
**UNA APROXIMACIÓN EXPERIMENTAL A LA PREFERENCIA
ALIMENTARIA DE *Nyctelia circumundata* (COLEOPTERA:
TENEBRIONIDAE) EN EL NORESTE DE LA PATAGONIA**

Germán Horacio Cheli, Juan Carlos Corley, Lucía Daniela Castillo
y Fernando Joaquín Martínez

RESUMEN

Los coleópteros constituyen el orden de insectos más diverso, presentando una gran variedad de hábitos alimentarios. La familia Tenebrionidae, considerada típicamente como detritívora, es la más abundante de la fauna de coleópteros epigeos en el noreste patagónico, siendo *Nyctelia circumundata* una de las especies más representativas. Con el objetivo de conocer los principales componentes de su dieta, preferencia relativa y posible consumo de la especie vegetal introducida *Diplotaxis tenuifolia*, se realizaron ensayos en laboratorio utilizando test de preferencia simple y de presentación simultánea de ítems pareados. Se hallaron diferencias significativas en las preferencias de especies vegetales nativas: *Senecio filaginoides* y *Lycium chilense* fueron los ítems más preferidos, *Sporobolus rigens* y *Atriplex lampa* los menos,

y *Schinus johnstonii* y *Grindelia chilensis* en un orden intermedio. Al mismo tiempo, *N. circumundata* incorporó en su dieta a la especie introducida *D. tenuifolia*, resultando ser el ítem más consumido. Los resultados modifican el concepto clásico sobre *N. circumundata*, al demostrar que es un activo consumidor de biomasa vegetal en pie y exponer un claro patrón de preferencias relativas a los diferentes ítems, patrón de selección que podría deberse a una interacción compleja entre atributos energéticos de las plantas, su palatabilidad y los requerimientos metabólicos del coleóptero. El hecho que *D. tenuifolia* constituya el ítem alimentario preferido arroja luz sobre la conformación de nuevas interacciones entre especies nativas e invasoras, con desconocidas implicaciones ecológicas y aplicadas.

Introducción

Los coleópteros constituyen el orden de insectos más diverso del planeta. Si bien una fracción importante (35%) son típicamente fitófagos, existe en este grupo una amplia variedad de hábitos alimentarios (Speight *et al.*, 1999). La familia Tenebrionidae

incluye ~19000 especies y sus miembros se encuentran entre los artrópodos más conspicuos de ambientes áridos y semiáridos de todo el mundo (Kuschel, 1969; Marino, 1986; Aalbu *et al.*, 2002). En este tipo de ambientes, sus especies juegan un papel clave en los procesos de fragmentación biológica del re-

curso vegetal, en los ciclos de nutrientes y en la dieta de otros organismos (Crawford, 1988).

En el noreste de la Patagonia, Tenebrionidae es la familia con mayor frecuencias de capturas (Cheli *et al.*, en prensa). Las especies de la tribu Nycteliini (subfamilia Pimelinae), endémica de América del Sur Austral,

están especialmente adaptadas a vivir en ambientes áridos y semiáridos, y presentan distribuciones restringidas debido a su condición áptera. Sin embargo, diferentes especies de Nycteliini habitan desde áreas andinas (a 5000msnm) hasta ambientes esteparios y de monte (Flores, 1997). Dentro de esta tribu, el

PALABRAS CLAVE / Dieta / *Nyctelia circumundata* / Patagonia / Preferencia Alimentaria / Tenebrionidae /

Recibido: 07/08/2008. Modificado: 15/10/2009. Aceptado: 16/10/2009.

Germán Horacio Cheli. Licenciado en Biología, Universidad Nacional de La Plata (UNLP), Argentina. Doctor Universidad Nacional de Comahue. Docente, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco

(UNP), Puerto Madryn, Argentina. Dirección: Centro Nacional Patagónico (CENPAT-CONICET). Blvd. Brown 2825 Puerto Madryn. CP: U 9120. Chubut Argentina. e-mail: cheli@cenpat.edu.ar

Juan Carlos Corley. Doctor en Biología, Universidad de Buenos Aires, Argentina. Investigador, INTA Bariloche, Argentina.

Lucía Daniela Castillo. Estudiante de Licenciatura en Cien-

cias Biológicas, UNP, Puerto Madryn, Argentina.

Fernando Joaquín Martínez. Estudiante de Licenciatura en Ciencias Biológicas, UNP, Puerto Madryn, Argentina.

AN EXPERIMENTAL APPROACH OF FEEDING PREFERENCES OF *Nyctelia circumundata* (COLEOPTERA: TENEBRIONIDAE) IN NORTHEASTERN PATAGONIA

Germán Horacio Cheli, Juan Carlos Corley, Lucía Daniela Castillo and Fernando Joaquín Martínez

SUMMARY

Coleopteran is the most diverse order of insects, and as such it includes a broad variety of feeding habits. The Tenebrionidae family, typically considered as composed of scavengers, is the most abundant family found in Northeastern Patagonia. In turn, *Nyctelia circumundata* is one of its most representative Tenebrionidae in the region. In order to know the most important components of its diet, as well as its feeding preferences and the possible consumption of the foreign specie *Diplotaxis tenuifolia*, two different laboratory assays were carried out: simple preference tests and paired choice tests. Clear preferences were found, being *Senecio filaginoides* and *Lycium chilense* the most preferred items, and *Sporobolus rigens*

and *Atriplex lampa* the less preferred, and *Schinus johnstonii* and *Grindelia chilensis*, intermediate. *N. circumundata* consumed the exotic species *D. tenuifolia*, turning out to be the most consumed item. The results modify the classical concept about *N. circumundata*, showing that it feeds on green plant parts and exhibits a defined feeding preference pattern. This preference could be the consequence of a complex interaction between plant energetic attributes, palatability and metabolic requirements. The fact that *D. tenuifolia* was the preferred item suggests the development of a new interaction between native insects and an invasive plant, which may bring about ecological and application consequences.

