



FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Pontificia Universidad Católica de Chile

# RED DE INTERACCIONES PLANTA-HERBÍVORO EN EL BOSQUE NATIVO FRAGMENTADO DE CHILOÉ

Tesis entregada a la Pontificia Universidad Católica de Chile en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Grado de Doctor en Ciencias Biológicas con mención en Ecología

Por:

ANA KARINA MADRIAZA MATURANA

Director de Tesis: Dr. Juan José Armesto Zamudio

Co-director de Tesis: Dr. Pablo Ángel Marquet Iturriaga

Mayo 2022



FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS  
PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DE CHILE

### ACTA DEFENSA PRIVADA DE TESIS

Doña Ana Karina Madriaza Maturana, estudiante del Programa de Doctorado en Ciencias Biológicas Mención Ecología, ha presentado la Defensa Privada de Tesis.

En consideración a los conocimientos generales sobre Ecología, y la defensa de la Tesis Doctoral, titulada “Fragmentación de hábitat e interacciones bióticas en el bosque nativo de Chiloé”, el Comité de Tesis a resuelto calificar esta actividad académica como (Aprobado, Reprobado o Pendiente) .....

Se firma la presente acta en la ciudad de Santiago, el día 07 de abril de 2022.

Dr. Mauricio Lima A.  
Coordinador de Comité de Tesis  
Facultad de Ciencias Biológicas-UC

---

Dr. Juan Armesto Z.  
Director de Tesis  
Facultad de Ciencias Biológicas-UC

---

Dr. Pablo Marquet I.  
Co-Director de Tesis  
Facultad de Ciencias Biológicas-UC

---

Dra. Aurora Gaxiola A.  
Miembro Comité de Tesis  
Facultad de Ciencias Biológicas-UC

---

Dr. Ramiro Bustamante Z.  
Miembro Externo Comité de Tesis  
Universidad de Chile

---

---

AV. LIBERTADOR BDO. O'HIGGINS 340, SANTIAGO

postgrado@bio.puc.cl

## Agradecimientos

Agradezco a las siguientes entidades por el financiamiento y apoyo recibido: Instituto de Ecología y Biodiversidad, Proyecto AFB17008, Fundación Senda Darwin, Beca CONICYT para estudios de doctorado 21170377 y Facultad de Ciencias Biológicas Pontificia Universidad Católica de Chile.

Índice de materias	
Índice de figuras.....	5
Índice de tablas .....	8
Resumen.....	10
Abstract.....	13
Introducción.....	16
Objetivos e hipótesis generales.....	22
Capítulo I : Redes planta-herbívoro en ecosistemas fragmentados. ....	24
Capítulo II: Análisis de la interacción planta-herbívoro mediante teoría de redes en un bosque templado siempreverde en la isla de Chiloé. ....	127
Capítulo III: El impacto de la fragmentación del bosque sobre las redes planta-herbívoro.	170
Capítulo IV: Patrones de herbivoría en el bosque fragmentado de Chiloé.....	222
Conclusiones generales.....	273

## Índice de figuras

### Capítulo I

Figura 1: Diagrama de Venn que ilustra las combinaciones de variables claves estudiadas y su representación en un universo de 208 artículos científicos. Los números en las zonas de intersección representan los casos de estudio que analizaron los temas cruzados.....33

Figura 2: Representación de los diferentes biomas estudiados en las publicaciones analizadas. La mayor representación incluye el bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas, el bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas y el bosque seco tropical y subtropical de hojas anchas ( N= 83, 47 y 18 respectivamente).....34

Figura 3: Representación de los tipos de herbivoría más reconocidos en los 208 artículos analizados. El daño foliar, en la semilla y en el fruto son los tipos de herbivoría más frecuentes (N= 88, 14 y 6 estudios respectivamente)..... 35

Figura 4: Representación de las variables relacionadas con la fragmentación en los estudios revisados. Las variables más analizadas fueron el tamaño del parche, efecto borde y conectividad (N= 61, 46 y 27 estudios respectivamente). .....36

Figura 5: Ocurrencia de los términos “red planta-herbívoro”, “herbivoría”, “identidad de los herbívoros” y “fragmentación del hábitat” en la literatura publicada desde 1983 al 2020.....37

### Capitulo II

Figura 1: Curva de rarefacción de especies herbívoras, donde se muestra la cantidad de individuos colectados en los meses de muestreo en los años 2018-2019. ....140

Figura 2: Grafo bipartito que ilustra las interacciones entre plantas (especies arbóreas) y herbívoros del bosque fragmentado en la EBSD en la isla de Chiloé. En la izquierda se muestran

los nombres de los insectos herbívoros y a la derecha los nombres de las plantas consumidas.  
 .....150

Figura 3: Valores ajustados a cada modelo, versus los observados de la distribución de grados.

El eje x es el número de enlaces en un nodo y el eje y es la proporción de nodos que tienen a lo menos esa cantidad de enlaces. La línea verde muestra los valores observados, las líneas roja, celeste y morada muestran los valores ajustados para la distribución exponencial, ley de potencia y distribución truncada, respectivamente. ....151

Figura 4: Relación entre el tamaño de la red y la conectancia de 24 redes planta-herbívoro.

Valor de intervalo de confianza alfa: 0,5. La flecha señala el punto específico de los datos de esta investigación (Estación Biológica Senda Darwin). ....153

### Capitulo III

Figura 1: Curva de rarefacción de especies herbívoras donde en el eje X se muestra la cantidad de individuos colectados en los fragmentos de bosque y en eje Y se muestra la riqueza de especies acumulada. ....190

Figura 2: Curva de rarefacción de especies herbívoras donde en el eje X se muestra la cantidad de individuos colectados en el bosque continuo y en eje Y se muestra la riqueza de especies acumulada. ....191

Figura 3: Matriz de interacciones para la red planta-herbívoro en el bosque fragmentado. La intensidad del color refleja la frecuencia de cada interacción observada en terreno. ....192

Figura 4: Matriz de interacciones de la red planta-herbívoro en el bosque continuo. La intensidad del color refleja la frecuencia de cada interacción observada en terreno. ....193

Figura 5: Representación bipartita de la red planta-herbívoro el bosque fragmentado. En total, se grafican 70 interacciones entre insectos herbívoros (izquierda) y especies arbóreas (derecha). .....	194
Figura 6: Representación bipartita de la red planta-herbívoro en el bosque continuo. En total se grafican 82 interacciones entre plantas (derecha) y herbívoros (izquierda). .....	195
Figura 7: Grafico de cajas que muestra las diferencias entre las observaciones realizadas entre el bosque fragmentado y el bosque continuo y dentro de los grupos de cada ambiente. $R=0,372$ ; $p=0,0001$ . .....	199

#### Capitulo IV

Figura 1: Diagrama de ruta que explora los efectos de los factores que influyen en la herbivoría. Las flechas representan relaciones entre las variables. La sección en color rojo considera los factores descendentes (abundancia de los depredadores arácnidos en el control de la abundancia de herbívoros) y la sección en color azul considera los factores ascendentes (altura de los árboles y las defensas físicas: dureza y grosor foliar) que afectan el nivel de daño. ....	229
Figura 2: Diagrama de ruta para el modelo de ecuaciones estructurales por partes en el ambiente de fragmentos de bosque, que explora los efectos de los factores que influyen en la herbivoría en el bosque de la EBSD. Las flechas representan relaciones entre las variables y el número indica el valor relativo con que cada variable contribuye al modelo general. ....	239
Figura 3: Diagrama de ruta para el modelo de ecuaciones estructurales por partes en el ambiente de bosque continuo, que explora los efectos de los factores que influyen en la herbivoría en el bosque de la EBSD. Las flechas representan relaciones entre las variables y el número indica el valor relativo con que cada variable contribuye al modelo general. ....	240

## Índice de tablas

### Capítulo II

Tabla 1: Principales especies leñosas arbóreas del área estudio, listadas en orden alfabético. Es importante mencionar que estas especies no presentan una abundancia equitativa, siendo las especies <i>Drimys winteri</i> , <i>Tepualia stipularis</i> y <i>Eucryphia cordifolia</i> las más representativas. ....	134
Tabla 2: Detalle del orden y familia de los invertebrados herbívoros de la clase Insecta recolectados en las especies arbóreas del bosque siempreverde de estudio. Cuando no se logró identificar la especie, se llegó a género o familia, donde sp 1 y sp 2 hacen referencia a los morfotipos. ....	141
Tabla 3: Abundancia de las especies arbóreas en el área estudio mencionadas en la Tabla 1, donde se especifica que el número de individuos por especie no es equitativo. ....	143
Tabla 4: Matriz de interacciones para especies del bosque templado siempreverde de Chiloé, en la EBSD, una comunidad de plantas leñosas (P) y herbívoros foliares (HF) con P= 11 especies arbóreas leñosas (columnas) y HF= 29 especies y 2 morfoespecies de herbívoros foliares (filas) identificados en colectas de campo. Los números en las casillas indican la cantidad de veces que se observó la interacción de consumo. Riqueza de interacciones en el sistema estudiado= 124. Abundancia de interacciones = 532 interacciones totales observadas en el terreno. ....	145
Tabla 5: Análisis de selección de modelos con AIC descendiente. La primera columna muestra las medidas de criterios de información de Akaike (AIC). La segunda columna indica el mejor modelo de cada distribución que se seleccionó. ....	152

### Capítulo III

Tabla 1: Valores obtenidos de área, riqueza y abundancia de especies en el bosque fragmentado. .....	186
Tabla 2: Valores de área, riqueza y abundancia de especies en el los cuadrantes del bosque continuo. ....	188
Tabla 3: Resumen de los valores de los parámetros (anidamiento, conectancia y robustez) que caracterizan cada red planta-herbívoro en los fragmentos de bosque. ....	196
Tabla 4: Resumen de los valores de los parámetros (anidamiento, conectancia y robustez) que caracterizan cada red planta-herbívoro en los cuadrantes del bosque continuo. ....	197
Tabla 5: Resumen de valores de AICc para cada una de las propiedades de la red evaluadas en función del área y/o de la conectividad. ....	200

### Capítulo IV

Tabla 1: Principales especies leñosas arbóreas del área estudio en orden alfabético. Es importante mencionar que las especies muestreadas no presentaron una abundancia equitativa (número de individuos), siendo las especies <i>Drimys winteri</i> , <i>Tepualia stipularis</i> y <i>Eucryphia cordifolia</i> las más representativas. ....	230
Tabla 2: Sustento estadístico de las hipótesis mediante los valores de AICc en el ambiente de fragmentos de bosque. ....	241
Tabla 3: Sustento estadístico de las hipótesis mediante los valores de AICc en el ambiente de bosque continuo. ....	241

## Resumen

Esta tesis aborda las interacciones entre insectos herbívoros y plantas leñosas del bosque nativo templado de Chiloé (42° S) y sus complejas relaciones en ambientes fragmentados. El texto se compone de cuatro capítulos que abarcan análisis bibliográficos, redes tróficas y cuantificación y estudio de las variables que dan forma a la herbivoría. El capítulo I analiza e ilustra en detalle los estudios ecológicos que han incorporado conceptos como red planta-herbívoro, herbivoría, riqueza de herbívoros y fragmentación de hábitat. Tales publicaciones comunican la pobreza de análisis que consideren todas estas variables en su conjunto y, por tanto la necesidad de una investigación que integre estas perspectivas. La falta de antecedentes sobre las redes de interacción entre insectos herbívoros y plantas en Chile y, especialmente, en el bosque templado, hacen necesario abordar el problema desde una perspectiva descriptiva para caracterizar adecuadamente el sistema de estudio, con especial referencia a lo que ocurre en los paisajes de bosques fragmentados en la isla de Chiloé.

El capítulo II de esta tesis aborda un conjunto de preguntas relevantes para la interacción antagonista. La primera se relaciona con la organización y estructura de los conjuntos de especies interactuantes: ¿Cómo se organizan las interacciones planta-herbívoro?, ¿existen propiedades únicas en la estructura de las relaciones planta-animal en comparación a otras redes complejas de interacción?, y ¿de qué manera los niveles de generalización y especialización influyen en la organización de los ensambles de especies? Se ha descrito que gran parte de la estructuración de las comunidades locales de plantas y herbívoros difieren de su contraparte mutualista planta-polinizador, porque a diferencia de estos, los primeros poseen una estructura anidada y no modular (López-Carretero et al., 2014). En este capítulo II se aclara que la

estructura de la red antagonista no difiere en realidad de su contraparte mutualista, como estaba descrito (López-Carretero *et al.* 2014).

El Capítulo III presenta un análisis de la red planta-herbívoro propia del bosque templado ante un escenario de disrupción de la cobertura forestal y estudia en qué medida las propiedades de la red planta-herbívoro (riqueza y abundancia de especies, anidamiento, conectancia y robustez) son función del área y/o de la conectividad del paisaje. Esta aproximación conceptual, incorpora la perspectiva de los distintos organismos que viven en los paisajes fragmentados y las interacciones particulares que se establecen entre ellos, lo cual determina, fundamentalmente, la complejidad de la dinámica del paisaje. Se discute la necesidad de incrementar los estudios que consideren parámetros demográficos de los organismos herbívoros y las distintas interacciones de consumo que establecen a lo largo de sus ciclos de vida.

Por último, el capítulo IV discute la escala apropiada y relevante para el estudio de las interacciones planta-animal, enfocándose en la pregunta central: ¿qué información adicional obtenemos al desplazar nuestro foco de estudio desde la escala de una red a la escala de los procesos y patrones de consumo? Esto con el fin de conocer qué variables que afectan a la interacción de consumo son más relevantes cuando un sistema de estudio ha sufrido fragmentación y aislamiento en su hábitat boscoso. El efecto de la fragmentación de hábitat sobre los niveles de herbivoría constituye un tópico ecológico de gran relevancia, pero escasamente abordado en la literatura. Es necesario no sólo incrementar el número de estudios, sino realizar investigaciones que permitan comprender mejor la relación entre herbivoría y fragmentación de hábitats. En este capítulo se demuestra que los factores ascendentes desde el nivel de la vegetación (altura de la planta y defensas físicas) son los que tienen más relevancia

a la hora de determinar la herbivoría sufrida y los factores descendentes (abundancia de herbívoros y sus depredadores arácnidos) quedan relegados.

