

Riqueza de especies de insectos herbívoros y tamaño de parche de vegetación huésped: una contrastación experimental

Species richness of herbivorous insects versus patch size of host plant: an experimental test

AUDREY A. GREZ

Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile.

RESUMEN

Se analizan los patrones y mecanismos de la relación entre el número de especies de insectos herbívoros y el tamaño del parche de su planta huésped. Entre octubre de 1989 y enero de 1990 se establecieron parches de 4, 16, 64 y 225 plantas de *Brassica oleracea* var. *capitata*, donde se observó la fauna de insectos herbívoros asociada. La riqueza de especies de herbívoros fue significativamente mayor en parches más grandes. Este patrón se explica por la mayor inmigración de especies de insectos herbívoros a parches más grandes; la emigración en cambio no difiere entre parches grandes y chicos. Las especies de herbívoros que dan cuenta de la mayor riqueza en parches más grandes son aquellas poco abundantes y poco frecuentes en el área. Estos resultados apoyan empíricamente la hipótesis del muestreo pasivo para explicar la relación número de especies versus área.

Palabras claves: Número de especies/área, muestreo pasivo, área *per se*, inmigración, extinción.

ABSTRACT

To examine patterns and propose underlying mechanisms of the species richness of herbivorous insects versus area of host plants, between October 1989 and January 1991 I set up patches of 4, 16, 64 and 225 plants of *Brassica oleracea* var. *capitata* and identified the associated herbivorous insects. Species richness was higher in large host plant patches. Higher immigration rates of herbivore species to large patches as compared to small ones account for this pattern. Emigration rates however, did not differ between patches. The higher number of species in large patches resulted from the presence of rare and infrequent species in the general area. These results provide empirical support to the hypothesis of passive sampling in explaining species/area relationships.

Key words: Species/area relationship, passive sampling, area *per se*, immigration, extinction.

INTRODUCCION

La riqueza de especies de insectos herbívoros está positivamente correlacionada con el área cubierta por sus plantas huéspedes (Southwood 1961, Strong 1979). Al 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 resulta del balance entre las tasas de inmigración y extinción de especies. Áreas relativamente pequeñas sostendrían menos especies de insectos 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 debieran presentar un mayor número de especies de insectos herbívoros debido a que estas áreas incluirían una mayor diversidad de hábitats, los que serían utilizados diferencialmente por 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 insectos 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 insectos herbívoros simplemente por un fenómeno probabilístico, donde áreas más grandes recibirían un número mayor de individuos y, por consiguiente, tendrían una probabilidad más alta de ser colonizadas por un número mayor de especies de insectos (Connor & McCoy 1979).

La diversidad de hábitats y el área, generalmente, están positivamente correlacionadas (Williams 1964, Simberloff 1976, Newmark 1986). En general, los estudios para evaluar el papel de cada una de estas variables en los patrones de riqueza de especies de insectos herbívoros han utilizado un protocolo correlacional, en sistemas donde existe un cambio simultáneo de ambas, área y diversidad de hábitat (véase Simberloff 1976, para una excepción). La mezcla de estas 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 hábitats se mantiene constante, de manera de descartar *a priori* la segunda hipótesis y estudiar la riqueza de especies de herbívoros únicamente en relación al área de la vegetación huésped. 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 insecto 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, en Maipú (33°30'S, 70°54'W). Se establecieron 30 parches de diferentes tamaños del cultivo anual *Brassica oleracea* var. *capitata*. Este constituye un buen sustrato de estudio, el cual ha sido usado en otras investigaciones sobre ecología de insectos herbívoros (e.g., Root 1973, Grez 1991) y que permite poner a prueba las hipótesis mediante un experimento controlado en un tiempo relativamente breve. Los parches de vegetación huésped se construyeron 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 constante la diversidad de hábitats. Los insectos