UMA APROXIMAÇÃO EXPERIMENTAL A PREFERÊNCIA ALIMENTÁRIA DE *Nyctelia circumundata* (COLEÓPTERA: TENEBRIONIDAE) NO NORESTE DA PATAGONIA

Germán Horacio Cheli, Juan Carlos Corley, Lucía Daniela Castillo e Fernando Joaquín Martínez

RESUMO

Os coleópteros constituem a ordem de insetos mais diverso, apresentando uma grande variedade de hábitos alimentários. A família Tenebrionidae, considerada tipicamente como detritívora, é a mais abundante da fauna de coleópteros epígeos no nordeste patagônico, sendo *Nyctelia circumundata* uma das espécies mais representativas. Com o objetivo de conhecer os principais componentes da sua dieta, preferência relativa e possível consumo da espécie vegetal introduzida *Diplotaxis tenuifolia*, se realizaram ensaios em laboratório utilizando teste de preferência simples e de apresentação simultânea de itens pareados. Acharam-se diferenças significativas nas preferências de espécies vegetais nativas: *Senecio filaginoides* e *Lycium chilense* foram os itens mais preferidos, *Sporobolus rigens* e *Atriplex lampa* os menos,

e *Schinus johnstonii* e *Grindelia chilensis* em uma ordem intermediária. Ao mesmo tempo, *N. circumundata* incorporou na sua dieta a espécie introduzida *D. tenuifolia*, resultando ser o item mais consumido. Os resultados modificam o conceito clássico sobre *N. circumundata*, ao demonstrar que é um ativo consumidor de biomassa vegetal em pé e ao expor um claro padrão de preferências relativas aos diferentes itens, padrão de seleção que poderia dever-se a uma interação complexa entre atributos energéticos das plantas, sua palatabilidade e os requerimentos metabólicos do coleóptero. O fato de que *D. tenuifolia* constitua o item alimentário preferido, joga luz sobre a conformação de novas interações entre espécies nativas e invasoras, com desconhecidas implicações ecológicas e aplicadas.

gênero *Nyctelia* domina la fauna de Tenebrionidae en las estepas de la Patagonia (Kuschel, 1969).

Clásicamente, la familia Tenebrionidae es considerada como compuesta por especies consumidoras de materia orgánica muerta (Flores, 1997, 1998; Moore *et al.*, 2004). Sin embargo, los trabajos acerca de la biología de *Nyctelia* sp. son limitados en número, hallándose para Argentina solo las detalladas observaciones de Flores (1997) y Flores y Debandi (2004) sobre los hábitos alimenticios de algunas especies fitófagas que habitan en las provincias de Mendoza y Buenos Aires; y el registro de Kitzberger *et al.* (2000) sobre el consumo de renovales de árboles nativos en los bos-

ques andino-patagónicos por parte de algunas especies de coleópteros pertenecientes a este género.

Nyctelia circumundata (Lesne) es una especie endémica del Monte Austral (Roig-Juñent y Flores, 2001) que constituye uno de los principales componentes de la comunidad de artrópodos epigeos de las dunas costeras del nordeste patagónico (datos no publicados). Este coleóptero de gran tamaño es frecuentemente observado vagando por estos ambientes; sin embargo, el conocimiento sobre su comportamiento alimentario y de su biología en general es casi nulo.

Los objetivos del presente estudio fueron 1) conocer los componentes principales de la dieta de *N. circumundata*,

estableciendo la preferencia relativa hacia las principales especies vegetales presentes en los ambientes donde habitan estos coleópteros; 2) registrar el consumo de *Diplotaxis tenuifolia*, una especie invasora presente en el área de estudio y establecer su preferencia relativa; y 3) evaluar los efectos de la inclusión en la dieta de esta especie exótica sobre el consumo de los demás ítems alimentarios nativos.

Materiales y Métodos

Área de estudio y colecta de material

La Patagonia es una amplia región ubicada al sur del río Colorado, desde los 39°S hasta los 55°S, que incluye la

Cordillera de los Andes y las mesetas, planicies y serranías comprendidas entre los Andes y el océano Atlántico (León *et al.*, 1998). El nordeste de esta región se encuentra definida tanto por su flora (Cabrera y Willink, 1973) como por su entomofauna dentro de la provincia biogeográfica de Monte (Roig Juñent y Flores, 2001; Morrone, 2006). El área recibe una precipitación media anual de 175-225mm, mientras que la temperatura media anual alcanza los 13°C (Súnico *et al.*, 1994).

Próximos a la ciudad de Puerto Madryn (42°47'33"S, 64°57'42"O, 23msnm) existen varios cordones de dunas costeras de origen eólico dispuestas sobre depósitos marinos en partes continentales, asociados

a complejos porfiríticos cubiertos por sedimentos modernos (Súnico *et al.*, 1994). Estas dunas poseen una cobertura herbácea compuesta principalmente de *Sporobolus rigens* (Poaceae; Beeskov *et al.*, 1987), acompañada de *Atriplex lampa* (Chenopodiaceae), *Baccharis crispa* (Asteraceae), *Grindelia chiloensis* (Asteraceae), *Senecio filaginoides* (Asteraceae), *Larrea divaricata* (Zygophyllaceae), *Lycium chilense* (Solanaceae), *Schinus johnstonii* (Anacardiaceae) y *Prosopidastrum globosum* (Mimosaceae).