Considerando que las especies de plantas y herbívoros se encuentran embebidas en intrincadas redes de interacción que raramente constituyen cadenas lineales, el presente estudio de redes tróficas que involucra tanto a plantas y herbívoros como a sus enemigos naturales, nos ha permitido conocer los efectos indirectos (mediados por especies no involucradas directamente en la relación de consumo) y directos de la fragmentación sobre la herbivoría.

Globalmente, esta investigación aborda la mayoría de los conceptos relevantes en la ecología de las interacciones entre plantas y herbívoros (redes tróficas, riqueza y abundancia de plantas e insectos herbívoros, fragmentación de hábitats y patrones de consumo). Quedan otros tópicos importantes por abordar en el futuro (por ejemplo, de qué manera las variaciones de la herbivoría en ambientes fragmentados afectan la adecuación biológicas de las plantas), sin embargo, las preguntas consideradas a continuación son de suficiente amplitud y profundidad como para resumir en gran medida el conocimiento existente en bosques de Chiloé, así como identificar los vacíos por llenar en futuras investigaciones. Aún más importante como contribución de esta tesis, es su tema central en bosques de Chiloé, pues en Chile la mayoría de los estudios se han enfocado en el bosque Maulino (Simonetti et al., 2007) y en bosques de las cercanías de Osorno (Salgado-Luarte & Gianoli, 2010), y por tanto, una mirada desde un sistema insular, complementa las visiones con un enfoque comunitario.

## **Abstract**

This thesis addresses the processes of interaction between herbivorous insects and woody plants from the native forest of Chiloé and their complex relationships in fragmented forests. The text is made up of four chapters that cover bibliographic analysis, trophic networks and quantification and study of the variables that shape herbivory. The first chapter analyzes and illustrates studies incorporating concepts such as plant-herbivore network, herbivory, herbivore species richness, and habitat fragmentation. Such publications lack analyses grouping all these variables together and, therefore, there is a need for research integrating these perspectives. This poor background on the networks of interactions between herbivorous insects and plants in Chile and, especially, in the temperate forest, make it necessary to approach the problem from a descriptive perspective, to properly characterize the study system, with reference to what happens in landscapes covered by fragmented forest on Chiloé island.

Chapter II of this thesis addresses a set of questions relevant to antagonistic interaction. The first set relates to the organization and structure of the groups of interacting species. How are plant-herbivore interactions organized? are there unique properties in the structure of plant-animal relationships compared to other complex interaction networks? and how do levels of generalization and specialization influence the organization of species assemblages? It has been described that much of the structuring of local herbivorous plant communities differ from their plant-pollinator mutualist counterpart, which unlike the former, possess a nested and non-modular structure (López-Carretero et al., 2014). This chapter II clarifies that the structure of the antagonist network does not differ from its mutualistic counterpart as described (López-Carretero et al. 2014).

Chapter III presents an analysis of the plant-herbivore network of the forest in the face of a scenario of disruption of forest cover and studies in which measure the properties of the plant-herbivore network (species richness and abundance, nesting, connectance, and robustness) are a function of the area and the environment connectivity. This conceptual approach incorporates the perspective of the different organisms that live in fragmented landscapes and the interactions between them, which fundamentally determines the complexity of the dynamics of the landscape. It discusses the need to increase studies that consider demographic parameters of herbivorous organisms and the different consumption interactions established throughout their life cycles.

Finally, Chapter IV discusses the appropriate and relevant scale for the study of plant-animal interactions, focusing on the central question: what additional information do we obtain by shifting our focus of study from a network scale to a scale of processes and consumption patterns? This in order to know which variables that affect the interaction of consumption are more relevant in a study system that has suffered fragmentation and isolation in its forest habitat. The effect of habitat fragmentation on herbivory levels is a topic of great ecological relevance but scarcely represented in the literature. It is necessary to increase the number of studies and carry out research that allows a better understanding of the relationship between herbivory and habitat fragmentation. This chapter shows that the bottom-up factors (height of the plant and physical defenses) have more relevance when determining the herbivory suffered, and the top-down factors (abundance of herbivores and their arachnid predators) are relegated.

Considering that plant and herbivore species are embedded in intricate networks of interaction that rarely constitute linear chains, the present study of food webs involving both plants and herbivores and their natural enemies have allowed us to evaluate the indirect effects (mediated

by species not directly involved in the consumption relationship) and direct from fragmentation on herbivory.

Globally, this research addresses most of the relevant concepts in the ecology of the interaction between plants and herbivores (trophic webs, richness and abundance of herbivorous plants and insects, fragmentation of habitats, and consumption patterns). There are other important topics to be developed in the future (for example, how variations in herbivory in fragmented environments affect the fitness of plants); however, the questions covered below are of sufficient breadth and depth to represent to a large extent the existing knowledge in forests of Chiloé, as well as to identify gaps to be filled in future research. Even more important is the contribution of this thesis because in Chile, the studies have focused on the Maulino forest (Simonetti et al., 2007) and the forest near Osorno (Salgado-Luarte & Gianoli, 2010), and therefore, a look from an island system, complements the visions with a community approach.

## **Introducción**

### Redes de interacciones bióticas

Las redes de interacciones ecológicas son representaciones de la complejidad de la vida y muestran uno de los componentes claves de la diversidad biológica (Bascompte, 2010). Una red biótica puede ser representada por un objeto matemático denominado grafo, el cual contiene nodos y vértices (o conexiones entre los nodos), los nodos pueden ser especies, gremios, grupos funcionales, o comunidades y las interacciones pueden tomar muchas formas (polinización, frugivoría, depredación y herbivoría, entre otras) (Jordano et al., 2002; Ramos-Jiliberto et al., 2009; Smith-Ramírez et al., 2014; Valladares et al., 2012). Los enlaces (o conexiones) en una red de interacciones se definen mediante vectores en una matriz de interacción. La medida más simple de la fuerza del enlace entre especies o nodos en la red es simplemente la frecuencia de co-ocurrencia (datos de presencia / ausencia) de pares de especies dentro de un mismo ambiente o parche (Thompson et al., 2012). Las redes de interacción pueden ser descritas por sus patrones estructurales (geométricos) y los principales parámetros que las describen son la diversidad a nivel de especie, distribución de grado y estructura. Estos índices describen, respectivamente, el número total de especies, el número total de interacciones reales y en un nivel más profundo parámetros como la modularidad y el anidamiento, que se centran no tanto en la cantidad de interacciones que tiene un nodo, sino más bien en la forma como éste interactúa con otros nodos de la red (Bascompte, 2010).

### Redes de interacción planta-herbívoro

Las redes de interacciones entre plantas y animales pueden representar el 75% de la biodiversidad terrestre a escala global, donde gran parte de las especies son especialistas y una gran proporción de ellas son herbívoros (Price, 2002). Las interacciones entre plantas y animales donde los animales consumen tejido o fluido de las plantas, con repercusiones negativas para estas últimas, se denominan herbivoría (Crawley, 1989, 1997). La herbivoría representa el primer eslabón de las cadenas tróficas, determinando la cantidad de energía y nutrientes que se transfiere desde los niveles tróficos basales hacia los superiores (Cebrian, 2004). Estos procesos influyen en el reciclaje y la descomposición de nutrientes debido a que el daño provocado por los herbívoros, así como los desechos que éstos generan, pueden acelerar los procesos de descomposición y transferencia de materia orgánica, permitiendo que las plantas y descomponedores dispongan de nutrientes para su crecimiento (Metcalfé et al., 2014).

Entre los invertebrados, las especies herbívoras más comunes pertenecen a la clase Insecta, (Peña, 1996) y los modos de consumo definen al gremio al que pertenecen, los cuales pueden dividirse en defoliadores, agalladores, minadores, succionadores, depredadores de semillas y florívoros (Del-Val & Boege, 2012). De todos los modos de alimentación citados, la herbivoría por defoliación y agallación son los más comúnmente estudiadas porque es posible medir la cantidad de tejido vegetal removido (Coley & Barone, 1996) y relacionar las pérdidas de masa con las respuestas adaptativas o adecuación de las plantas (Salgado-Luarte & Gianoli, 2011). En consideración a esto, cuando nos refiramos a herbivoría en esta investigación nos centraremos en estos dos modos de consumo.

La pérdida de masa de tejidos de la planta, frecuentemente, trae repercusiones negativas o fatales para el desempeño y la adecuación de las plantas (Chacón & Armesto, 2006). En el largo plazo,

la herbivoría acumulada puede influir en el patrón de distribución espacial (Salgado-Luarte & Gianoli, 2011) y en la composición de especies arbóreas en un paisaje forestal (Crawley, 1997; Janzen, 1970), alterando la estructura y dinámica de las comunidades, con efectos sobre la riqueza y abundancia de las especies (Edwards & Crawley, 1999). Además, se debe considerar que en un determinado paisaje forestado la herbivoría puede ser modificada a través de cambios del mismo paisaje, como por ejemplo, efectos de la fragmentación y área de los hábitats sobre la diversidad de plantas e insectos (Valladares et al., 2012) y el impacto de la fragmentación sobre las redes de interacción entre plantas y herbívoros, que es el foco principal de este proyecto.

#### Fragmentación de hábitats

Los ecosistemas del planeta están perdiendo biodiversidad a un ritmo acelerado, principalmente debido al cambio antropogénico de uso del suelo, y una variedad de procesos asociados, incluyendo deforestación, intensificación agrícola, contaminación, urbanización, cambio climático y fragmentación del hábitat (Dirzo & Raven, 2003; Fahrig, 2003; Vitousek et al., 1997). La fragmentación de hábitats es un componente relevante del cambio global acelerado por los seres humanos (Vitousek, 1994) con un gran impacto en los paisajes forestados de América del Sur, entre los cuales se documentan grandes efectos en Chile (Lara et al., 2012). El impacto de la fragmentación puede causar alteraciones de la diversidad y de las redes de interacciones ecológicas y afectar los beneficios que proporcionan los ecosistemas a la sociedad (por ejemplo, beneficios como polinización en redes mutualistas o control biológico en redes tróficas) (Del-Val & Boege, 2012). Muchas veces los impactos de la fragmentación de hábitats sobre la estructura y composición de comunidades en los fragmentos no son percibidos

fácilmente, especialmente desde una escala de paisaje, y permanecen invisibles hasta que los hábitats han sido fuertemente degradados. Más aún, los impactos de estos procesos en las redes de interacciones, donde participan múltiples especies en las comunidades, todavía son aun escasamente entendidos (Hagen et al., 2012). Las redes de interacción no han sido descritas de manera completa y los efectos de la fragmentación y degradación del ambiente pueden variar en función de la escala temporal y espacial (Evans et al., 2017) y del nivel de los impactos (Fahrig, 2017).

La fragmentación de hábitats se define aquí como un proceso en el cual "un gran hábitat continuo es transformado en una serie de parches más pequeños, separados unos de otros por una matriz de hábitats diferentes del original" (Fahrig, 2003). Una propiedad estructural del paisaje fragmentado que reviste gran importancia en ecología de la conservación es la posible presencia de corredores o "conectores" de hábitat, los cuales facilitan el movimiento de organismos entre fragmentos a través de la matriz homogénea, promoviendo la conectividad biótica (López-Barrera, 2004). La matriz de ambientes que rodea los fragmentos influye en la estructura y dinámica de los hábitats remanentes en el paisaje (López-Barrera, 2004), y sus efectos pueden propagarse a través de interacciones mutualistas y antagonistas (Diekötter et al., 2007), y por tanto la conectividad restante determina la dispersión de organismos y tasas de mortalidad y demografía asociadas (Hagen et al., 2012), causando cambios en la riqueza de especies dentro del paisaje modificado (Diekötter et al., 2007).

En el bosque templado del sur de Chile, desde 35 a 45° S, la mayoría de los estudios sobre fragmentación de hábitats han evaluado los efectos del tamaño de los parches de bosque remanentes sobre la diversidad de especies de organismos y sus impactos sobre las relaciones

entre especies a través de interacciones positivas (polinización y dispersión de semillas) (Aizen et al., 2002; Amico & Aizen, 2005; De Santo et al., 2002; Ramos-Jiliberto et al., 2009; Smith-Ramírez et al., 2014; Smith-Ramírez & Armesto, 1998; Willson et al., 1994). En contraste, interacciones antagónicas como la herbivoría han sido estudiadas sólo con un foco en especies particulares, y no se han investigado posibles vínculos entre la estructura de redes comunitarias y la fragmentación o pérdida de biodiversidad en los fragmentos de bosques (Chacón & Armesto, 2006; Del-Val & Armesto, 2010; Figueroa & Castro, 2000; Salgado-Luarte & Gianoli, 2010, 2011, 2012). Escasos estudios proveen datos sobre la riqueza de especies de insectos asociados a la flora arbórea en la isla de Chiloé y su variación espacial y temporal, también se desconoce la magnitud de los daños que estos causan a la vegetación o sus efectos a nivel del ecosistema (Aguayo et al., 2008; Angulo et al., 2004; Ashworth & Hoganson, 1987; Brebi et al., 2011; Zavala et al., 2011). Muchas veces, las investigaciones que han buscado identificar los insectos herbívoros y sus plantas hospederas han carecido de precisión para definir las interacciones entre especies y las técnicas de muestreo de insectos y plantas han sido cuestionables, debido a que a menudo los insectos colectados no están tróficamente asociados con las plantas sobre las que se describen (Ashworth & Hoganson, 1987). Además, es necesario identificar los organismos al mejor nivel de resolución taxonómica, registrar sus variaciones temporales y espaciales en ambientes fragmentados para, así, dar a conocer la identidad de las especies herbívoras y definir sus plantas vinculantes en el ecosistema de estudio.