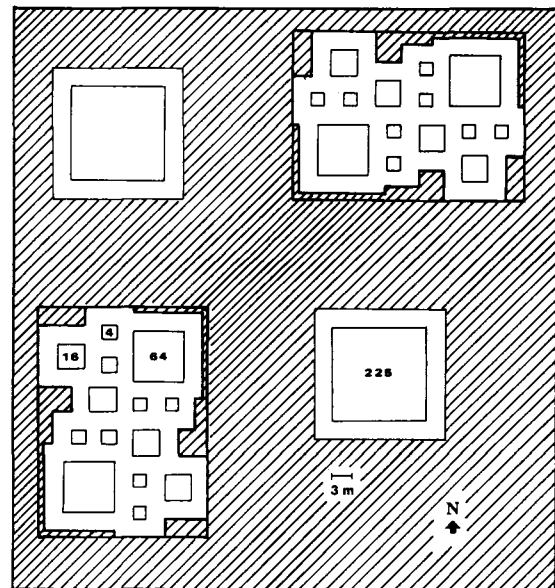


Fig. 1: Distribución espacial de parches experimentales. Los números indican número de plantas por parche. En las zonas achuradas se permitió el libre crecimiento de malezas.

Spatial distribution of experimental plant patches. Numbers indicate plants per patch. Shaded area represents weeds.

herbívoros fueron determinados taxonómicamente 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, correspondiente al 25% del total de plantas por parche. Parches más grandes de vegetación requieren necesariamente un mayor esfuerzo de muestreo que parches más pequeños para estimar el número de especies de insectos herbívoros presentes (Strong 1974, 1979, Rey *et al.* 1981). La proporcionalidad en las muestras asegura que la probabilidad de subestimar el número total de especies de herbívoros presentes en el parche sea similar en todos los tipos de parches. Cabe hacer notar que el número acumulado de especies en relación al esfuerzo de muestreo en cada tipo de parche alcanzaba una asíntota.

En cada muestreo: a) se determinó el número de especies promedio por parche, b) se calculó la pendiente de la recta que describe la relación entre el número de especies y el área: $\ln(S + 1) = \ln y + Z \ln A$, donde S es el número de especies 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 insectos 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 insectos herbívoros en el área.

RESULTADOS

Once especies de insectos herbívoros se encontraron asociados a los parches de *Brassica oleracea*: *Brevicoryne brassicae* (L.) (Homoptera: Aphididae), *Myzus per-*

sicae (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 insectos herbívoros fue, a partir de la segunda fecha de muestreo, significativamente menor en los parches más pequeños (Fig. 2, prueba de Kruskal-Wallis, $H > 9,00$, $gl = 3$, $P < 0,02$; Prueba *a posteriori*, $P > 0,05$; véase Conover 1980). La diferencia en riqueza de especies en parches de distinto tamaño se maximizó hacia mediados del experimento, período cuando se acumuló el mayor número de especies de insectos herbívoros en toda el área experimental (Fig. 2). Este fenómeno temporal también se evidenció 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 comenzaron a aparecer durante la segunda fecha de muestreo e iban 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, prueba de Kruskal-Wallis, $H = 13,21$, $gl = 3$, $P = 0,004$). Los parches más chicos (cuatro plantas) presentaban una tasa promedio de inmigración menor que los parches más grandes (Prueba *a posteriori*, $P < 0,05$; véase Conover 1980). La tasa de extinción de especies, sin embargo, no mostró diferencias significativas (Tabla 2, prueba de Kruskal-Wallis, $H = 3,25$, $gl = 3$, $P = 0,355$). Es decir, el número de especies de insectos herbívoros que se extinguía era 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