En esta zona se ha observado la presencia de *Diplotaxis tenuifolia* (Brassicaceae), que es una hierba perenne originaria de Europa y Asia, introducida en Argentina a principios del siglo XX en razón de sus buenas propiedades melíferas (Rodríguez *et al.*, 2006). Esta especie es considerada una maleza altamente invasora (Hurka *et al.*, 2003; Rodríguez *et al.*, 2006) que está colonizando rápidamente nuevas áreas.

La preferencia alimentaria de *N. circumundata* fue estudiada en laboratorio por medio de pruebas de selección (*choice tests*), que en adelante serán llamados experimentos de preferencia. Varios motivos apoyan la elección de esta metodología, entre ellos la lógica sencilla que utilizan estas pruebas para responder las preguntas para las que fueron diseñadas (Schoonhoven *et al.*, 2005) y el extenso uso que verifica esta técnica en la literatura entomológica en el estudio del comportamiento alimentario (Jermy *et al.*, 1968; Boer y Hanson, 1984; Thompson, 1988; Peterson y Renaud, 1989; Roa, 1992; Manly, 1995; Bernays y Weiss, 1996; Jackson y Li, 1998; Lockwood, 1998; Schoonhoven *et al.*, 2005; Cheli *et al.*, 2006; Oliveira *et al.*, 2007).

Entre diciembre 2005 y febrero 2006 se colectaron ejemplares adultos de *N. circumundata*. A cada ejemplar se le suministró alimento durante 24h y luego fue dejado en ayuno por 7 días. Cada individuo se utilizó una sola vez en los

ensayos y fue liberado, marcándolo con un punto de pintura soluble en agua sobre su élitro derecho, para evitar su recaptura. En total se utilizaron 359 ejemplares adultos en una relación de sexos ~1:1. Todos los ensayos fueron realizados utilizando hojas que tuvieron una hora como máximo desde su cosecha en planta y fueron extraídas en los ambientes donde fueron colectados los coleópteros. La cantidad relativa de cada ítem se controló ofertando el número suficiente de hojas como para cubrir una superficie aproximada de 3cm². Los experimentos se realizaron en laboratorio, en un recipiente de vidrio transparente con una base circular de 15cm de diámetro y 22cm de alto, bajo condiciones controladas (fotoperiodo 12:12h y temperatura promedio de 25C°).

Experimentos de preferencia

Para estudiar la dieta y la preferencia relativa por los diferentes ítems se realizaron dos tipos de pruebas:

Experimentos de preferencia simple. Estas pruebas tuvieron como objetivo determinar cuáles de las especies vegetales más abundantes en el ambiente realmente son consumidos por *Nyctelia circumundata* (Schoonhoven *et al.*, 2005). Cada ensayo comenzó al introducir un coleóptero en un recipiente, dejándolo aislado y en reposo por 5min de aclimatación, para luego agregar un ítem alimentario potencial. La prueba finalizó la primera vez que el coleóptero ingirió el ítem, o luego de 30min desde que el vegetal fuera introducido en el recipiente sin registrar consumo.

Se realizaron 10 ensayos para cada posible ítem alimentario, contabilizando 100 ensayos en total. Las especies vegetales utilizadas como ítems fueron: Chenopodiaceae: *Atriplex lampa*; Asteraceae: *Baccharis crispa*, *Grindelia chiloensis*, *Senecio filaginoides*, Zygophyllaceae: *Larrea divaricata*; Solanaceae: *Lycium chilense*, Anacardiaceae:

Schinus johnstonii; Poaceae: *Sporobolus rigens*; Mimosaceae: *Prosopidastrum globosum*; Brassicaceae: *Diplotaxis tenuifolia*.

Experimentos con presentación simultánea de ítems pareados. Estas pruebas tuvieron como objetivo estudiar la preferencia alimentaria relativa entre los diferentes ítems vegetales que resultaron consumidos al menos una vez en los ensayos descritos en las pruebas de preferencia simple (ver Schoonhoven *et al.*, 2005). Cada prueba consistió en introducir un ejemplar de *N. circumundata* dentro de un recipiente y luego de 5min de reposo, agregar un par de ítems vegetales, para dar comienzo al ensayo. Las especies vegetales consumidas en las pruebas de preferencia simple fueron tomadas de a pares, considerando todas las combinaciones posibles, y cada par fue presentado en al menos 10 oportunidades, realizándose en total 259 ensayos. En las pruebas, cada ítem fue dispuesto equidistante al coleóptero y al otro ítem, alternando al azar su ubicación a izquierda o derecha del coleóptero. El ensayo terminó al constatar el primer consumo de alguna de los dos ítems o al transcurrir 30min desde el comienzo sin que el coleóptero seleccionara ningún ítem.

Análisis estadístico

Las diferencias entre las frecuencias de consumo, tanto para cada ítem individualmente como para evaluar si un ítem fue significativamente más aceptado como alimento frente a cualquier otro, se estudiaron mediante el test de bondad de ajuste χ^2 ($p < 0,05$) utilizando la corrección de continuidad propuesta por Yates (Yates, 1943; Zar, 1999).

La diferencia entre los porcentajes del total de ensayos en los que cada ítem fue elegido como alimento frente a cualquier otro, llamado en adelante porcentajes de consumo, se estudiaron mediante un test (V) de comparación de porcentajes ($p < 0,05$; Zar, 1999).

Para discriminar el efecto del consumo de la especie exótica sobre los ítems nativos, las diferencias entre los porcentajes de consumo fueron analizadas primeramente sin incluir la especie exótica, y luego considerándola.