## Fronteras

El trabajo orientado a entender los procesos y factores que controlan las interacciones planta-herbívoro proporciona una posibilidad de abordar preguntas amplias (Fischer & Lindenmayer,

2007). De este modo, el estudio de las interacciones bióticas y sus respuestas a la fragmentación requiere ir más allá de los descriptores de la comunidad biológica, el foco común de estudio en ecología (riqueza y abundancia de especies), ya que no integran el funcionamiento de los ecosistemas (Tylianakis et al., 2007). En este contexto, es difícil responder a la pregunta: ¿Cómo la matriz de interacción entre plantas e insectos herbívoros es modificada por la fragmentación del hábitat? Tal pregunta ha sido abordada hasta ahora principalmente en bosques tropicales, y sistemas experimentales con especies de cultivo (Cameron et al., 2019; Golden & Crist, 1999; Grez & Galetto, 2011). En regiones donde la cobertura de bosques se ha reducido fuertemente por acción humana en tiempos recientes, como es el caso del bosque templado lluvioso del sur de Chile (Lara et al., 2012), la información disponible respecto a los efectos de la fragmentación de hábitat y sus repercusiones para la interacción planta-herbívoro es aún insuficiente para lograr una comprensión de los impactos antropogénicos sobre la resiliencia del ecosistema frente a los cambios del paisaje (Armesto et al., 2009).

## **Objetivos e hipótesis generales**

El objetivo principal de esta tesis es describir la interacción planta-herbívoro bajo las aristas de red trófica, modificación debido a la fragmentación del hábitat y descripción de los patrones de consumo en el bosque nativo fragmentado de Chiloé. Sin embargo, se hace necesario comenzar esta investigación describiendo el estado del arte de este tópico en la literatura, donde se ejemplifique ¿cuál es la situación actual de los estudios en esta área disciplina y en diferentes regiones geográficas?

De este modo, los objetivos específicos del trabajo se enmarcan de la siguiente manera:

Objetivo específico del capítulo I: Conocer el estado del arte de la investigación enfocada en la interacción planta-herbívoro, en cuanto a la descripción de la red trófica y de sus especies interactuantes, el nivel de herbivoría que registran, así como del ambiente fragmentado en el que habitan.

Objetivo específico del capítulo II: Usar una aproximación de redes para estudiar la interacción planta herbívoro en el bosque templado de Chiloé, describiendo las formas de interacción entre las especies interactuantes considerando su nivel de abundancia y riqueza.

Objetivo específico del capítulo III: Estudiar en qué medida las propiedades de la red planta-herbívoro (riqueza y abundancia de especies, anidamiento, conectividad y robustez) son función del área y/o de la conectividad del ambiente en particular.

Objetivo específico del capítulo IV: Identificar de qué manera las variables que afectan a la herbivoría se relacionan en su conjunto, específicamente evaluando los factores descendentes

(abundancia de depredadores arácnidos y abundancia de insectos herbívoros), ascendentes (altura de los árboles y defensas físicas -dureza y grosor foliar-) y ambos en su conjunto.

Los capítulos del I al III proponen enfoques exploratorios y por ello no presentan hipótesis pero si preguntas específicas, mientras que el capítulo IV supone 3 hipótesis de trabajo a evaluar en un ambiente de fragmentos de bosque y en un ambiente de bosque continuo.

Hipótesis del capítulo IV:

La primera hipótesis sostiene que los factores con mayor influencia en los niveles de herbivoría son la abundancia de depredadores arácnidos y, por tanto, también la abundancia de herbívoros (efectos descendente). La segunda hipótesis sostiene que los factores con mayor influencia en la herbivoría son las propiedades inherentes de las plantas como son la altura y sus defensas físicas (dureza y grosor foliar) (efectos ascendentes). Finalmente, la tercera hipótesis sostiene que la herbivoría es afectada tanto por los factores ascendentes y descendentes a la vez.

## **Capítulo I : Redes planta-herbívoro en ecosistemas fragmentados.**

### Resumen

Las interacciones planta insecto son fundamentales en la dinámica de ciclado de nutrientes en los ecosistemas. Sin embargo, el número de estudios acerca de redes de herbivoría por insectos es aparentemente limitado y se desconoce el impacto de distintos efectos ecológicos como la fragmentación de hábitat, sobre su estructura y funcionamiento. Por ello, se realizó una revisión sistemática de artículos científicos en fuentes como Google académico, Web of Science, Science Direct y Wiley Online Library para los años entre 1970 al 2020. Se identificaron 208 artículos que mencionaban las variables de redes planta-herbívoro, herbivoría, identidad de especies herbívoras y fragmentación de hábitat, incluyendo estudios publicados en 39 países que representaban 12 biomas terrestres. Entre estos 208 estudios, menos del 50% incluyó las variables herbivoría, identidad de especies herbívoras y fragmentación de hábitat en su conjunto, y sólo un 14% incorporó la variable red planta-herbívoro. Sorprendentemente, no se encontraron estudios que evaluaran la red planta-herbívoro, la herbivoría -mediada por insectos-, la identidad de insectos herbívoros y la fragmentación de hábitats en su conjunto. Se concluye que, a pesar del gran número de estudios revisados, estos no permiten comprender procesos generales del ecosistema, por tanto, son necesarios estudios más detallados que incluyan las variables de interacción en su conjunto en ecosistemas menos representados, como, por ejemplo, los bosques templados, para así, entender las consecuencias de las pérdidas de hábitat en regiones que han sido afectados por procesos de cambio global.

Palabras claves

Redes planta–herbívoro, herbivoría, identidad de especies herbívoras, fragmentación de hábitat.

## Introducción

Se ha propuesto la descripción de las redes de interacción ecológica como una forma ideal de evaluar los efectos de la creciente fragmentación de los ecosistemas naturales y como un complemento necesario para el establecimiento de áreas protegidas para la conservación de la biodiversidad (Boitani et al., 2007). Los estudios de las interacciones de consumo que identifican las especies interactuantes resultan complementarios e indispensables para obtener una visión completa de las tramas tróficas de los ecosistemas, pues aumentan la información referente a los hábitos alimenticios que pueden ser diurnos o nocturnos, sus variaciones espaciales y temporales de abundancia, coincidencias con el periodo de brote foliar, sus orígenes biogeográficos y/o el estado de conservación (Del-Val & Boege, 2012).

Comprender la organización de las comunidades ecológicas y cómo las especies individuales influyen en la estructura y dinámica de la comunidad han sido asuntos centrales de discusión en la ecología, más aún, cuando los ambientes naturales actuales enfrentan amenazas globales asociadas al cambio climático, cambio de uso del suelo, especies invasoras, contaminación química y explotación de especies (Sala et al., 2000; Vitousek et al., 1997). Estos problemas generalizados en el planeta se traducen en la actual extinción masiva de especies (Ceballos et al., 2010; Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, 2019) y es una de las mayores preocupaciones para la conservación de la biodiversidad global de plantas e insectos (Rockström et al., 2009; Sala et al., 2000; Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019).

En parte por esta razón, es que la ecología se ha movido desde enfoques poblacionales específicos hacia enfoques más holísticos, que no sólo consideran en su conjunto todas las

especies en un ecosistema, sino que consideran también en particular la red de interacciones entre ellas (Bascompte, 2009). El enfoque de redes de interacción entre plantas y animales ha llevado a una mejor comprensión de las propiedades estructurales de los sistemas ecológicos (López-Carretero et al., 2014). Un enfoque complementario es el reconocimiento creciente de la importancia de los rasgos y comportamientos de las especies individuales que integran la red. Esta medida abarca y complementa las evaluaciones habituales en ecología comunitaria, además de identificar las especies que se presentan en el área local, el conocimiento de sus interacciones es una capa adicional de información con la que explorar la complejidad ecosistémica (Delmas et al., 2019). Por lo tanto, las futuras investigaciones sobre redes entre plantas y animales en ambientes fragmentados deben ir más allá de la cuantificación de sus especies interactuantes para comenzar a explorar por ejemplo, cuestiones ecológicas más generales relacionadas con teorías sobre procesos y mecanismos de interacción y flujos de energía y cambios de diversidad a través de la cadena trófica (Coley et al., 1985).

Las interacciones planta-herbívoro constituyen procesos claves del ecosistema ya que el consumo de herbívoros determina trayectorias evolutivas y co-evolutivas, afecta la capacidad competitiva de las plantas, el ciclo de carbono, la producción de biomasa, y la transferencia de energía entre niveles tróficos (Cebrian, 2004; Metcalfe et al., 2014). Entre los herbívoros, los insectos son el grupo más diverso y abundante en los ecosistemas terrestres y pueden consumir todo tipo de órganos y tejidos vegetales, afectando así el crecimiento y la reproducción de las plantas (Del-Val & Boege, 2012). A nivel comunitario, los insectos herbívoros regulan la diversidad de las plantas y la estructura de la comunidad a través de su impacto selectivo sobre los balances competitivos entre las especies de plantas (Hulme, 1996) y la evolución de las especies en los ecosistemas. Por lo tanto, cualquier cambio en la comunidad de herbívoros como

consecuencia de procesos antropogénicos como la fragmentación del hábitat, puede desencadenar alteraciones y desbalances en la estructura de la comunidad vegetal y las funciones del ecosistema (Maguire et al., 2015).

Los estudios de redes de interacciones entre plantas y herbívoros han descubierto importantes generalidades en la estructura de las comunidades, lo que ha mejorado nuestra comprensión de los factores subyacentes a dicha estructura (Ings et al., 2009). Sin embargo, aún no está claro cómo los cambios en las propiedades estructurales de las redes de interacciones planta-herbívoro se relacionan con el impacto de la herbivoría sobre el ensamble de plantas. Una limitante clave es la falta de información sobre la relación entre las propiedades estructurales de la red y la herbivoría, es decir la variación del daño producido en las plantas a nivel intraespecífico, interespecífico y ontogenético (Martinson & Fagan, 2014).

Considerando que las especies se encuentran embebidas en intrincadas redes de interacciones que rara vez se presentan como cadenas lineales, el estudio de redes tróficas que involucre tanto a plantas como herbívoros, junto a sus enemigos naturales, permitiría evaluar el papel de los efectos indirectos (mediados por especies no involucradas directamente en la relación de consumo), tal como el impacto de la fragmentación de hábitats sobre las redes de herbivoría (Tylianakis et al., 2008).

Si bien se ha documentado el daño que los insectos causan a las plantas en un contexto de fragmentación del hábitat (De Carvalho et al., 2014), no se tiene conocimiento si se ha tenido en cuenta simultáneamente la riqueza de los insectos herbívoros que provocan el daño y la estructura de la red planta-herbívoro y sus propiedades, por lo que se estima que se está

representando un solo aspecto de la visualización de los efectos de la fragmentación del hábitat en los ecosistemas (Martinson & Fagan, 2014).

Hay tres razones por las que las redes planta-herbívoro, junto al estudio de las interacciones de consumo que las definen, son interesantes. En primer lugar, una descripción de las características de la red planta-herbívoro junto con la cuantificación del consumo asociado, tiene un valor intrínseco, independiente de los factores que los producen. La descripción ofrecería una guía de las características que deben incorporarse a los modelos de ecosistemas que son cada vez más importantes en la comprensión de los problemas aplicados y teóricos en la ecología. En segundo lugar, esta descripción de los patrones de redes de consumo es fundamental para evaluar los procesos que definen los ecosistemas, tales como, descomposición y ciclos de nutrientes. Por último, la estructura de una red de consumo afecta críticamente las funciones del ecosistema al que pertenece y el conocimiento de las tasas de consumo de sus especies interactuantes ayuda a estimar la “salud” del hábitat en sentido amplio (Pimm, 1982).

La resiliencia de un ecosistema frente a perturbaciones es un ejemplo de una función que depende del diseño de la red trófica. Al igual que en otras áreas de la biología, la estructura y la función están íntimamente relacionadas (Pimm, 1982). Si bien la escasa evidencia reciente sugiere una estructura invariante de red planta-herbívoro, a pesar de las diferencias en el grado de herbivoría, hasta donde sabemos ningún estudio ha evaluado en conjunto si la relación entre la estructura de la red y los niveles de herbivoría cambian con la fragmentación del hábitat (Medel et al., 2009). En particular, aquellas redes que comprenden plantas e insectos herbívoros que se alimentan del follaje, poseen variabilidad espacial, donde la actividad de forrajeo es un aspecto clave a analizar, ya que la presencia y distribución de las plantas y los patrones de

consumo de los insectos juegan un papel sustancial en la dinámica de las interacciones (Benítez-Malvido & Dáttilo, 2015).

Sobre esta base, este capítulo abordará las siguientes preguntas:

- ¿Existe información publicada que vincule estudios de red planta-herbívoro con el conocimiento de patrones de herbivoría a nivel comunitario?
- ¿ Los estudios de herbivoría identifican y dan a conocer a los herbívoros que producen el daño?
- ¿Qué tipos de herbivoría son descritos más frecuentemente en la literatura ecológica en ambientes terrestres?
- ¿Cuáles son los biomas terrestres más representados en el estudio de interacciones antagonistas en ambientes fragmentados?
- ¿Qué tipo de variables de la fragmentación de hábitats han sido más analizados cuando se aborda este tópico?
- ¿Cómo cambian en el tiempo los estudio de la red planta-herbívoro, nivel de herbivoría, identidad de las especies herbívoras y fragmentación del hábitat?

Mediante este enfoque, se espera analizar en qué medida las redes tróficas y el estudio de la herbivoría en ambientes fragmentados en su conjunto, proporcionarían un punto de partida para comprender aspectos críticos de la biodiversidad y de la función del ecosistema.

## Metodología

Para abordar el problema de manera amplia, como un marco de referencia al estudio de herbivoría en el bosque de Chiloé, se llevó a cabo una búsqueda bibliográfica utilizando combinaciones de palabras clave en cuatro bases de datos en línea: Google académico, Web of Science, Science Direct y Wiley Online Library. La búsqueda incluyó artículos publicados entre 1970 y 2020 (rango de tiempo analizado debido a la disponibilidad de artículos científicos y material suplementario accesible).

