueno en comparación con el colliguay, se esperaba un efecto de resistencia por asociación que debía expresarse al comparar litres en manchones mono y multiespecíficos. Los resultados obtenidos indican que litre parece encontrar protección en los colliguayes, y que esta protección no se ve aumentada ni disminuida al aparecer quillay en el mismo parche de arbustos. Los mecanismos que podrían dar cuenta de este efecto defensivo son variados, pero el hecho que quillay aislado presente un valor de E(P) intermedio entre

litre y colliguay (Fuentes & Etchegaray 1983) sin dudas tiene importancia.

Pero para colliguay la asociación con litre parece tener un efecto opuesto. E(P) en colliguay es menor en manchones monoespecíficos que en los dos tipos de manchones multiespecíficos. Este efecto de la composición de manchones es esperable sólo si los defoliadores implicados no fuesen especialistas estrictos en litre (Etchegaray & Fuentes 1980), ya que parte de la carga de defoliadores de litre podría "vaciar" sobre los colliguayes adyacentes, aumentando el E(P) de éstos. Este efecto de aumento relativo del E(P) promedio, por estar en manchones mixtos, se podría denominar el efecto de la "pérdida por asociación", al ser lo opuesto del efecto de "resistencia por asociación". En este sentido, será importante evaluar a futuro los desplazamientos de insectos desde litre a colliguay predichos por los resultados anteriores, así como determinar si hay un gradiente decreciente de herbivoría en colliguay a partir de la zona de contacto con litre, efecto éste también esperable bajo la hipótesis del "vaciamiento" de insectos. Muestreos de insectos en manchones mixtos arrojarán más luz sobre los mecanismos finos de los efectos de resistencia y pérdida por asociación.

¿De qué manera pueden estas interacciones ser de utilidad para entender la distribución y características de los arbustos en terreno?

No parece clara la manera como los efectos de la concentración del recurso y de resistencia y pérdida por asociación puedan explicar la microdistribución de arbustos en los manchones del matorral. Al respecto, Fuentes *et al.* (1984) muestran cómo tres especies muy comunes en el matorral (*L. caustica*, *C. odorifera* y *Q. saponaria*), coocurren en manchones de arbustos con frecuencias no siempre esperables por azar. Más concretamente se encontró que *C. odorifera* aparece en manchones monoespecíficos con una frecuencia mayor a la esperada por azar, al igual que los manchones mixtos de *Q. saponaria* y *L. caustica*, pero que las tres especies coocurren en manchones trispecíficos con una frecuencia menor a la esperada por azar. Pues bien, sólo *C. odorifera* en manchones monoespecíficos se ajusta a lo esperado por nuestros resultados. Recordemos que colliguay no presenta el efecto de concentración del recurso para los defoliadores y muestra sólo

un débil efecto para los picadores-chupadores, por lo que no correría un mayor riesgo de herbivoría al estar en manchones puros, aunque sí al estar en manchones mixtos.

Los demás casos de asociaciones no parecen ser explicables por defensa comunitaria. Los manchones mixtos litre-colliguay aparecen en terreno con una frecuencia indistinguible de la esperada por azar, lo que está en contra de lo esperable por nuestros resultados. Si el efecto de la resistencia-pérdida por asociación tuviera relevancia para la microdistribución de los arbustos, los manchones litre-colliguay deberían aparecer en una baja frecuencia, puesto que las componentes colliguay del manchón serían poco a poco eliminadas. Análogamente, los litres coocurren en manchones monoespecíficos con una frecuencia indistinguible del azar, que no se esperaría de efecto de concentración del recurso que se ha constatado. Tampoco resulta claro lo que sucede con los quillayes. De los resultados que se han presentado se tiene por consecuencia que los manchones mixtos de litre-quillay deberían aparecer con una frecuencia similar a la de los manchones puros de litre o de litre-colliguay, pero esto no se cumple puesto que litre-quillay aparecen con una frecuencia mayor a la esperada por azar. Por último, la conducta de los arbustos en la situación trispecífica debería seguir el mismo patrón que los arbustos en manchones litre-colliguay, puesto que el agregar quillayes para el manchón no representaría un cambio significativo en los valores promedio de E(P). Pero los manchones trispecíficos aparecen con una frecuencia menor a la esperada por azar, mientras que los diespecíficos aparecen con una frecuencia indistinguible del azar.