Resultados

Experimentos de preferencia simple

El 70% de las especies vegetales ofrecidas a *N. circumundata* fue consumido. Éstas incluyeron a las especies nativas *Atriplex lampa*, *Grindelia chiloensis*, *Lycium chilense*, *Schinus johnstonii*, *Senecio filaginoides* y *Sporobolus rigens*, así como también al ítem exótico *Diplotaxis tenuifolia*. Las especies *Baccharis crispa*, *Larrea divaricata* y *Prosopidastrum globosum* no fueron consumidas.

Experimentos de presentación simultánea de ítems pareados

(a) **Análisis de las frecuencias de consumo entre cada par de ítems individualmente.** *Senecio filaginoides* y *L. chilense* fueron significativamente más consumidos frente a *S. rigens* y *A. lampa*, sin embargo no lo fueron al ser ofrecidos junto a *S. johnstonii*. Por su parte, este último ítem resultó más consumido frente a *S. rigens*, mientras que *G. chiloensis* lo fue al ser ofrecido junto a *A. lampa* (Tabla I). Las frecuencias de consumo absolutas de la especie exótica *D. tenuifolia* fueron significativamente mayores al ser ofertada frente a cualquier otro ítem nativo, excepto *S. filaginoides* y *S. johnstonii* (Tabla I).

(b) **Análisis de las frecuencias de consumo de cada ítem respecto a todos los demás.** Considerando solo a las especies nativas, las frecuencias de consumo de *L. chilense* ($\chi^2_{0,05; 1} = 16,77$; $p < 0,001$) y *S. filaginoides* ($\chi^2_{0,05; 1} = 11,97$; $p < 0,001$) mostraron que fueron significativamente más aceptados como alimento que los demás ítems ofrecidos, mientras

TABLA I
ANÁLISIS DE LAS FRECUENCIAS DE CONSUMO ENTRE CADA PAR DE ÍTEMS INDIVIDUALMENTE EN LOS EXPERIMENTOS CON PRESENTACIÓN SIMULTÁNEA DE ÍTEMS PAREADOS

Item 1	Item 2	Consumo 1	Consumo 2	N	X ²	p
<i>S. filaginoides</i>	<i>S. rigens</i>	16	2	18	9,3889	0,0022
<i>S. filaginoides</i>	<i>L. chilense</i>	8	5	13	0,3077	0,5791
<i>S. filaginoides</i>	<i>G. chiloensis</i>	7	3	10	0,9000	0,3428
<i>S. johnstonii</i>	<i>S. rigens</i>	9	1	10	4,9000	0,0269
<i>S. johnstonii</i>	<i>S. filaginoides</i>	6	4	10	0,1000	0,7518
<i>S. johnstonii</i>	<i>L. chilense</i>	3	7	10	0,9000	0,3428
<i>S. johnstonii</i>	<i>G. chiloensis</i>	6	4	10	0,1000	0,7518
<i>L. chilense</i>	<i>S. rigens</i>	18	1	19	13,4737	0,0002
<i>L. chilense</i>	<i>G. chiloensis</i>	10	3	13	2,7692	0,0961
<i>G. chiloensis</i>	<i>S. rigens</i>	4	8	12	0,7500	0,3865
<i>A. lampa</i>	<i>S. rigens</i>	10	5	15	1,0667	0,3017
<i>A. lampa</i>	<i>S. filaginoides</i>	1	9	10	4,9000	0,0269
<i>A. lampa</i>	<i>S. johnstonii</i>	5	6	11	0,0000	1,0000
<i>A. lampa</i>	<i>L. chilense</i>	1	9	10	4,9000	0,0269
<i>A. lampa</i>	<i>G. chiloensis</i>	1	9	10	4,9000	0,0269
<i>D. tenuifolia</i>	<i>S. filaginoides</i>	10	3	13	2,7692	0,0961
<i>D. tenuifolia</i>	<i>L. chilense</i>	11	2	13	4,9231	0,0265
<i>D. tenuifolia</i>	<i>S. johnstonii</i>	9	4	13	1,2308	0,2673
<i>D. tenuifolia</i>	<i>G. chiloensis</i>	12	1	13	7,6923	0,0055
<i>D. tenuifolia</i>	<i>A. lampa</i>	12	1	13	7,6923	0,0055
<i>D. tenuifolia</i>	<i>S. rigens</i>	13	0	13	11,0769	0,0009
Total		172	87	259		

que *A. lampa* ($X^2_{0,05; 1} = 7,16$; $p=0,007$) y *S. rigens* ($X^2_{0,05; 1} = 21,63$; $p<0,001$) lo fueron menos (Figura 1). Las restantes especies vegetales, *S. johnstonii* ($X^2_{0,05; 1} = 1,61$; $p=0,205$) y *G. chiloensis* ($X^2_{0,05; 1} = 1,49$; $p=0,222$), no fueron significativamente elegidas ni rechazadas

como alimento, ocupando un orden intermedio de preferencia (Figura 1).

Las diferencias entre los porcentajes de consumo de *L. chilense*, *S. filaginoides*, *S. rigens* y *A. lampa* frente a todos los demás ítems ratificaron los resultados hallados anterior-

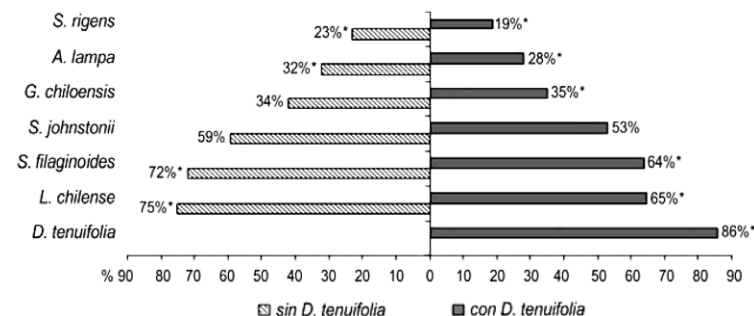


Figura 1. Porcentaje de consumo de cada ítem frente a los demás en conjunto, en los experimentos con presentación simultánea de ítems pareados. * Significativo ($p(X^2)<0,05$).