Se utilizó una combinación de palabras claves que describían los patrones de herbivoría por insectos en ambientes de bosques fragmentados, las cuales fueron:

"Plant-herbivore network, herbivore matrix, antagonistic interaction, herbivorous insects, invertebrate herbivores, herbivorous, herbivore identity, herbivory index, herbivory rate, herbivory, defoliation, defoliators, suction, phytophages, galls, gall-making insects, gutters, leaf miners, florivory, florivores, damage quantification, forest, tropical forest, temperate forest, scrubland, habitat fragmentation, habitat loss, forest loss, forest fragments, patch size, connectivity, patch proportion, edge effect, isolation, matrix, deforestation, climate change drivers, area loss, herbivore richness"

Esta combinación de términos permitió incluir publicaciones que analizan las variables de respuesta evaluadas aquí: interacción de herbivoría, tipo de herbivoría, identidad de los herbívoros, configuración de la red planta-herbívoro, posibles efectos de fragmentación de hábitat y tipo de hábitat o ambiente focal (en el caso de no ser el bosque el foco de interés).

## Resultados

Se revisó un total de 208 estudios, de los cuales menos del 50% incluyó las variables herbivoría, identidad de los herbívoros y fragmentación del hábitat en su conjunto analizado y solo un 14% incorporó la noción de “red planta-herbívoro”. Es sorprendente que no se encontraron estudios que evaluaran en conjunto la red planta-herbívoro, la herbivoría -mediada por insectos-, la identidad de insectos herbívoros y la fragmentación de hábitats. Fue posible identificar a la vez 18 estudios que describían procesos y patrones de herbivoría, pero que no estudiaron ni cuantificaron las variables claves que fueron objeto de este análisis (Figura 1).

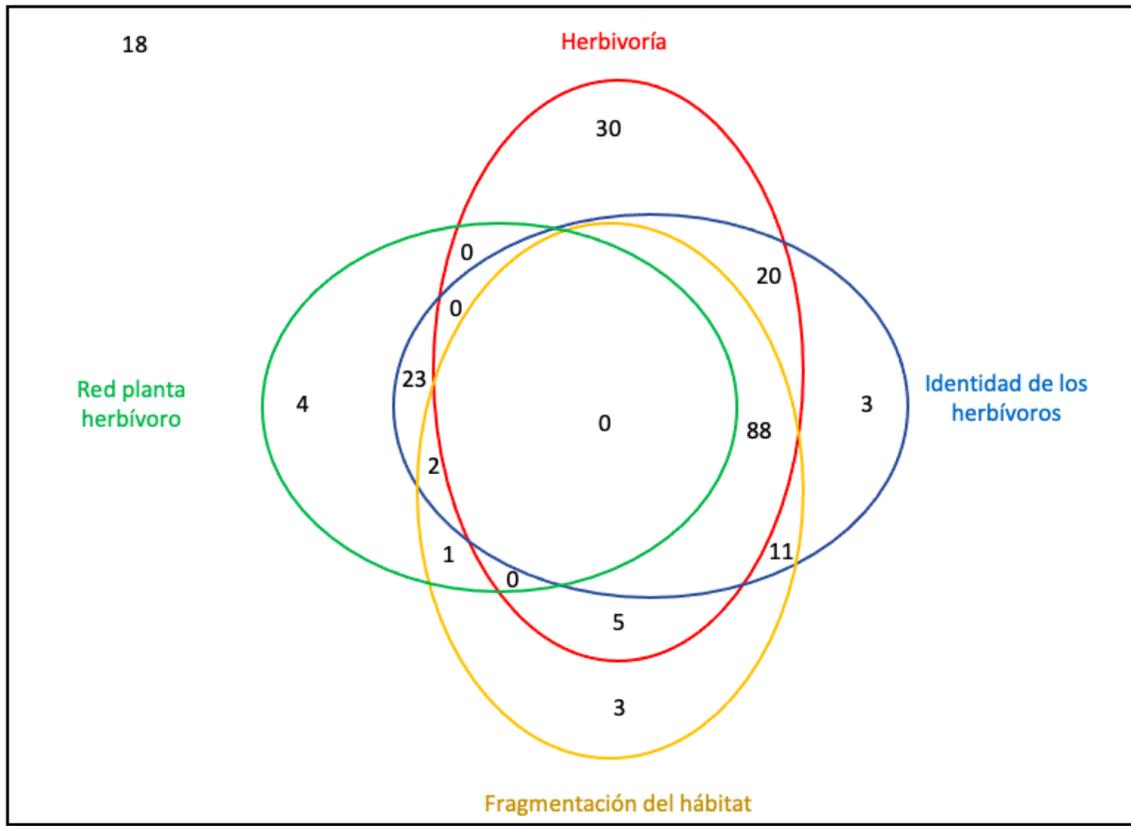


Figura 1: Diagrama de Venn que ilustra las combinaciones de variables claves estudiadas y su representación en un universo de 208 artículos científicos. Los números en las zonas de intersección representan los casos de estudio que analizaron los temas cruzados.

El conjunto de datos completo cubrió estudios en 12 biomas (ecorregiones terrestres) siguiendo a Olson (Olson et al., 2001), donde los más representados fueron el bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas, el bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas y el bosque seco tropical y subtropical de hojas anchas (Figura 2).

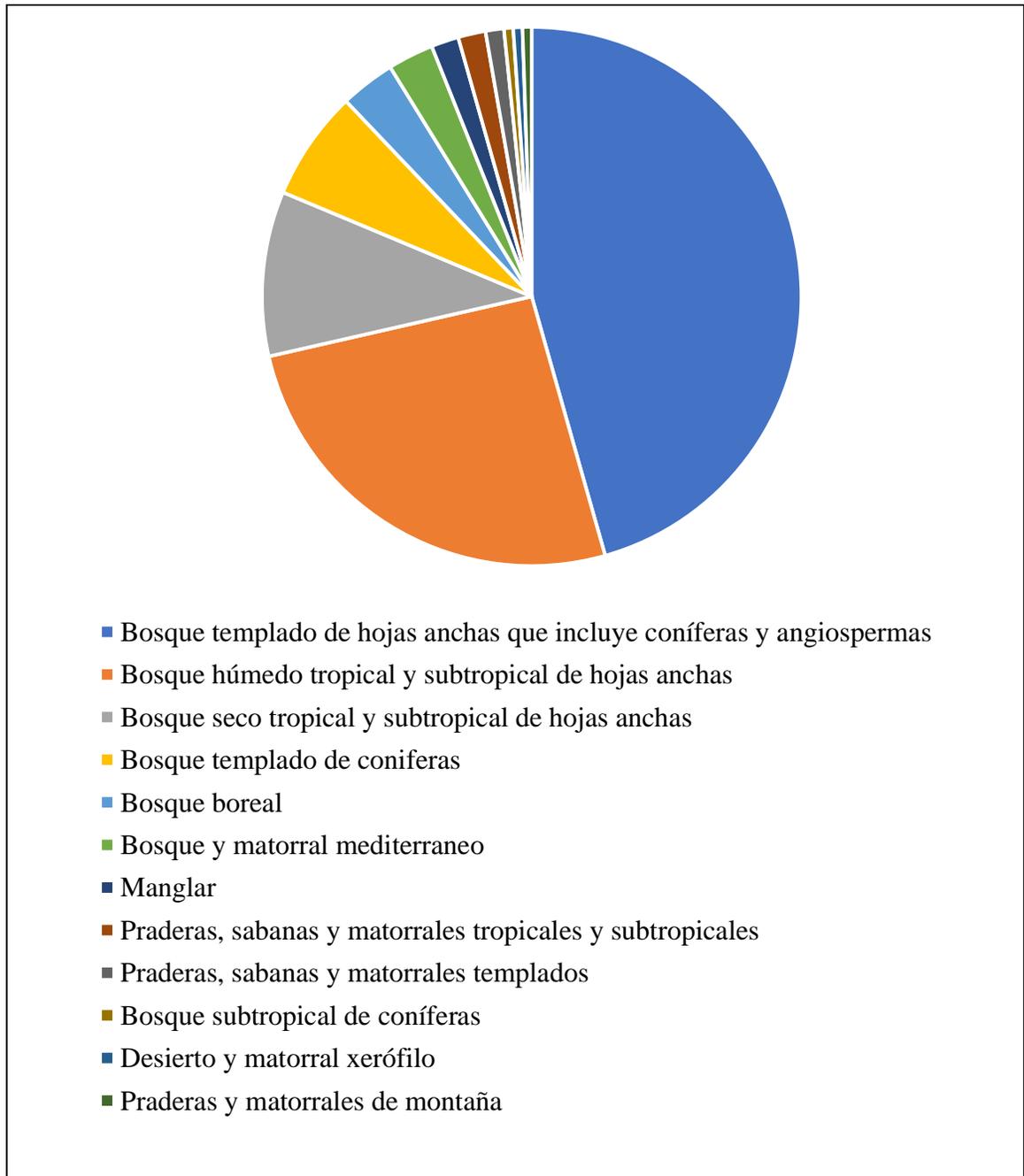


Figura 2: Representación de los diferentes biomas estudiados en las publicaciones analizadas. La mayor representación incluye el bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas, el bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas y el bosque seco tropical y subtropical de hojas anchas ( N= 83, 47 y 18 respectivamente).

Hubo algunos sesgos en los criterios de selección de los estudios por bioma o hábitat de acuerdo con el modo de herbivoría estudiada. El daño foliar fue el modo de consumo más frecuentemente evaluado, seguido por el daño en la semilla y el daño en el fruto (Figura 3). Dentro de las categorías de daño foliar, la defoliación fue la más representativa con 58 estudios, seguida por los efectos de minadores, agalladores, el daño en el brote y los succionadores con un número de estudios menores (resultados no mostrados).

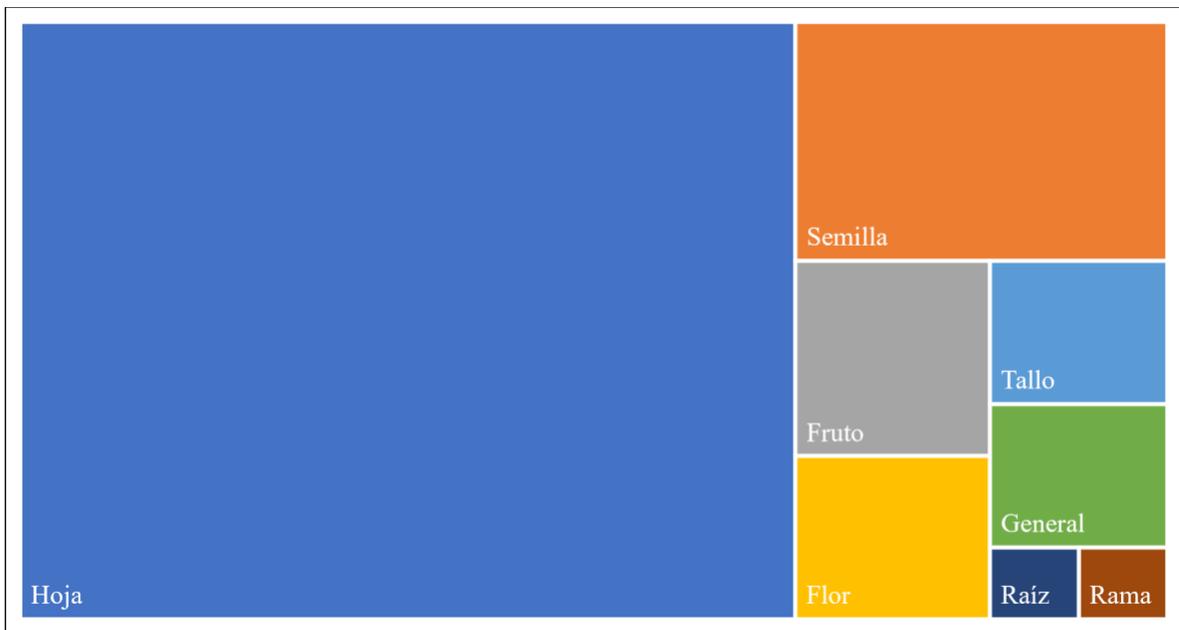


Figura 3: Representación de los tipos de herbivoría más reconocidos en los 208 artículos analizados. El daño foliar, en la semilla y en el fruto son los tipos de herbivoría más frecuentes (N= 88, 14 y 6 estudios respectivamente).

Las variables de paisaje relacionadas con el proceso de fragmentación, representadas en los estudios revisados incluyen tamaño del parche y destacan también efecto borde y conectividad (Figura 4).