En resumen, nuestros resultados indican claramente la existencia de un efecto de concentración del recurso y un efecto de la resistencia por asociación entre los arbustos del matorral de Chile central, pero estos efectos no se alcanzan a manifestar en los patrones de distribución espacial de los arbustos. Las razones para esta discrepancia no están claras aún, pero es posible que cuando se aclare cuál es el recurso concentrado (alimento, refugio, etcétera), podamos esclarecer si este efecto de concentración es una consecuencia y no una causa de los patrones de distribución encontrados. Por otro lado, es posible que en el transcurso de la evolución, la pendiente de

la curva de E(P) contra volumen foliar se haya reducido al punto que hoy los efectos sobre la distribución ya no sean constatables en el rango de manchones existentes. De hecho, Poiani y del Pozo (datos no publicados) muestran que la adecuación biológica de *C. odorifera* se ve afectada sólo levemente por intensidades de defoliación artificial muy altas para la especie (20%-100%). Además, aun para la defoliación de insectos sobre plántulas de arbustos, las intensidades naturales parecen ser un "ruido" con respecto al efecto grueso de la sequía de verano y la depredación por micromamíferos (Poiani y Fuentes, datos no publicados).

Finalmente, no es descartable aún la hipótesis que la perturbación humana, que parece afectar en mayor o menor grado a los matorrales, esté enmascarando los efectos de defensa por asociación. Esperamos que en investigaciones futuras pueda aclararse cuál de estas alternativas es la más probable.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado gracias al proyecto DIUC 75/81 de la Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, a cargo de Eduardo R. Fuentes.

Agradecemos sinceramente las sugerencias y críticas de los integrantes del Laboratorio de Ecología.

LITERATURA CITADA

- ATSATT PR & DJ O'DOWD (1976) Plant defense guilds. *Science* 193: 24-29.
- BACH CE (1980) Effects of plant diversity and the time of colonization on an herbivore-plant interaction. *Oecologia* 44: 319-326.
- BORROR DJ & DM DE LONG (1964) An introduction to the study of insects. Holt, Rinehart and Winston Inc., New York.
- CROMARTIE WJ Jr (1975) The effect of stand size and vegetational background on the colonization of cruciferous plants by herbivorous insects. *Journal of Applied Ecology* 12: 517-533.
- CROWSON RA (1967) The natural classification of the families of Coleoptera. EW. Classey Limited, Middlesex, England.
- CHU HF (1949) The immature insects. WMC Brown Company Publishers, Dubuque, Iowa.
- ETCHEGARAY JM & ER FUENTES (1980) Insectos defoliadores asociados a siete especies arbustivas del matorral. *Anales del Museo de Historia Natural, Valparaíso* 13: 159-166.
- FUENTES ER, JM ETCHEGARAY, ME ALJARO, G MONTENEGRO (1981) Shrub defoliation by matorral insects. In: di Castri F, DW Goodall, & R Specht (eds) *Ecosystems of the world, vol 11. Mediterranean-type shrublands*. Elsevier, Amsterdam: 345-359.

- FUENTES ER & JM ETCHEGARAY (1983) Defoliation patterns in matorral ecosystems. In: FJ Kruger, DT Mitchell, JUM Jarvis (eds) Mediterranean-type ecosystems: the role of nutrients, vol 43. Springer Verlag, Berlin: 525-542.
- FUENTES ER, RD OTAIZA, MC ALLIENDE, AJ HOFFMANN & A POIANI (1984) Shrub clumps of the Chilean matorral vegetation; structure and possible maintenance mechanisms. *Oecologia* 62: 405-411.
- HARRIS P (1973) Insects in the population dynamics of plants. In: van Emden HF (ed) Insect-plant relationships. Blackwell, Oxford: 201-210.
- JANZEN DH (1973) Sweep samples of tropical foliage insects: description of study sites, with data on species abundances and size distribution. *Ecology* 54(3): 659-686.
- MONTENEGRO G, M JORDAN & ME ALJARO (1980) Interactions between Chilean matorral shrubs and phytophagous insects. *Oecologia* 45: 346-349.
- PIMENTEL D (1961) Species diversity and insect population outbreaks. *Annals of the Entomological Society of America* 54: 76-86.
- ROOT RB (1973) Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs* 43: 95-124.
- ROSS HH (1964) Introducción a la entomología general y aplicada. Ed. Omega, Barcelona.
- SALVI F & B CHIANDOTTO (eds) (1978) *Biometria*. Piccin Editore, Padova.
- SIEGEL S (1956) Non parametric statistics for the behavioral sciences. McGraw-Hill Book Company, New York.
- SMITH JG (1969) Some effects of crop background on populations of aphids and their natural enemies on brussel sprouts. *Annals of Applied Biology* 63: 326-330.
- SMITH RW & JB WHITTAKER (1980) The influence of habitat type on the population dynamics of *Gastrophysa viridula* Degeer (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Animal Ecology* 49: 225-236.
- TAHVANAINEN JO & RB ROOT (1972) The influence of vegetational diversity on the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia* 10: 321-346.
- THROWER NJW & DE BRADBURY, eds (1977) Chile-California mediterranean scrub atlas. A comparative analysis. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.