TABLA II
VALOR DEL ESTADÍSTICO V EN LOS TEST DE COMPARACIÓN DE LOS PORCENTAJES DE CONSUMO ENTRE CADA PAR DE ÍTEMS SIN CONSIDERAR LA ESPECIE EXÓTICA

V	<i>S. filaginoides</i>	<i>S. johnstonii</i>	<i>G. chiloensis</i>	<i>A. lampa</i>	<i>S. rigens</i>
<i>L. chilense</i>	0,3813	1,8320	3,8587*	5,2259*	7,1577*
<i>S. filaginoides</i>	0	1,4491	3,4113*	4,7171*	6,4913*
<i>S. johnstonii</i>		0	1,7751	2,9066*	4,2615*
<i>G. chiloensis</i>			0	1,0967	2,3003*
<i>A. lampa</i>				0	1,1358

* Significativo ($V > 1,96 \rightarrow p<0,05$)

mente, al analizar las frecuencias de consumo entre cada par de ítems individualmente. Sin embargo, permitieron además hallar diferencias entre los dos ítems con preferencias intermedias que pasaron desapercibidas en los análisis de cada par por separado. De este modo se evidencia que *G. chiloensis* fue menos consumida que *L. chilense* y *S. filaginoides*, e igualmente comida que *S. johnstonii* (Tabla II). Por lo tanto, *G. chiloensis* constituyó un ítem con una preferencia significativamente inferior que *L. chilense* y *S. filaginoides* pero, al mismo tiempo, marginalmente menor que *S. johnstonii*.

Por su parte, al considerar a *D. tenuifolia* en los análisis, tanto la especie exótica ($X^2_{0,05; 1} = 40,22$; $p<0,001$) como los ítems nativos *L. chilense* ($X^2_{0,05; 1} = 7,40$; $p=0,006$) y *S. filaginoides* ($X^2_{0,05; 1} = 5,42$; $p=0,020$) fueron más consumidos frente a los demás ítems nativos en conjunto (Figura 1), integrando así la terna de especies vegetales más aceptadas como alimento. Por otro lado, la incorporación de *D. tenuifolia* a la dieta ocasionó que *G. chiloensis* ($X^2_{0,05; 1} = 5,90$; $p<0,015$) fuera rechazada como alimento frente a los demás ítems (Figura 1), mientras que no modificó el nivel de preferencia de *S. johnstonii* (el otro ítem con un nivel de preferencia intermedio), que continuó sin ser aceptado ni rechazado significativamente ($X^2_{0,05; 1} = 0,27$; $p=0,606$).

Al mismo tiempo, tampoco modificó las preferencias por *S. rigens* ($X^2_{0,05; 1} = 32,30$; $p<0,001$) y *A. lampa* ($X^2_{0,05; 1} = 13,94$; $p<0,001$), que continuaron siendo rechazados como alimento frente a los demás ítems en conjunto (Figura 1).

El análisis de los porcentajes de consumo de cada ítem frente a los demás en conjunto, considerando a la especie exótica, demostraron que *D. tenuifolia* fue significativamente más consumido frente a todos los ítems nativos (incluso más que *L. chilense* y *S. filaginoides*), transformándose así en el ítem de mayor preferencia para *N. circumundata* (Tabla III). Así mismo, *S. johnstonii* fue significativamente más consumido que *G. chiloensis*. De esta manera, estos análisis resultaron más informativos que los referidos a las frecuencias de consumo considerando a cada par individualmente.

Discusión

A pesar de haber sido cuestionada en varios trabajos (Flores, 1997; Kitzberger *et al.*, 2000; Flores y Debandi, 2004), la concepción trófica asignada a la familia Tenebrionidae como simples consumidores de materia orgánica en descomposición, sigue predominando en los estudios ecológicos que incluyen a esta familia (Whitford, 2002; Moore *et al.*, 2004; Alfaro *et al.*, 2009). El presente estudio demostró que *N. circumundata* es un activo consumidor de hojas vegetales verdes, poniendo de manifiesto que la familia Tenebrionidae cumple un importante rol como fitófago en los ecosistemas áridos del NE de la Patagonia.

N. circumundata mostró un claro patrón de preferencias hacia los diferentes ítems ofrecidos, evidenciando gran afinidad por algunos, como así también un amplio rechazo hacia otros. Más del 70% de los ítems ofrecidos fueron seleccionados positivamente como alimento, evidenciando que la condición herbívora en este coleóptero posee un carácter netamente polífago. Tanto observaciones de campo realizadas por los autores (datos sin publicar), como así también otros ensayos preliminares de laboratorio, no incluidos en los análisis presentados, ratifican el carácter polífago de este coleóptero, constatando asimis-

mo que, además de las hojas, consumen la flor de *Grindelia chilensis*, *Senecio filaginoides*, *Lycium chilense* y *Diptotaxis tenuifolia*.

Observaciones de campo realizadas sobre otras especies de *Nyctelia* por Flores y Debandi (2004) en la región central del Monte concuerdan con lo hallado en este estudio.

Esto permite especular que el carácter fitófago y polífago aquí descrito para *N. circumundata* está también presente en gran parte de las especies que conforman este género. Por otro lado, el marcado rechazo que mostró hacia *L. divaricata* y *P. globosum* posiblemente se deba a la gruesa capa resinosa que presentan las hojas de la primera especie y por el gran grado de xerofilia alcanzado por la segunda.