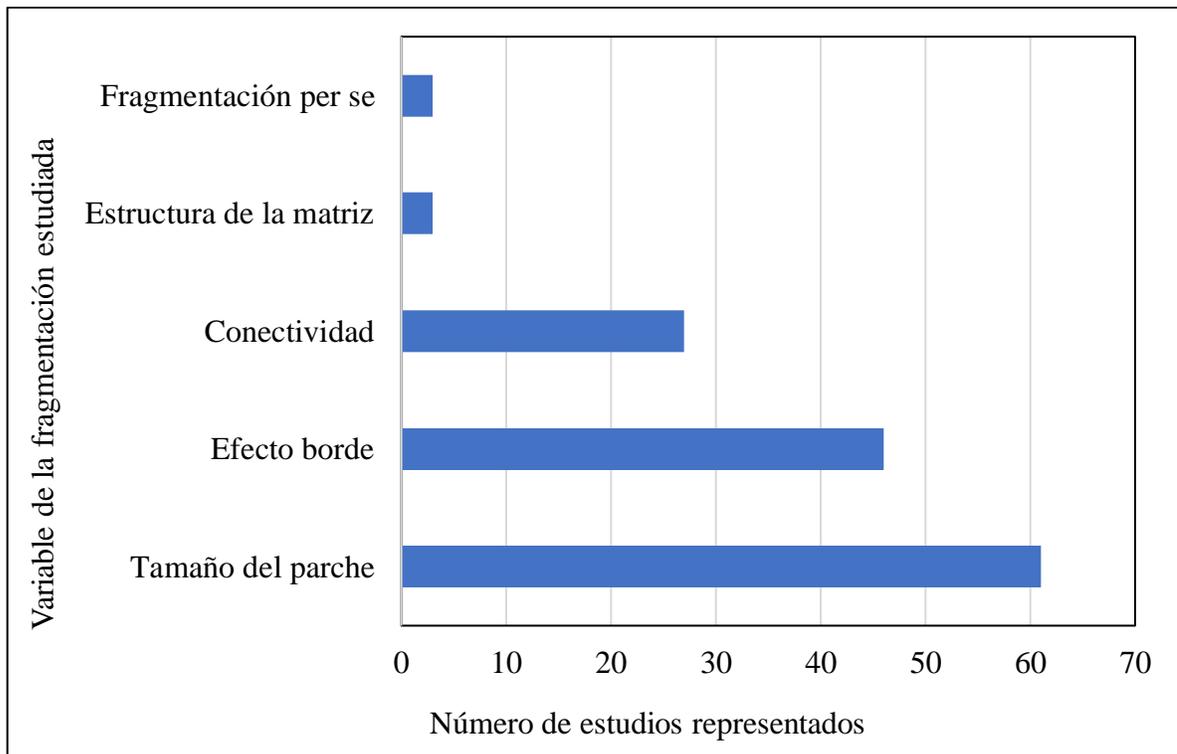


Figura 4: Representación de las variables relacionadas con la fragmentación en los estudios revisados. Las variables más analizadas fueron el tamaño del parche, efecto borde y conectividad (N= 61, 46 y 27 estudios respectivamente).

La representación de las de publicaciones que contenían los términos “red planta-herbívoro”, “herbivoría” (referida a estudios que consideran modos de consumo), “identidad de los herbívoros” y “fragmentación del hábitat”, varió a lo largo de los años analizados, siendo el estudio de la identidad de los herbívoros el más frecuente en el tiempo en todos los años, desde 1983 a 2020 (Figura 5). Los estudios anteriores al año 1983 pertenecen a artículos que describen procesos y patrones de herbivoría, pero no estudiaron ni cuantificaron las variables claves que fueron objeto de este análisis.

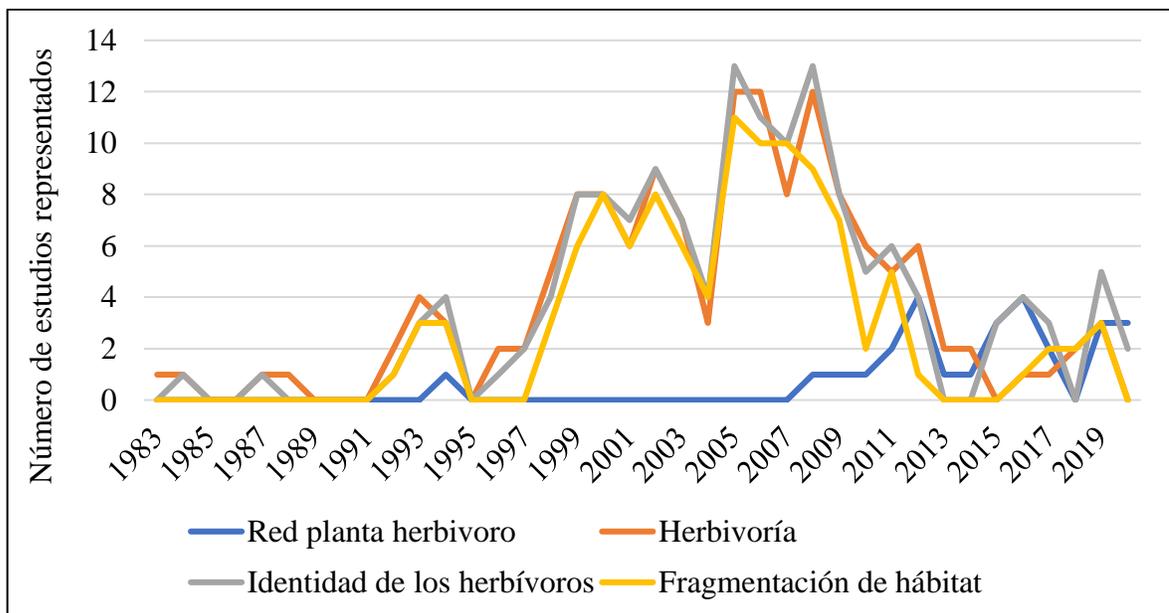


Figura 5: Ocurrencia de los términos “red planta-herbívoro”, “herbivoría”, “identidad de los herbívoros” y “fragmentación del hábitat” en la literatura publicada desde 1983 al 2020.

## Discusión

Las redes de interacciones planta-herbívoro son una herramienta valiosa para el estudio ecológico de mosaicos heterogéneos de hábitats, debido a que determinan las tendencias de las especies a interactuar entre sí. A su vez, permiten comprender como una combinación de factores que incluyen los ciclos de vida y tolerancias específicas, limitan ciertas especies a algunos hábitats particulares (Bascompte, 2009).

Concebir los roles ecológicos de las especies en las redes, a escala de paisaje, mejora nuestra percepción de la importancia relativa de las especies y nos permite conocer como los servicios ecosistémicos estarían más o menos regulados en el tiempo y el espacio, a través de hábitats diversos e interconectados. Una mejor comprensión del paisaje y su biodiversidad nos ayudaría también a establecer mejores relaciones con otras variables como la introducción de especies, las cuales podrían tener efectos de largo alcance tanto en la ecología de la conservación como en las prácticas de restauración ecológica (Hackett et al., 2019).

Este estudio nos permitió analizar lo que sabemos sobre la vinculación de las variables más relevantes, cuando se describen redes planta-herbívoro en ambientes fragmentados, procesos de herbivoría por insectos e identificar aquellos aspectos que quedan por investigar.

En este esfuerzo, hemos explorado los resultados en diversos estudios de herbivoría y hemos demostrado que la cantidad de estudios que examinan el impacto de la fragmentación a niveles de especies particulares y la estructura de la red planta-herbívoro son escasos, lo que implica que nuestra comprensión del impacto de la fragmentación de hábitats sobre las redes planta-herbívoro es limitada y necesaria para comprender las propiedades de las comunidades

ecológicas y su sensibilidad a los cambios en la estructura espacial del hábitat, como la ocupación, la densidad o la riqueza de especies arbóreas (Aizen et al., 2012; G. Albrecht et al., 2007; Magrach et al., 2014; Tylianakis et al., 2007).

Se esperaba encontrar publicaciones que relacionaran la descripción de la red planta-herbívoro con los procesos y/o patrones de herbivoría, riqueza de especies (con su respectiva identidad y conducta) y el nivel de fragmentación de hábitats en su conjunto, pero no fue así. De hecho, solamente 30 artículos entre las 208 publicaciones analizadas entre 1970 y 2020 describieron completamente una red entre plantas e insectos herbívoros, haciendo más urgente la necesidad de abordar este tópico en ecosistemas amenazados ante el cambio global, como por ejemplo, los ecosistemas de bosques templados, que aunque son menos especiosos que los bosques tropicales, albergan un número notable de especies endémicas, especialmente en regiones remotas y aisladas del hemisferio sur (Armesto et al., 1996).

Se esperaba además que las publicaciones analizadas, si bien no presentaran detalles finos sobre la red planta-herbívoro, al menos identificaran y dieran a conocer en sus estudios los nombres de los herbívoros interactuantes en el registro de herbivoría, pero no fue el caso: 108 de 143 estudios (75,5%) describieron un proceso de herbivoría sin conocer la identidad de sus herbívoros interactuantes, lo que da cuenta de que se deben mejorar los esfuerzos por identificar a los agentes de daño cuando se cuantifica el proceso o estudian los patrones de esta interacción (Figura 1). Así, obtendríamos una visión completa de las comunidades, sobre todo cuando quienes causan el daño son insectos que registran pérdidas de diversidad a nivel mundial (Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019).

Como país, hemos aportado con un pequeño número de estudios centrados en la interacción planta-herbívoro (Anexo 1). Únicamente 13 artículos revisados cuantificaron la herbivoría, pero sin analizar la red planta-herbívoro y un número aún menor de estudios reportaron la identidad de los herbívoros y el impacto de la fragmentación del hábitat, lo que justifica la necesidad de realizar nuevos estudios que integren todas estas variables, más aún en ecosistemas amenazados como los bosques templados de América del Sur (Armesto et al., 1998).

El trabajo futuro debe aspirar a conocer más que solo el orden o la familia de herbívoros que producen el daño en las plantas o que son objeto de estudio en una red (Figura 5) y deben aspirar, a su vez, a definir también los hábitos de los consumidores (generalistas vs. especialistas) dentro de la comunidad para saber en donde acentuar los esfuerzos de conservación (Rossetti et al., 2017). De hecho, un análisis que incluya todas las variables en combinación puede ser necesario en estudios futuros, debido a que las propiedades de las redes tróficas son modificadas por procesos antropogénicos y físicos independientes que afectan las especies interactuantes (Martinson & Fagan, 2014), más aún cuando las especies interactuantes están con frecuencia en riesgo de extinción debido a la pérdida de hábitat (Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019). Algunos estudios han hecho notar el nivel de amenaza creciente y pobre conocimiento de la diversidad de insectos o invertebrados (Hochkirch et al., 2021), incluyendo a muchos herbívoros.

La unificación de la ecología comunitaria, la cual analiza los patrones de riqueza de especies y la composición de la comunidad, con la ecología ecosistémica, la cual analiza los flujos de energía y materia, parece necesaria y urgente para entender las redes alimentarias en un marco cuantitativo que pueda unificar el estudio de la biodiversidad y el funcionamiento del ecosistema (Thompson et al., 2012). No obstante, la ecología evolutiva representa un tercer pilar unificador

fundamental para analizar las modificaciones en variabilidad de las poblaciones de insectos herbívoros y de plantas bajo los actuales regímenes de perturbaciones que sufren los ecosistemas boscosos a nivel mundial (Armesto et al., 2001).

Por último, se debe hacer un esfuerzo en aumentar el número de los estudios que describen la interacción planta-herbívoro mediante redes, como objeto matemático, y por tanto, también la evaluación de sus propiedades de anidamiento, la conectancia y la robustez entre otros. De este modo, estas investigaciones nos proporcionarían información sobre la dinámica de las redes bajo los cambios globales actuales, especialmente el cambio de uso de suelo (Morrison et al., 2020).

## Conclusión

Es algo inesperado que, considerando las 208 publicaciones revisadas aquí, que agrupan una diversidad de estudios de herbivoría publicados entre 1970 y 2020, no se detectaran estudios que brindaran una visión holística del proceso en el contexto de redes de interacción y procesos de fragmentación. Teniendo en cuenta el impacto creciente de la deforestación y fragmentación de hábitat naturales resultante de la pérdida de cobertura de los bosques del planeta, nos parece que es importante realizar estudios de redes de interacción planta-herbívoro a escalas de paisaje, que analicen el impacto de la fragmentación, sobretodo en ecosistemas cuya superficie ha decrecido como en los bosques templados. Esto es especialmente importante en países como Chile que han perdido en los últimos años casi dos tercios de su superficie boscosa (Armesto et al., 1998).

Futuros estudios de herbivoría por insectos no solo deben considerar las interacciones antagonistas, cuantificando el consumo y definiendo las especies interactuantes, sino que es importante también describir en detalle la red de interacciones con sus propiedades que la definen, lo que proporcionaría un marco conceptual y práctico para la investigación de redes planta-herbívoro y herbivoría en ambientes fragmentados, particularmente en bosques de Chile.

Anexo 1: Lista de estudios incluidos en este análisis y palabras claves consideradas. En todos los casos se evaluó si el estudio reportaba una red planta herbívoro, cuantificaba la herbivoría, reportaba la identidad de los herbívoros y la fragmentación del hábitat. Se indica además el tipo de herbivoría registrada, el tipo de bioma donde se realizó el estudio y la variable de fragmentación analizada.