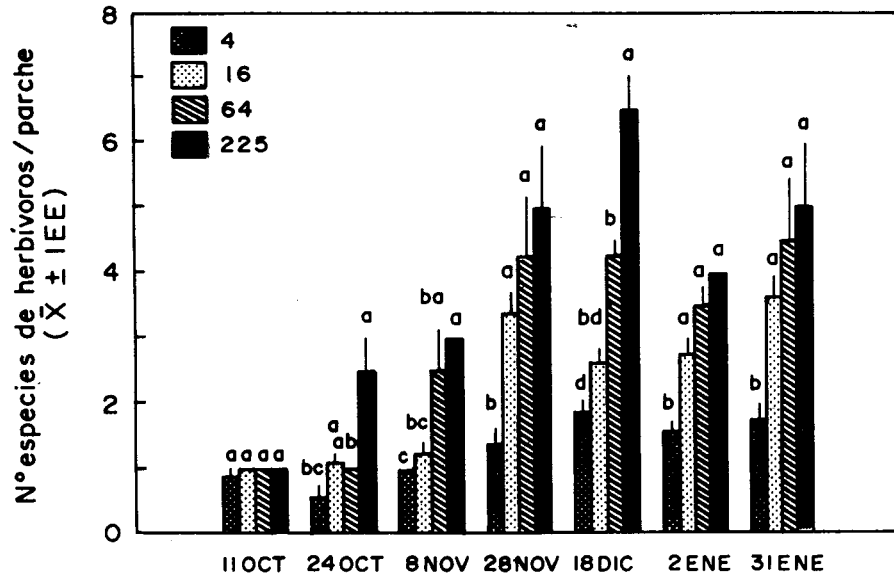


Fig. 2: Riqueza de especies de insectos herbívoros en parches de 4, 16, 64 y 225 plantas. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas ($\alpha = 0,05$). Species richness of herbivorous insects in patches of 4, 16, 64 and 225 plants. Different letters on error bars indicate significant statistical differences ($\alpha = 0.05$).

TABLA 1

Pendientes (z) de la regresión lineal entre $\ln(S + 1)$ y $\ln A$.
Slopes (z) of the linear regression between $\ln(S + 1)$ and $\ln A$.

Fecha	z	r^2	P
11-10-89	0,03	0,04	= 0,26
24-10-89	0,17	0,38	< 0,001
08-11-89	0,17	0,62	< 0,001
28-11-89	0,29	0,46	< 0,001
18-12-89	0,24	0,59	< 0,001
02-01-90	0,20	0,50	< 0,001
31-01-90	0,24	0,53	< 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. Se indican promedio \pm 1 error estándar.

Immigration (daily number of new species per patch) and emigration rates (daily number of species that disappear definitely from a patch) of herbivorous insects in host plant patches of different size. Indicated are mean \pm 1 standard error.

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

en la Tabla 3. *Empoasca* sp., *T. ni*, *C. consueta* y *T. ochraceipennis* fueron especies poco frecuentes, distribuidas en menos del 25% de los parches y además fueron poco abundantes, alcanzando menos del 4% de la abundancia total de herbívoros. Estas especies estuvieron presentes en los parches de mayor tamaño, y generalmente ausentes en los parches más chicos (Tabla 4); en cambio, las especies más frecuentes y abundantes (i.e., *P. xylostella*, *M. persicae*, Tabla 3) estuvieron presentes en todos los tipos de parche, independientemente de su tamaño (Tabla 4).

TABLA 3

Porcentaje de ocurrencia (% OC = número de parches ocupados/número total de parches) y abundancia relativa (% AB = número de individuos de la especie i/número total de individuos) de insectos herbívoros, al 28 de noviembre de 1990. Occurrence percentage (% OC = number of patches occupied/total number of patches) and relative abundance (% AB = individuals of species i/total number of individuals) of herbivorous insects, on november 28, 1990.

Especie	% OC	% AB
<i>Plutella xylostella</i>	76,7	42,1
<i>Myzus persicae</i>	66,7	38,9
<i>Pieris brassicae</i>	46,7	12,4
<i>Empoasca</i> sp.	23,3	3,4
<i>Trichoplusia ni</i>	20,0	2,0
<i>Copitarsia consueta</i>	16,7	1,1
<i>Trimerotropis ochraceipennis</i>	3,3	0,2
N	30	651

DISCUSION

El presente experimento muestra que el número de especies de insectos herbívoros es menor en parches de vegetación más pequeños. Dado que la heterogeneidad del hábitat se mantuvo constante, este resultado indica que la riqueza de especies de insectos herbívoros es afectada por el área ocupada por la vegetación huésped y no por la heterogeneidad 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 aun 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. Las tasas de extinción, sin embargo, no difirieron entre parches de

TABLA 4

Porcentaje de ocurrencia de insectos herbívoros en parches de distinto tamaño, al 28 de noviembre de 1990.

Occurrence percentage of herbivorous insects in patches of different size, on november 28, 1990.