Las pruebas en el laboratorio constituyen una herramienta fundamental para analizar cualquier interacción entre plantas e insectos (Schoonhoven *et al.*, 2005) y son de utilidad cuando se estudian patrones alimentarios en herbívoros generalistas o cuando se comparan especies vegetales con similar accesibilidad en el campo a los herbívoros (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2003). Sin embargo, la herbivoría es un fenómeno complejo que depende de la interacción entre muchos factores, por lo cual se requiere prudencia al extrapolar

TABLA III
VALOR DEL ESTADÍSTICO V EN LOS TEST DE COMPARACIÓN DE LOS PORCENTAJES DE CONSUMO ENTRE CADA PAR DE ÍTEMS INCLUYENDO LA ESPECIE EXÓTICA

V	<i>S. filaginoides</i>	<i>S. johnstonii</i>	<i>G. chilensis</i>	<i>A. lampa</i>	<i>S. rigens</i>	<i>D. tenuifolia</i>
<i>L. chilense</i>	0,1288	1,4543	3,7910*	4,8423*	6,720*	-3,0772*
<i>S. filaginoides</i>	0	1,3142	3,6084*	4,6340*	6,4401*	-3,2238*
<i>S. johnstonii</i>		0	2,1158*	3,0286*	4,5188*	-4,4759*
<i>G. chilensis</i>			0	0,8842	2,2373*	-7,2938*
<i>A. lampa</i>				0	1,3141	-8,6796*
<i>S. rigens</i>					0	-11,6411*

*significativo (V >1,96 → p<0,05).

resultados experimentales del laboratorio al campo (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2003). No obstante, si las plantas estudiadas tienen una accesibilidad similar, el consumo por los herbívoros generalistas estará directamente asociado con la calidad nutricional de las hojas. Es decir que las hojas tiernas, con mayor valor nutricional, serán más consumidas por los herbívoros tanto en el campo como en el laboratorio, a lo largo de un amplio rango taxonómico y funcional (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2003). La vegetación costera estudiada en este trabajo, al igual que la del resto del norte de la Patagonia árida, esta organizada en parches multispecíficos (Bisigato y Bertiller, 1997). Al mismo tiempo, si bien estos arbustos pueden alcanzar alturas de 1-2m, debido a su cercanía al mar suelen presentarse más achaparrados. Estas características estructurales facilitarían y homogeneizarían el acceso de *N. circumundata* a la vegetación, por lo que la totalidad

de las plantas analizadas en este estudio tendrían una accesibilidad similar. Según Pérez-Harguindeguy *et al.* (2003) estas características, sumadas al hecho de que *N. circumundata* es un herbívoro generalista, harían de las pruebas de herbivoría en el laboratorio buenos predictores del consumo real en el campo.

En base a los resultados obtenidos considerando solo a los ítems nativos, la secuencia de preferencias relativas decrecientes entre los diferentes ítems se estableció en el siguiente orden: *L. chilense*-*S. Filaginoides* ≥ *S. johnstonii* ~ *G. chilensis* ≥ *A. lampa* = *S. rigens* (Figura 2). Cabe destacar que junto con este ítem también se encuentra como preferido a *S. filaginoides*, lo cual contrasta con lo observado en el ganado doméstico, que en general no lo consume (Bonvissuto *et al.*, 1983), quizá por sus abundantes metabolitos secundarios como sesquiterpenos (Cates y McElroy, 1987), alcaloides del tipo de la pirrolizidina (Ramos *et al.*, 1998), aceites, fenoles y compuestos hidrocarbonados (Cavagnaro *et al.*, 2003) que lo tornan muy poco palatable (Cates y McElroy, 1987; Cavagnaro *et al.*, 2003). La elevada preferencia observada hacia *S. filaginoides* restaría importancia al efecto que los compuestos secundarios podrían tener sobre la selección de alimentos en *N. circumundata*. Al mismo tiempo, esta especie no es la única que lo consume, ya que

también es preferida por otros insectos masticadores, tales como las larvas del lepidóptero *Estigmene acraea* (Cates y McElroy, 1987).

La especie exótica *D. tenuifolia* registró por su parte la mayor preferencia entre los ítems

ofertados, dando lugar a que las preferencias relativas hacia las especies nativas sufrieran algunas alteraciones. Las mayores modificaciones se observaron en las especies con preferencias intermedias, *S. johnstonii* y *G. chilensis*. Sin embargo, también hubo relaciones que permanecieron sin cambios, como fueron *L. chilense* - *S. filaginoides*, que siempre mantuvieron asociados altos valores de preferencia y *S. rigens* - *A. lampa*, siempre asociados con preferencias mínimas. De este modo, al incorporar una especie exótica, la tendencia en las preferencias se reestructuró de la siguiente manera: *D. tenuifolia*. ≥ *L. chilense* = *S. Filaginoides* ~ *S. johnstonii* ≥ *G. chilensis* ≥ *A. lampa* = *S. rigens* (Figura 2).

La incorporación de *D. tenuifolia* como nuevo ítem alimentario, demostró que *N. circumundata* posee la capacidad de aprovechar nuevos recursos. Este hallazgo está en concordancia con otros estudios que encuentran esta misma capacidad en otros miembros de la familia Tenebrionidae (Sánchez-Piñero y Gómez, 1995; de los Santos *et al.*, 2002).