Autor/es	País	Reporta red planta-herbívoro	Cuantificación de la herbivoría	Tipo de herbivoría	Identidad de los herbívoros	Bioma	Reporta fragmentación	Variable de fragmentación
(Agrawal et al., 2012)	EEUU	No	Si	Hoja	Si	-	No	-
(Ågren et al., 2008)	Suecia	No	Si	Fruto	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Tamaño del parche
(M. Albrecht et al., 2010)	Suiza	No	No	-	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	No	-

(Amancio et al., 2019)	México	Si	No	-	Si	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	No	-
(Angulo-Sandoval & Aide, 2000)	Puerto Rico	No	Si	Hoja	Si	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	No	-
(Arnold & Asquith, 2002)	Panamá	No	Si	Hoja	Si	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	Si	Tamaño del parche
(Arrieta & Suárez, 2005)	España	No	Si	-	Si	Bosque y matorral mediterráneo	Si	Efecto borde
(Athen & Tschamtker, 1999)	Alemania	No	Si	Hoja	Si	No aplica, planta de purificación	Si	Tamaño del parche

(Augustyn et al., 2016)	Sudáfrica	Si	No	-	Si	Bosque y matorral mediterráneo	No	-
(Bach & Kelly, 2004)	Nueva Zelanda	No	Si	Hoja	Si	Praderas y matorrales de montaña	Si	Efecto borde
(Bañuelos & Kollmann, 2011)	Dinamarca	No	Si	Hoja	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Tamaño del parche
(Barbosa et al., 2005)	Brasil	No	No	-	Si	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	No	-
(Barton & Koricheva, 2010)	Meta-análisis	No	No	-	No	-	No	-

(Benítez- Malvido & Dáttilo, 2015)	Brasil	Si	No	-	Si	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	No	-
(Benítez- Malvido & Lemus-Albor, 2005)	México	No	Si	Hoja	Si	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	Si	Efecto borde
(Benítez- Malvido et al., 1999)	Brasil	No	Si	Hoja	Si	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	Si	Tamaño del parche
(Benítez- Malvido et al., 2005)	Brasil	No	Si	Hoja	No	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	No	-
(Benítez- Malvido et al., 2016)	México	Si	No	-	Si	Bosque húmedo tropical y	Si	Conectividad

						subtropical de hojas anchas		
(Benítez- Malvido et al., 2018)	Brasil	No	Si	Hoja	No	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	Si	Conectividad, Tamaño del parche
(Bishop, 2002)	EEUU	No	Si	Hoja, Semilla	No	Bosque templado de coníferas	Si	Efecto borde
(Boege & Marquis, 2006)	México	No	Si	Hoja	Si	Bosque seco tropical y subtropical de hojas anchas	No	-
(Boege, 2005)	Invernadero	No	No	-	No	-	No	-
(Boege et al., 2007)	Invernadero	No	Si	Hoja	No	-	No	-
(Braschler & Baur, 2005)	Suiza	No	Si	-	Si	Bosque templado de	Si	Tamaño del parche

						hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas		
(Burgos et al., 2008)	Chile	No	Si	Semilla	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Tamaño del parche
(Burkey, 1993)	Belice/México	No	Si	Semilla	Si	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	Si	Efecto borde
(Cadenasso & Pickett, 2000)	EEUU	No	Si	Hoja	No	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Efecto borde
(Cagnolo et al., 2011)	Argentina	Si	No	-	Si	Bosque seco tropical y	No	-

						subtropical de hojas anchas		
(Cappuccino et al., 1998)	Canadá	No	Si	Muerte	Si	Bosque boreal	Si	Estructura de la matriz, Tamaño del parche
(Cascante et al., 2002)	Costa Rica	No	Si	Semilla	Si	Bosque seco tropical y subtropical de hojas anchas	Si	Tamaño del parche
(Cebrian, 2004)	Revisión	No	No	-	No	-	No	-
(Chacón & Armesto, 2006)	Chile	No	Si	-	No	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	No	-
(Christie & Hochuli, 2005)	Australia	No	Si	Hoja	Si	Bosque templado de hojas anchas que	Si	Efecto borde, Tamaño del parche

						incluye coníferas y angiospermas		
(Coley, 1983)	Panamá	No	Si	Hoja	No	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	No	-
(Coley, 1988)	Panamá	No	Si	Hoja	No	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	No	-
(Colling & Matthies, 2004)	Luxemburgo, Bélgica	No	Si	Flor	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Tamaño del parche
(Connor & Taverner, 1997)	Revisión	No	Si	Hoja	Si	-	No	-

(Cook et al., 2001)	EEUU	No	Si	Rama	Si	Praderas, sabanas y matorrales templados	Si	Conectividad, Tamaño del parche
(Crawley, 1989)	Revisión	No	No	-	No	-	No	-
(Cronin, 2003)	EEUU	No	No	-	Si	Praderas, sabanas y matorrales templados	Si	Conectividad, Tamaño del parche
(De Araújo et al., 2015)	Revisión	Si	No	-	Si	-	No	-
(De Araújo, 2016)	Revisión	Si	No	-	Si	-	No	-
(De Carvalho et al., 2014)	Meta-análisis	No	No	-	No	-	No	-
(De La Fuente & Marquis, 1999)	Costa Rica	No	Si	Hoja	Si	Bosque húmedo tropical y	No	-

						subtropical de hojas anchas		
(De La Vega & Grez, 2008)	Chile	No	No	-	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Tamaño del parche
(Deans et al., 2005)	Canadá	No	No	-	Si	Bosque boreal	Si	Efecto borde
(Del-Val & Armesto, 2010)	Chile	No	Si	Hoja	No	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	No	-
(Denys & Schmidt, 1998)	Alemania	No	Si	Hoja	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Tamaño del parche

(Diekötter et al., 2007)	EEUU	No	Si	-	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Estructura de la matriz, Fragmentación per se, Tamaño del parche
(Dimarco et al., 2004)	Argentina	No	Si	Hoja	No	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	No	-
(Dubbert et al., 1998)	Alemania	No	Si	-	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Conectividad, Tamaño del parche
(Dudt & Shure, 1994)	EEUU	No	Si	Hoja	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Efecto borde

(Dunley et al., 2009)	Brasil	No	Si	Hoja	Si	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	Si	Tamaño del parche
(Dyer & Letourneau, 1999)	Costa Rica	No	Si	Hoja	Si	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	No	-
(Eichhorn et al., 2010)	Malasia	No	Si	-	No	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	No	-
(Elzinga et al., 2005)	Países bajos	No	Si	Semilla	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Conectividad, Efecto borde, Tamaño del parche
(Endara & Coley, 2011)	Meta-análisis	No	No	-	No	-	No	-

(Fagan & Bishop, 2000)	EEUU	No	Si	Hoja, Semilla	Si	Bosque templado de coníferas	Si	Tamaño del parche
(Fagan et al., 2005)	EEUU	No	Si	Hoja	Si	Bosque templado de coníferas	Si	Tamaño del parche
(Farwig et al., 2009)	Suiza	No	Si	Hoja	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Conectividad
(Fáveri et al., 2008)	Brasil	No	Si	Hoja	Si	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	Si	Tamaño del parche
(Fenoglio et al., 2009)	Argentina	No	Si	Hoja	Si	Bosque seco tropical y subtropical de hojas anchas	Si	Tamaño del parche

(Figuerola & Castro, 2000)	Chile	No	Si	Hoja	No	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	No	-
(Fontaine & Thébault, 2015)	Revisión	Si	No	-	Si	-	No	-
(Forget et al., 1999)	Panamá	No	Si	Semilla	Si	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	Si	Efecto borde
(Forrister et al., 2019)	Panamá	No	No	-	No	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	No	-
(Garcia & Eubanks, 2019)	Meta-análisis	No	No	-	No	-	No	-

(García-Robledo et al., 2013)	Costa Rica	Si	No	-	No	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	No	-
(Gerhardt, 1998)	Costa Rica	No	Si	Hoja	No	Bosque seco tropical y subtropical de hojas anchas	No	-
(Gianoli & Salgado-Luarte, 2017)	Invernadero	No	No	-	No	-	No	-
(Golden & Crist, 1999)	EEUU	No	No	-	No	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Tamaño del parche
(Goodale et al., 2014)	Sri Lanka	No	Si	Hoja	No	Bosque húmedo tropical y	No	-

						subtropical de hojas anchas		
(Groom, 2001)	EEUU	No	Si	Fruto	Si	Bosque templado de coníferas	Si	Conectividad
(Guerra et al., 2010)	Chile	No	Si	Hoja	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	No	-
(Guimarães & Cogni, 2002)	Brasil	No	Si	Semilla	Si	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	Si	Efecto borde
(Harris & Burns, 2000)	Nueva Zelanda	No	No	-	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Efecto borde

(Harrison, 1987)	Panamá	No	Si	Hoja	Si	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	No	-
(Hauck et al., 2008)	Mongolia	No	Si	Hoja	Si	Bosque boreal	Si	Efecto borde
(Haynes & Crist, 2009)	EEUU	No	Si	General	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Estructura de la matriz, Tamaño del parche, Fragmentación per se
(Henneman & Memmott, 2001)	EEUU	Si	No	-	Si	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	No	-
(Herrerías-Diego et al., 2008)	México	No	Si	Semilla	Si	Bosque seco tropical y subtropical de hojas anchas	Si	Tamaño del parche

(Hunter & Forkner, 1999)	EEUU	No	Si	-	No	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	No	-
(Huusela-Veistola & Jauhainen, 2006)	Finlandia	No	Si	Semilla	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Tamaño del parche
(Janzen, 1970)	Revisión	No	No	-	No	-	No	-
(Jennersten & Nilsson, 1993)	Suecia	No	Si	Semilla	Si	Bosque boreal y Bosque templado de frondosas y mixtos	Si	Tamaño del parche
(Jones & Klemetti, 2012)	EEUU	No	Si	-	No	Bosque templado de hojas anchas que	No	-

						incluye coníferas y angiospermas		
(Julião et al., 2004)	Brasil	No	No	-	Si	Praderas, sabanas y matorrales tropicales y subtropicales	Si	Efecto borde
(Kartinen & Roslin, 2011)	Finlandia	Si	No	-	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Conectividad
(Karolewski et al., 2013)	Polonia	No	Si	Hoja	No	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	No	-
(Kéry et al., 2001)	Suiza/Francia	No	Si	Fruto	Si	Bosque templado de	Si	Tamaño del parque

						hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas		
(Knight & Holt, 2005)	EEUU	No	Si	Hoja	Si	Bosque templado de coníferas	Si	Efecto borde
(Kruess & Tschardtke, 1994)	Alemania	No	Si	-	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Conectividad
(Kruess & Tschardtke, 2000)	Alemania	No	Si	-	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Conectividad
(Kruess, 2003)	Alemania	No	Si	Raíz	Si	Bosque templado de hojas anchas que	Si	Tamaño del parche

						incluye coníferas y angiospermas		
(Leimu & Koricheva, 2006)	Meta-análisis	No	No	-	No	-	No	-
(Leimu & Syrjänen, 2002)	Finlandia	No	Si	Semilla	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Tamaño del parque
(Letourneau & Dyer, 1998)	Costa Rica	No	Si	Hoja	Si	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	No	-
(Levesque et al., 2002)	Canadá	No	Si	Hoja	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	No	-

(Lewis et al., 2002)	Belice	Si	No	-	Si	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	No	-
(Liang & Stehlik, 2009)	Canadá	No	Si	-	No	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	No	-
(Lienert & Fischer, 2003)	Suiza	No	Si	Fruto	Si	Bosque templado de coníferas	Si	Conectividad, Efecto borde, Tamaño del parche
(Lienert et al., 2002)	Suiza	No	Si	General	Si	Bosque templado de coníferas	Si	Conectividad, Tamaño del parche
(Lieurance & Cipollini, 2012)	EEUU	No	Si	Hoja	No	Bosque templado de hojas anchas que	No	-

						incluye coníferas y angiospermas		
(Lima et al., 2017)	Revisión	Si	No	-	Si	-	No	-
(Lincoln & Mooney, 1984)	EEUU	No	Si	-	Si	Bosque y matorral mediterráneo	No	-
(Löf et al., 2005)	Suecia	No	Si	Tallo	No	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	No	-
(Löfgren, 2002)	Suecia	No	Si	Flor	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Conectividad, Tamaño del parche

(Lopez & Terborgh, 2007)	Venezuela	No	Si	-	Si	Bosque seco tropical y subtropical de hojas anchas	Si	Tamaño del parche
(López-Barrera et al., 2006)	México	No	Si	-	Si	Bosque subtropical de coníferas	Si	Efecto borde
(López-Carretero et al., 2014)	México	Si	No	-	No	Bosque seco tropical y subtropical de frondosas, manglar	No	-
(López-Carretero et al., 2016)	México	Si	No	-	Si	Bosque seco tropical y subtropical de frondosas, manglar	No	-
(López-Toledo et al., 2008)	México	No	Si	-	No	Bosque húmedo tropical y	No	-

						subtropical de hojas anchas		
(Louda & Rodman, 1996)	EEUU	No	Si	Hoja	No	Bosque templado de coníferas	No	-
(Macfadyen et al., 2009)	Reino Unido	Si	No	-	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	No	-
(Major et al., 2003)	Australia	No	No	-	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Efecto borde
(Maldonado- López et al., 2019)	México	No	Si	Hoja	Si	Bosque seco tropical y subtropical de	No	-

						frondosas, manglar		
(Malo et al., 2001)	México	No	Si	Semilla	Si	Bosque seco tropical y subtropical de hojas anchas	Si	Tamaño del parche
(Marino & Cornell, 1992)	EEUU	No	Si	Flor	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Conectividad, Tamaño del parche
(Marshall & Storer, 2006)	EEUU	No	Si	-	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Tamaño del parche
(Martinez et al., 2005)	Israel	No	Si	Hoja	Si	Desierto y matorral xerófilo	Si	Conectividad, Efecto borde

(Martinson & Fagan, 2014)	Meta-análisis	No	No	-	No	-	No	-
(Mauricio et al., 1997)	EEUU	No	Si	Hoja	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	No	-
(McEuen & Curran, 2006)	EEUU	No	Si	Hoja	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Conectividad
(McGeoch & Gaston, 2000)	Reino Unido	No	Si	Hoja	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Efecto borde
(McKone et al., 2008)	EEUU	No	Si	Flor	Si	Bosque templado de	Si	Efecto borde

						hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas		
(Meiners & Martinkovic, 2002)	EEUU	No	Si	Hoja	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Efecto borde
(Meiners et al., 2000)	EEUU	No	Si	Hoja	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Efecto borde
(Memmott et al., 1994)	Costa Rica	Si	No	-	Si	Bosque seco tropical y subtropical de hojas anchas	No	-
(Menalled et al., 2000)	EEUU	No	Si	-	Si	Bosque templado de	Si	Conectividad, Efecto borde,

						hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas		Tamaño del parche
(Morrison et al., 2020)	EEUU	Si	No	-	No	Bosque y matorral mediterráneo	No	-
(Muller et al., 1999)	Reino Unido	Si	No	-	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	No	-
(Münzbergová, 2006)	Chequia	No	Si	Hoja	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Tamaño del parche
(Murakami et al., 2008)	Japón	Si	No	-	Si	Bosque templado de hojas anchas que	No	-

						incluye coníferas y angiospermas		
(Muth et al., 2008)	EEUU	No	Si	-	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	No	-
(Niesenbaum & Kluger, 2006)	EEUU	No	Si	Hoja	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	No	-
(Niesenbaum, 1992)	EEUU	No	Si	-	No	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	No	-
(Norghauer & Newbery, 2013)	Camerún	No	Si	Hoja	No	Bosque húmedo tropical y	No	-

						subtropical de hojas anchas		
(Norghauer et al., 2008)	Brasil	No	Si	-	Si	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	No	-
(Novotny et al., 2010)	Papúa Nueva Guinea	Si	No	-	Si	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	No	-
(Novotny et al., 2012)	Papúa Nueva Guinea	Si	No	-	Si	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	No	-
(Núñez-Farfán et al., 2007)	Revisión	No	No	-	No	-	No	-