Especie	225	64	16	4
<i>Plutella xylostella</i>	100	100	100	56
<i>Myzus persicae</i>	100	100	88	44
<i>Pieris brassicae</i>	0	75	75	31
<i>Empoasca</i> sp.	100	50	38	0
<i>Trichoplusia ni</i>	100	50	25	0
<i>Copitarsia consueta</i>	50	50	13	6
<i>Trimerotropis ochraceipennis</i>	50	0	0	0

tamaño diferente, lo que indica que en este caso no habría 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 insectos herbívoros, dentro de los cuales habría un número mayor de especies. Los parches más chicos, en cambio, recibirían un número menor de insectos herbívoros constituidos por menos especies.

Las especies de insectos herbívoros asociadas a parches de vegetación chicos corresponden a las especies frecuentes y abundantes en el área (Tabla 3), análogas a las especies núcleo (*sensu* Hanski 1982). En cambio, las especies de insectos herbívoros asociados a los parches de vegetación grandes son, además de las anteriores, aquellas especies poco frecuentes y poco abundantes, análogas a las especies satélite (*sensu* Hanski 1982). Estas últimas especies, por lo tanto, son las que dan cuenta de las diferencias en el número de especies de insectos 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 heterogeneidad del hábitat. Esta relación se da aun a escalas locales. La riqueza de especies de insectos herbívoros en parches de vegetación de distinto tamaño sería, entonces, producto sólo del muestreo pasivo por parte de los herbívoros, los cuales tendrían una mayor probabilidad de ubicar y colonizar parches de tamaño mayor. Además, los parches más grandes de vegetación serían colonizados por especies núcleo y satélite, en cambio, los parches chicos preferentemente por especies núcleo.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es parte de mi Tesis de Magister en Ciencias, realizado en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile. Agradezco a todos aquellos que me apoyaron tanto intelectual como logísticamente: a mi tutor R.G. González, a J.A. Simonetti, S. Maldonado, R. Medel y mis compañeros del Laboratorio de Ecología Terrestre. P. Feinsinger y F. Jaksic hicieron aportes valiosos al manuscrito. Esta Tesis fue financiada parcialmente por una Beca de la Universidad de Chile para

financiamiento de Tesis de Postgrado (Proyecto 91-028) y por Bécas de Colaboración Académica otorgadas por el Postgrado de la Facultad de Ciencias a AAG desde 1987 a 1990.

LITERATURA CITADA

- BEGON M, JL HARPER & CR TOWNSEND (1986) Ecology: individuals, populations, and communities. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- CONNOR F & ED McCOY (1979) The statistics and biology of the species/area relationship. *American Naturalist* 113: 791-833.
- CONOVER WJ (1980) Practical nonparametric statistics. John Wiley & Sons, New York.
- GREZ AA (1991) Concentración de recursos: efecto del tamaño del parche sobre la densidad de insectos herbívoros. Tesis de Magister, Universidad de Chile, Santiago.
- HANSKI I (1982) Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* 38: 210-221.
- JANZEN DH (1968) Host plants as islands in evolutionary and contemporary time. *American Naturalist* 102: 592-595.
- JANZEN DH (1973) Host plants as islands. II. Competition in evolutionary and contemporary time. *American Naturalist* 107: 786-790.
- 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 University Press, Princeton, New Jersey.
- NEWMARK WD (1986) Species/area relationships and its determinants in western North American national parks. *Biological Journal of the Linnean Society* 28: 83-98.
- 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, 410-432.
- REY JR, ED McCOY & DR STRONG (1981) Herbivore pests, habitat islands, and the species/area relation. *American Naturalist* 117: 611-622.
- 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.
- SIMBERLOFF DS (1976) Experimental zoogeography of islands: effects of island size. *Ecology* 57: 629-648.
- SOUTHWOOD TRE (1961) The number of species of insect associated with various trees. *Journal of Animal Ecology* 30: 1-8.
- STRONG DR (1974) Rapid asymptotic species accumulation in phytophagous insect communities: the pest of cacao. *Science* 185: 1064-1066.
- STRONG DR (1979) Biogeographic dynamics of insect-host plant communities. *Annual Review of Entomology* 24: 89-119.
- STRONG DR, JH LAWTON & R SOUTHWOOD (1984) Insects on plants: community patterns and mechanisms. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- WILLIAMS CB (1964) Patterns in the balance of nature. Academic Press, New York.