La observación que *D. tenuifolia*, una planta invasora de reciente arribo al área de estudios, sea el ítem alimentario de mayor preferencia para *N. circumundata* constituye un hecho particularmente importante desde el punto de vista de la conservación de este ecosistema amenazado. Por un lado, la herbivoría podría limitar la expansión geográfica de la especie invasora, ya que *N. circumundata* es una especie muy abundante en la región. Por

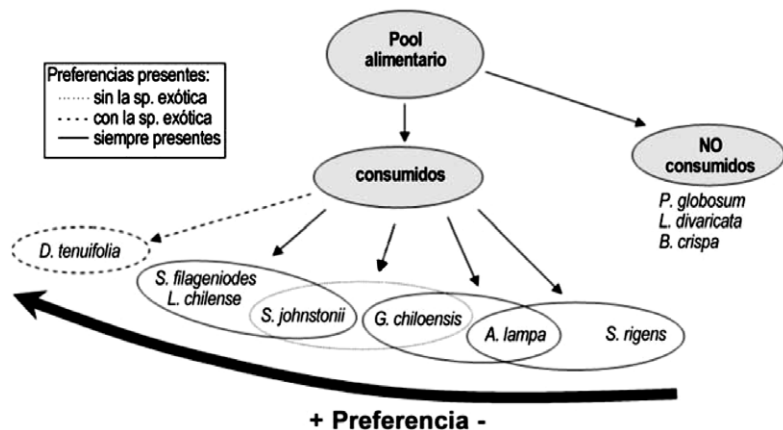


Figura 2: Relaciones de preferencia hacia los diferentes ítems consumidos por *N. circumundata*, con y sin considerar el ítem exótico *D. tenuifolia*.

el otro, se ignoran las implicaciones que el establecimiento de una nueva y fuerte interacción insecto-planta invasora pueda tener sobre los procesos ecológicos subyacentes (Hurka *et al.*, 2003).

Finalmente, el desarrollo de líneas de investigación tendientes a dilucidar los factores que gobiernan la preferencia alimentaria y demás aspectos ecológicos en *N. circumundata* y otras especies de Nycteliini, como *Epipedonota cristalisata* (Lacordaire), que competiría con *N. circumundata* (Peña, 1963), mejorará significativamente el conocimiento sobre el rol que desarrollan estos coleópteros en la comunidad y permitirá establecer mejores patrones filogenéticos, redundando en mejores programas de conservación para este ecosistema altamente amenazado.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Gustavo Flores, Alejandro Bisigato y Gustavo Pazos por leer y mejorar este trabajo, a Marianela Beltrán y María Gowland por su colaboración en la realización de los ensayos, a Ana María Beeskov por su asesoramiento botánico, al Centro Nacional Patagónico (CENPAT-CONICET) por facilitar sus instalaciones y al CONICET por el financiamiento de este estudio.