(Nykänen & Koricheva, 2004)	Meta-análisis	No	No	-	No	-	No	-
(Oliveira et al., 2020)	Brasil	Si	No	-	Si	Praderas, sabanas y matorrales tropicales y subtropicales	No	-
(Olson & Andow, 2008)	EEUU	No	Si	Semilla	Si	-	Si	Conectividad, Tamaño del parche
(Orrock & Damschen, 2005)	EEUU	No	Si	-	Si	Bosque templado de coníferas	Si	Conectividad
(Orrock et al., 2003)	EEUU	No	Si	Hoja	Si	Bosque templado de coníferas	Si	Conectividad

(Ozanne et al., 2000)	Reino Unido	No	No	-	si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Efecto borde, Tamaño del parche
Pearson (a) 2003	Panamá	No	Si	Hoja	No	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	No	-
Pearson (b) 2003	Panamá	No	Si	Fruto	No	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	No	-
(Peltonen & Heliovaara, 1999)	Finlandia	No	Si	-	Si	Bosque boreal	Si	Efecto borde
(Peralta et al., 2011)	Argentina	No	Si	-	Si	Bosque seco tropical y	Si	Conectividad

						subtropical de hojas anchas		
(Pereira Martins et al., 2020)	Brasil	Si	No	-	Si	Praderas, sabanas y matorrales tropicales y subtropicales	No	-
(Piper et al., 2018)	Revisión	No	No	-	No	-	No	-
(Pocock et al., 2012)	Reino Unido	Si	No	-	No	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	No	-
(Prather, 2014)	Puerto Rico	No	Si	-	No	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	No	-

(Rabasa et al., 2009)	España	No	Si	Hoja	Si	Bosque y matorral mediterráneo	Si	Conectividad
(Raghu et al., 2005)	Australia	No	Si	Hoja	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Tamaño del parche
(Redmond et al., 2019)	Papúa Nueva Guinea	Si	No	-	Si	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	No	-
(Reynoso & Williams-Linera, 2007)	México	No	Si	-	Si	Bosque seco tropical y subtropical de hojas anchas	Si	Efecto borde
(Richards & Coley, 2008)	Panamá	No	Si	Hoja	Si	Bosque húmedo tropical y	No	-

						subtropical de hojas anchas		
(Richter et al., 2007)	Ecuador	No	No	-	Si	Bosque seco tropical y subtropical de hojas anchas	Si	Efecto borde
(Roland, 1993)	Canadá	No	Si	-	Si	Bosque boreal	Si	Efecto borde
(Rossetti et al., 2017)	Meta-análisis	No	Si	-	Si	-	Si	Conectividad, Tamaño del parche
(Rossetti et al., 2019)	Alemania	No	Si	Hoja	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Efecto borde
(Ruiz-Guerra et al., 2010)	México	No	Si	-	Si	Bosque húmedo tropical y	Si	Tamaño del parche

						subtropical de hojas anchas		
(Salgado-Luarte & Gianoli, 2010)	Chile	No	Si	Hoja	No	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	No	-
(Salgado-Luarte & Gianoli, 2011)	Chile	No	Si	-	No	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	No	-
(Salgado-Luarte & Gianoli, 2012)	Chile	No	Si	Hoja	No	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	No	-
(Salgado-Luarte & Gianoli, 2017)	Chile	No	Si	Hoja	No	Bosque templado de	No	-

						hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas		
(Savilaakso et al., 2009)	Uganda	No	Si	-	Si	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	Si	Tamaño del parche
(Schmitz, 2008)	Revisión	No	No	-	No	-	No	-
(Skoczylas et al., 2007)	EEUU	No	Si	-	Si	-	Si	Fragmentación per se
(Searle et al., 2010)	Invernadero	No	Si	Flor	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	No	-
(Shure & Wilson, 1993)	EEUU	No	Si	Hoja	No	Bosque templado de hojas anchas que	Si	Efecto borde, Tamaño del parche

						incluye coníferas y angiospermas		
(Simonetti et al., 2007)	Chile	No	Si	Hoja	Si	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	No	-
(Sinimbu et al., 2012)	Brasil	No	Si	Hoja	No	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Efecto borde
(Sõber et al., 2009)	Estonia	No	Si	-	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Tamaño del parche
(Sobrinho & Schoereder, 2007)	Brasil	No	No	-	Si	Bosque húmedo tropical y	Si	Efecto borde

						subtropical de hojas anchas		
(Souza et al., 2019)	Brasil	No	No	-	No	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	Si	Efecto borde
(Steffan- Dewenter et al., 2001)	Alemania	No	Si	Hoja	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Tamaño del parche
(Stoepler & Rehill, 2012)	EEUU	No	Si	Hoja	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	No	-
(Stoll et al., 2006)	Suiza	No	Si	-	Si	Bosque templado de hojas anchas que	Si	Efecto borde, Tamaño del parche

						incluye coníferas y angiospermas		
(Stone & Bacon, 1994)	Australia	No	Si	Hoja	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Efecto borde
(Strauss & Agrawal, 1999)	Revisión	No	No	-	No	-	No	-
(Sullivan et al., 2011)	EEUU	No	Si	Hoja	Si	Bosque templado de coníferas	Si	Conectividad, Efecto borde
(Summerville, 2004)	EEUU	No	No	-	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Tamaño del parche

(Thébault & Fontaine, 2010)	Meta-análisis	No	No	-	No	-	No	-
(Thies & Tschardtke, 1999)	Alemania	No	Si	Hoja	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Tamaño del parche
(Thies et al., 2003)	Alemania	No	Si	General	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Tamaño del parche
(Thomson et al., 2003)	Invernadero	No	Si	-	Si	-	No	-
(Ulyshen et al., 2005)	EEUU	No	No	-	Si	Bosque templado de coníferas	No	-

(Urbas et al., 2007)	Brasil	No	Si	Tallo	Si	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	Si	Efecto borde
(Valdés-Correcher et al., 2019)	Francia	No	Si	Hoja	No	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Conectividad, Tamaño del parche
(Valdivia et al., 2011)	Chile	No	Si	-	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Efecto borde, Tamaño del parche
(Valladares et al., 2006)	Argentina	No	Si	Hoja	Si	Bosque seco tropical y subtropical de hojas anchas	Si	Efecto borde, Tamaño del parche

(Valladares et al., 2012)	Argentina	Si	No	-	No	Bosque seco tropical y subtropical de hojas anchas	Si	Tamaño del parche
(van Schroyen et al., 2018)	Bélgica	No	Si	-	No	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Efecto borde
(Vásquez et al., 2007)	Chile	No	Si	General	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Tamaño del parche
(Villa-Galaviz et al., 2012)	México	Si	No	-	Si	Bosque seco tropical y subtropical de hojas anchas	No	-

(von Zeipel et al., 2006)	Suecia	No	Si	Fruto	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Tamaño del parche
(Watts & Didham, 2006)	Nueva Zelanda	No	Si	Tallo	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Conectividad, Efecto borde
(Welti et al., 2017)	Revisión	Si	No	-	Si	-	No	-
(Whitmore & Brown, 1996)	Malasia	No	Si	Hoja	Si	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	No	-
(Wirth et al., 2007)	Brasil	No	No	-	Si	Bosque húmedo tropical y	Si	Efecto borde

						subtropical de hojas anchas		
(Woodcock & Vanbergen, 2008)	Reino Unido	No	Si	Hoja	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Efecto borde
(Ximenes et al., 2017)	Brasil	No	No	-	No	Bosque húmedo tropical y subtropical de hojas anchas	Si	Efecto borde
(Zaller et al., 2008)	Austria	No	Si	Tallo	Si	Bosque templado de hojas anchas que incluye coníferas y angiospermas	Si	Tamaño del parche
(Zhu et al., 2019)	China	Si	No	-	Si	Bosque húmedo tropical y	No	-

						subtropical de hojas anchas		
--	--	--	--	--	--	--------------------------------	--	--

## Bibliografía

- Agrawal, A. A., Kearney, E. E., Hastings, A. P., & Ramsey, T. E. (2012). Attenuation of the Jasmonate Burst, Plant Defensive Traits, and Resistance to Specialist Monarch Caterpillars on Shaded Common Milkweed (*Asclepias syriaca*). *Journal of Chemical Ecology*, *38*(7), 893–901. <https://doi.org/10.1007/s10886-012-0145-3>
- Ågren, J., Ehrlén, J., & Solbreck, C. (2008). Spatio-temporal variation in fruit production and seed predation in a perennial herb influenced by habitat quality and population size. *Journal of Ecology*, *96*(2), 334–345. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01334.x>
- Aizen, M., Sabatino, M., & Tylianakis, J. M. (2012). Specialization and rarity predict nonrandom loss of interactions from mutualist networks. *Science*, *335*(6075), 1486–1489. <https://doi.org/10.1126/science.1215320>
- Albrecht, G., Sartore, G. M., Connor, L., Higginbotham, N., Freeman, S., Kelly, B., Stain, H., Tonna, A., & Pollard, G. (2007). Solastalgia: The distress caused by environmental change. *Australasian Psychiatry*, *15*(SUPPL. 1). <https://doi.org/10.1080/10398560701701288>
- Albrecht, M., Schmid, B., Obrist, M. K., Schüpbach, B., Kleijn, D., & Duelli, P. (2010). Effects of ecological compensation meadows on arthropod diversity in adjacent intensively managed grassland. *Biological Conservation*, *143*(3), 642–649. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.11.029>
- Amancio, G., Aguirre-Jaimes, A., Hernández-Ortiz, V., Guevara, R., & Quesada, M. (2019). Vertical and horizontal trophic networks in the aroid-infesting insect community of los

tuxtlas biosphere reserve, Mexico. *Insects*, 10(8), 252.

<https://doi.org/10.3390/insects10080252>

Angulo-Sandoval, P., & Aide, M. (2000). Effect of Plant Density and Light Availability on Leaf Damage in *Manilkara bidentata* (Sapotaceae). *Journal of Tropical Ecology*, 16, 447–464.

Armesto, J. J., Arroyo, M. T. K., & Villagrán, C. (1996). *Ecología de los bosques nativos de Chile*.

Armesto, J. J., Rozzi, R., & Caspersen, J. (2001). Temperate Forests of North and South America. In C. I. Stuart, O. E. Sala, & E. Huber-Sannwald (Eds.), *Global Biodiversity in a Changing Environment* (1st ed., pp. 223–249).

Armesto, J. J., Rozzi, R., Smith-Ramírez, C., & Arroyo, M. T. K. (1998). Conservation Targets in South American Temperate Forests. *Science*, 282(5392), 1271–1272.

<https://doi.org/10.1126/science.282.5392.1271>

Arnold, A. E., & Asquith, N. M. (2002). Herbivory in a fragmented tropical forest: Patterns from islands at Lago Gatún, Panama. *Biodiversity and Conservation*, 11(9), 1663–1680.

<https://doi.org/10.1023/A:1016888000369>

Arrieta, S., & Suárez, F. (2005). Spatial patterns of seedling emergence and survival as a critical phase in holly (*Ilex aquifolium* L.) woodland recruitment in Central Spain. *Forest Ecology and Management*, 205(1–3), 267–282.

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.10.009>

Athen, O., & Tschardtke, T. (1999). Insect communities of *Phragmites* habitats used for

sewage purification: Effects of age and area of habitats on species richness and herbivore-parasitoid interactions. *Limnologica*, 29(1), 71–74.

[https://doi.org/10.1016/S0075-9511\(99\)80041-3](https://doi.org/10.1016/S0075-9511(99)80041-3)

Augustyn, W. J., Anderson, B., & Ellis, A. G. (2016). Experimental evidence for fundamental, and not realized, niche partitioning in a plant-herbivore community interaction network.

*Journal of Animal Ecology*, 85(4), 994–1003. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12536>

Bach, C., & Kelly, D. (2004). Effects of forest edges on herbivory in a New Zealand mistletoe, *Alepis flavida*. *New Zealand Journal of Ecology*, 28(2), 195–205.

<https://www.jstor.org/stable/24056425?seq=1>

Bañuelos, M. J., & Kollmann, J. (2011). Effects of host-plant population size and plant sex on a specialist leaf-miner. *Acta Oecologica*, 37(2), 58–64.

<https://doi.org/10.1016/j.actao.2010.11.007>

Barbosa, V. S., Leal, I. R., Iannuzzi, L., & Almeida-Cortez, J. (2005). Distribution pattern of herbivorous insects in a remnant of Brazilian Atlantic Forest. *Neotropical Entomology*,

34(5), 701–711. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2005000500001>

Barton, K. E., & Koricheva, J. (2010). The ontogeny of plant defense and herbivory:

Characterizing general patterns using meta-analysis. *The American Naturalist*, 175(4), 481–493. <https://doi.org/10.1086/650722>

Bascompte, J. (2009). Disentangling the web of life. *Science*, 325(5939), 416–419.

<https://doi.org/10.1126/science.1170749>

Benítez-Malvido, J., & Dáttilo, W. (2015). Interaction intimacy of pathogens and herbivores

with their host plants influences the topological structure of ecological networks in different ways. *American Journal of Botany*, *102*(4), 512–519.

<https://doi.org/10.3732/ajb.1400303>

Benítez-Malvido, J., Dáttilo, W., Martínez-Falcón, A. P., Durán-Barrón, C., Valenzuela, J., López, S., & Lombera, R. (2016). The Multiple Impacts of Tropical Forest Fragmentation on Arthropod Biodiversity and on their Patterns of Interactions with Host Plants. *PLOS ONE*, *11*(1), e0146461. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0146461>

Benítez-Malvido, J., García-Guzmán, G., & Kossmann-Ferraz, I. D. (1999). Leaf-fungal incidence and herbivory on tree seedlings in tropical rainforest fragments: An experimental study. *Biological Conservation*, *91*(2–3), 143–150.