REFERENCIAS

- Aalbu RL, Triplehorn CA, Campbell JM, Brown KW, Somerby RE, Thomas DB (2002) Tenebrionidae Latreille 1802. En Arnett RH, Thomas MC, Skelley PE, Frank JH (Eds.) *American Beetles*. Vol. 2. CRC Press. Boca Raton, FL, EEUU. pp. 463-509.
- Alfaro FM, Pizarro-Araya J, Flores GE (2009) *Epigeal Tenebrionids* (Coleoptera: Tenebrionidae) from the Choros Archipelago (Coquimbo Region, Chile). *Entomol. News* 120: 125-130.
- Beeskov A, del Valle H, Rostagno CM (1987) *Los Sistemas Fisiográficos de la Región Árida y Semiárida de la Provincia de Chubut*. SECYT. Puerto Madryn, Argentina. 168 pp.
- Bernays EA, Weiss MR (1996) Induced food preferences in caterpillars: the need to identify mechanisms. *Entomol. Exp. Applic.* 78: 1-6.
- Bisigato AJ, Bertiller MB (1997) Grazing effects on patchy dryland vegetation in Northern Patagonia. *J. Arid Env.* 36: 639-653.
- Boer G, Hanson FE (1984) Foodplant selection and induction of feeding preference among host and non-host plants in larvae of the tobacco hornworm *Manduca sexta*. *Entomol. Exp. Applic.* 35: 177-193.
- Bonvissuto G, Moricz de Tecso E, Astibia O, Anchorena J (1983) Resultados preliminares sobre los hábitos dietarios de ovinos en un pastizal semidesértico de Patagonia. *IDIA* 36 (Supl.): 243-253.
- Cabrera AL, Willink A (1973) *Biogeografía de América Latina*. Monografía 13. Serie Biología. OEA. Washington, DC, EEUU. 122 pp.
- Cates RG, McElroy DC (1987) Secondary chemistry among sympatric plant species and its relationship to insect herbivory. En Provenza FD, Flinders JT, McArthur ED (Comps.) *Proceedings-Symposium on Plant-Herbivore Interactions*. General Technical Report INT-222. United States Department-Research Station. Snowbird, Utah. 179 pp.
- Cavagnaro FP, Golluscio R, Wassner DF, Ravetta D (2003) Caracterización química de los arbustos patagónicos con diferente preferencia por parte de los herbívoros. *Ecol. Austr.* 13: 215-222.
- Cheli G, Armendaño A, González A (2006) Preferencia alimentaria de arañas *Misumenops pallidus* (Araneae: Thomisidae) sobre potenciales insectos presa de cultivos de alfalfa. *Rev. Biol. Trop.* 54: 505-513.
- Cheli GH, Corley JC, Bruzone O, del Brío M, Martínez F, Martínez Román N, Ríos I (en prensa) The ground-dwelling arthropod community of Península Valdés (Patagonia, Argentina). *J. Insect Sci.* (en prensa).
- Crawford CS (1988) Nutrition and habitat selection in desert detritivores. *J. Arid Env.* 14: 111-121.
- de los Santos A, de Nicolás JP, Ferrer F (2002) Habitat selection and assemblage structure of darkling beetles (Col. Tenebrionidae) along environmental gradients on the island of Tenerife (Canary Islands). *J. Arid Env.* 52: 63-85.
- Flores GE (1997) Revisión de la tribu Nycteliini (Coleoptera: Tenebrionidae). *Rev. Soc. Entomol. Arg.* 56: 1-19.
- Flores GE (1998) Tenebrionidae En Morrone JJ, Coscarón S (Eds.) *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos: Una Perspectiva Biotaxonómica*. Ediciones Sur. La Plata, Argentina. pp. 232-240.
- Flores GE, Debandi GO (2004) Tenebrionidae. En Cordo HA, Lograzo G, Braun K, Di Iorio O (Dir.) *Catálogo de Insectos Fitófagos de la Argentina y sus Plantas Asociadas*. Sociedad Entomológica Argentina. Buenos Aires, Argentina. pp. 170-174.
- Hurka H, Bleeker W, Neuffer B (2003) Evolutionary processes associated with biological invasions in the Brassicaceae. *Biol. Inv.* 5: 281-292.
- Jackson RR, Li D (1998) Prey preferences and visual discrimination ability of *Cyrrba algerina*, and araneophagic jumping spiders (Araneae: Salticidae) with primitive retinæ. *Isr. J. Zool.* 44: 227-242.
- Jardín Botánico de la Patagonia Extra andina (2002) *Usos Tradicionales de las Plantas en la Meseta Patagónica*. 1ª ed. CENPAT-CONICET-ICBG. Chubut, Argentina. 52pp.
- Jermy T, Hanson FE, Dethier VG (1968) Induction of specific food preference in lepidopterous larvae. *Entomol. Exp. Applic.* 11: 211-230.
- Kitzberger T, Steinaker DF, Veblen TT (2000) Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology* 81: 1914-1924.
- Kuschel G (1969) Biogeography and ecology of South American Coleoptera. En Fittkau EJ, Illies J, Klinge H, Schwabe GH, Sioli H (Eds.) *Biogeography and Ecology in South America*. Vol. 2. Jung. La Haya, Holanda. pp. 709-722.
- León RJC, Bran D, Collantes M, Paruelo JM, Soriano A (1998) Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecol. Austr.* 8: 125-144.
- Lockwood III JR (1998) On the statistical analysis of multiple-choice feeding preference experiments. *Oecologia* 116: 475-481.
- Manly BFJ (1995) Measuring selectivity from multiple choice feeding-preference experiments. *Biometrics* 51: 709-715.
- Marino PC (1986) Activity Patterns and Microhabitat Selection in a Desert Tenebrionid Beetle (Coleoptera: Tenebrionidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 79: 468-471.
- Moore JC, Berlow EL, Coleman DC, de Ruiter PC, Dong Q (2004) Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecol. Lett.* 7: 584-600.
- Morrone JJ (2006) Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands, based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annu. Rev. Entomol.* 51: 467-494.
- Oliveira LJ, García MA, Hoffmann-Campo CB, Do Amaral MLB (2007) Feeding and Oviposition Preference of *Phyllophaga cuyabana* (Moser) (Coleoptera: Melolonthidae) on Several Crops. *Neotrop. Entomol.* 36: 759-764.
- Peña LE (1963) Las Nyctelia (Coleoptera: Tenebrionidae). *Entomol. Arb. Mus. George Frey* 14: 72-75.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Vendramini F, Cornelissen JHC, Gurvich DE, Cabido M (2003) Leaf traits and herbivore selection in the field and in cafeteria experiments. *Austral Ecol.* 28: 642-650.
- Peterson CH, Renaud PE (1989) Analysis of feeding preference experiments. *Oecologia* 80: 82-86.
- Ramos G, Frutos P, Giráldez FJ, Mantecón AR (1998) Plants secondary compounds in herbivores nutrition. *Arch. Zootec.* 47: 597-620.
- Roa R (1992) Design and analysis of multiple-choice feeding-preference experiments. *Oecologia* 89: 509-515.
- Rodríguez SA, Vela Gurovic MS, Mulet MC, Murray AP (2006) *Diploptaxis tenuifolia* (L.) DC., a source of a potentially antifungal essential oil containing nitrile. *Biochem. System. Ecol.* 34: 353-355.
- Roig Juñent S, Flores GE (2001) Historia biogeográfica de las áreas áridas de América del Sur austral. En Llorente Bousquets J, Morrone JJ (Eds.) *Introducción a la Biogeografía de Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones*. UNAM, México. pp. 257-266.
- Sánchez-Piñero F, Gómez JM (1995) Use of ant-nest debris by darkling beetles and other arthropod species in an arid system in south Europe. *J. Arid Env.* 31: 91-104.
- Schoonhoven LM, van Loon JJA, Dicke M (2005) *Insect-Plant Biology - From Physiology to Evolution*. 2a ed. Chapman & Hall, Londres, RU. 421 pp.
- Speight MR, Hunter MD, Watt AD (1999) *Ecology of Insects: Concepts and Applications*. Blackwell. Oxford, RU. 350 pp.
- Súnicio A, del Valle H, Bouza P, Videla L, Cano C, Monti A (1994) Guía de Campo: Península Valdés y Centro-Este del Chubut. En *Séptima Reunión de Campo CADINQUA*. Puerto Madryn, Argentina. 75pp.
- Thompson JN (1988) Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomol. Exp. Applic.* 47: 3-14.
- Whitford WG (2002) *Ecology of Desert Systems*. Academic Press. San Diego, CA, EEUU. 343 pp.
- Yates F (1934) Contingency tables involving small numbers and the X2 test. *J. Roy. Stat. Soc. I*: 217-235.
- Zar JH (1999) *Biostatistical Analysis*. 4th ed. Prentice-Hall. Upper Saddle River, NJ, EEUU. 663 pp.