[https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00090-7](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00090-7)

Benítez-Malvido, J., Lázaro, A., & Ferraz, I. D. K. (2018). Effect of distance to edge and edge interaction on seedling regeneration and biotic damage in tropical rainforest fragments: A long-term experiment. *Journal of Ecology*, *106*(6), 2204–2217.

<https://doi.org/10.1111/1365-2745.13003>

Benítez-Malvido, J., & Lemus-Albor, A. (2005). The Seedling Community of Tropical Rain Forest Edges and Its Interaction with Herbivores and Pathogens1. *Biotropica*, *37*(2), 301–313. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00031.x>

Benítez-Malvido, J., Martínez-Ramos, M., Camargo, J. L., & Ferraz, I. (2005). Responses of seedling transplants to environmental variations in contrasting habitats of Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, *21*, 397–406.

- Bishop, J. G. (2002). Early primary succession on Mount St. Helens: impact of insect herbivores on colonizing lupines. *Ecology*, 83(1), 191–202. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[0191:EPSOMS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0191:EPSOMS]2.0.CO;2)
- Boege, K. (2005). Influence of plant ontogeny on compensation to leaf damage. *American Journal of Botany*, 92(10), 1632–1640. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.10.1632>
- Boege, K., Dirzo, R., Siemens, D., & Brown, P. (2007). Ontogenetic switches from plant resistance to tolerance: minimizing costs with age? *Ecology Letters*, 10(3), 177–187. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.01012.x>
- Boege, K., & Marquis, R. (2006). Plant quality and predation risk mediated by plant ontogeny: consequences for herbivores and plants. *Oikos*, 115(3), 559–572. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.15076.x>
- Boitani, L., Falcucci, A., Maiorano, L., & Rondinini, C. (2007). Ecological Networks as Conceptual Frameworks or Operational Tools in Conservation. *Conservation Biology*, 21(6), 1414–1422. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00828.x>
- Braschler, B., & Baur, B. (2005). Experimental small-scale grassland fragmentation alters competitive interactions among ant species. *Oecologia*, 143(2), 291–300. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1778-x>
- Burgos, A., Grez, A., & Bustamante, R. (2008). Seed production, pre-dispersal seed predation and germination of *Nothofagus glauca* (Nothofagaceae) in a temperate fragmented forest in Chile. *Forest Ecology and Management*, 255(3–4), 1226–1233. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.10.032>

- Burkey, T. V. (1993). Edge effects in seed and egg predation at two neotropical rainforest sites. *Biological Conservation*, 66(2), 139–143. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(93\)90145-Q](https://doi.org/10.1016/0006-3207(93)90145-Q)
- Cadenasso, M. L., & Pickett, S. T. A. (2000). Linking forest edge structure to edge function: mediation of herbivore damage. *Journal of Ecology*, 88(1), 31–44. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00423.x>
- Cagnolo, L., Salvo, A., & Valladares, G. (2011). Network topology: patterns and mechanisms in plant-herbivore and host-parasitoid food webs. *Journal of Animal Ecology*, 80(2), 342–351. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01778.x>
- Cappuccino, N., Lavertu, D., Bergeron, Y., & Régnière, J. (1998). Spruce budworm impact, abundance and parasitism rate in a patchy-landscape. *Oecologia*, 114(2), 236–242. <https://doi.org/10.1007/s004420050441>
- Cascante, A., Quesada, M., Lobo, J. J., & Fuchs, E. A. (2002). Effects of Dry Tropical Forest Fragmentation on the Reproductive Success and Genetic Structure of the Tree *Samanea saman*. *Conservation Biology*, 16(1), 137–147. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00317.x>
- Ceballos, G., García, A., & Ehrlich, P. R. (2010). The sixth extinction crisis The Sixth Extinction Crisis Loss of Animal Populations and Species. *Journal of Cosmology*, 8, 1821–1831. <https://www.researchgate.net/publication/285807372>
- Cebrian, J. (2004). Role of first-order consumers in ecosystem carbon flow. *Ecology Letters*, 7(3), 232–240. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00574.x>

- Chacón, P., & Armesto, J. J. (2006). Do carbon-based defences reduce foliar damage? Habitat-related effects on tree seedling performance in a temperate rainforest of Chiloé Island, Chile. *Oecologia*, *146*(4), 555–565. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0244-8>
- Christie, F., & Hochuli, D. (2005). Elevated levels of herbivory in urban landscapes: are declines in tree health more than an edge effect? *Ecology and Society*, *10*(1), 1–9.
- Coley, P. (1983). Elevated levels of herbivory in urban landscapes: are declines in tree health more than an edge effect? *Ecological Monographs*, *53*(2), 209–234.
- Coley, P. (1988). Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia*, *74*(4), 531–536. <https://doi.org/10.1007/BF00380050>
- Coley, P., Bryant, J. P., & Chapin, F. S. (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, *230*(4728), 895–899. <https://doi.org/10.1126/science.230.4728.895>
- Colling, G., & Matthies, D. (2004). The effects of plant population size on the interactions between the endangered plant *Scorzonera humilis*, a specialised herbivore, and a phytopathogenic fungus. *Oikos*, *105*(1), 71–78. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12783.x>
- Connor, E. F., & Taverner, M. P. (1997). The Evolution and Adaptive Significance of the Leaf-Mining Habit. *Oikos*, *79*(1), 6. <https://doi.org/10.2307/3546085>
- Cook, W. M., Holt, R. D., & Yao, J. (2001). Spatial variability in oviposition damage by periodical cicadas in a fragmented landscape. *Oecologia*, *127*(1), 51–61. <https://doi.org/10.1007/s004420000559>

- Crawley, M. (1989). Insect herbivores and plant population dynamics. *Annual Review of Entomology*, 34, 531–564. [www.annualreviews.org](http://www.annualreviews.org)
- Cronin, J. T. (2003). Movement and spatial population structure of a prairie planthopper. *Ecology*, 84(5), 1179–1188. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[1179:MASPSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[1179:MASPSO]2.0.CO;2)
- De Araújo, W. S. (2016). Global patterns in the structure and robustness of plant-herbivore networks. *Frontiers of Biogeography*, 8(3). <https://doi.org/10.21425/f58331053>
- De Araújo, W. S., Vieira, M. C., Lewinsohn, T. M., & Almeida-Neto, M. (2015). Contrasting Effects of Land Use Intensity and Exotic Host Plants on the Specialization of Interactions in Plant-Herbivore Networks. *PLOS ONE*, 10(1), e0115606. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115606>
- De Carvalho, C., Viana, J. P., & Cornelissen, T. (2014). A Meta-Analysis of the Effects of Fragmentation on Herbivorous Insects. *Environmental Entomology*, 43(3), 537–545. <https://doi.org/10.1603/EN13190>
- De La Fuente, M., & Marquis, R. (1999). The role of ant-tended extrafloral nectaries in the protection and benefit of a neotropical rainforest tree. *Oecologia*, 118(2), 192–202. <https://doi.org/10.1007/s004420050718>
- De La Vega, X., & Grez, A. (2008). Composición, riqueza de especies y abundancia de insectos defoliadores de actividad nocturna asociados a *Aristotelia chilensis* (maqui) en el bosque maulino fragmentado. *Revista Chilena de Historia Natural*, 81(2), 221–238. <https://doi.org/10.4067/s0716-078x2008000200006>

- Deans, A. M., Malcolm, J. R., Smith, S. M., & Bellocq, M. I. (2005). Edge effects and the responses of aerial insect assemblages to structural-retention harvesting in Canadian boreal peatland forests. *Forest Ecology and Management*, *204*(2–3), 249–266. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.09.015>
- Del-Val, E., & Armesto, J. J. (2010). Seedling Mortality and Herbivory Damage in Subtropical and Temperate Populations: Testing the Hypothesis of Higher Herbivore Pressure Toward the Tropics. *Biotropica*, *42*(2), 174–179. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00554.x>
- Del-Val, E., & Boege, K. (2012). *Ecología y evolución de las interacciones bióticas*. Universidad Nacional de México.
- Delmas, E., Besson, M., Brice, M.-H., Burkle, L. A., Dalla Riva, G. V., Fortin, M., Gravel, D., Guimarães, P. R., Hembry, D. H., Newman, E. A., Olesen, J. M., Pires, M. M., Yeakel, J. D., & Poisot, T. (2019). Analysing ecological networks of species interactions. *Biological Reviews*, *94*(1), 16–36. <https://doi.org/10.1111/brv.12433>
- Denys, C., & Schmidt, H. (1998). Insect communities on experimental mugwort (*Artemisia vulgaris* L.) plots along an urban gradient. *Oecologia*, *113*(2), 269–277. <https://doi.org/10.1007/s004420050378>
- Diekötter, T., Haynes, K. J., Mazeffa, D., & Crist, T. O. (2007). Direct and indirect effects of habitat area and matrix composition on species interactions among flower-visiting insects. *Oikos*, *116*(9), 1588–1598. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15963.x>
- Dimarco, R., Russo, G., & Farji-Brener, A. G. (2004). Patrones de herbivoría en seis especies

leñosas del bosque templado de América del Sur: evidencia preliminar a favor de la hipótesis del balance carbono–nutrientes. In *Ecología Austral* (Vol. 14, Issue 1). [http://ojs.ecologiaaustral.com.ar/index.php/Ecologia\\_Austral/article/view/1520](http://ojs.ecologiaaustral.com.ar/index.php/Ecologia_Austral/article/view/1520)

- Dubbert, M., Tschardtke, T., & Vidal, S. (1998). Stem-boring insects of fragmented *Calamagrostis* habitats: herbivore-parasitoid community structure and the unpredictability of grass shoot abundance. *Ecological Entomology*, *23*(3), 271–280. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.1998.00126.x>
- Dudt, J. F., & Shure, D. J. (1994). The Influence of Light and Nutrients on Foliar Phenolics and Insect Herbivory. *Ecology*, *75*(1), 86–98. <https://doi.org/10.2307/1939385>
- Dunley, B. S., Freitas, L., & Galetto, L. (2009). Reproduction of *Byrsonima sericea* (Malpighiaceae) in *Restinga* Fragmented Habitats in Southeastern Brazil. *Biotropica*, *41*(6), 692–699. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00524.x>
- Dyer, L. A., & Letourneau, D. K. (1999). Relative strengths of top-down and bottom-up forces in a tropical forest community. *Oecologia*, *119*(2), 265–274. <https://doi.org/10.1007/s004420050785>
- Eichhorn, M. P., Nilus, R., Compton, S. G., Hartley, S. E., & Burslem, D. (2010). Herbivory of tropical rain forest tree seedlings correlates with future mortality. *Ecology*, *91*(4), 1092–1101. <https://doi.org/10.1890/09-0300.1>
- Elzinga, J. A., Turin, H., Van Damme, J. M. M., & Biere, A. (2005). Plant population size and isolation affect herbivory of *Silene latifolia* by the specialist herbivore *Hadena bicurris* and parasitism of the herbivore by parasitoids. *Oecologia*, *144*(3), 416–426.

<https://doi.org/10.1007/s00442-005-0096-2>

Endara, M. J., & Coley, P. (2011). The resource availability hypothesis revisited: a meta-analysis. *Functional Ecology*, *25*(2), 389–398. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01803.x>

Fagan, W. F., & Bishop, J. G. (2000). Trophic interactions during primary succession: Herbivores slow a plant reinvasion at Mount St. Helens. *The American Naturalist*, *155*(2), 238–251. <https://doi.org/10.1086/303320>

Fagan, W. F., Lewis, M., Neubert, M. G., Aumann, C., Apple, J. L., & Bishop, J. G. (2005). When Can Herbivores Slow or Reverse the Spread of an Invading Plant? A Test Case from Mount St. Helens. *The American Naturalist*, *166*(6), 669–685. <https://doi.org/10.1086/497621>

Farwig, N., Bailey, D., Bochud, E., Herrmann, J. D., Kindler, E., Reusser, N., Schüepp, C., & Schmidt-Entling, M. H. (2009). Isolation from forest reduces pollination, seed predation and insect scavenging in Swiss farmland. *Landscape Ecology*, *24*(7), 919–927. <https://doi.org/10.1007/s10980-009-9376-2>

Fáveri, S., Vasconcelos, H. L., & Dirzo, R. (2008). *Effects of Amazonian Forest Fragmentation on the Interaction between Plants, Insect Herbivores, and Their Natural Enemies*. *Journal of Tropical Ecology*.

Fenoglio, M. S., Salvo, A., & Estallo, E. L. (2009). Effects of urbanisation on the parasitoid community of a leafminer. *Acta Oecologica*, *35*(2), 318–326. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2008.12.001>

- Figueroa, J., & Castro, S. (2000). Efecto de herbívoros y patógenos en la sobrevivencia y crecimiento de plántulas en un fragmento del bosque templado húmedo de Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 73(1), 163–173.  
<https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20000617351>
- Fontaine, C., & Thébault, E. (2015). Comparing the conservatism of ecological interactions in plant–pollinator and plant–herbivore networks. *Population Ecology*, 57(1), 29–36.  
<https://doi.org/10.1007/s10144-014-0473-y>
- Forget, P.-M., Kitajima, K., & Foster, R. B. (1999). Pre- and Post-Dispersal Seed Predation in *Tachigali versicolor* (Caesalpiniaceae): Effects of Timing of Fruiting and Variation Among Trees. *Journal of Tropical Ecology*, 15, 61–81.
- Forrister, D. L., Endara, M. J., Younkin, G. C., Coley, P., & Kursar, T. A. (2019). Herbivores as drivers of negative density dependence in tropical forest saplings. *Science*, 363(6432), 1213–1216. <https://doi.org/10.1126/science.aau9460>
- García-Robledo, C., Erickson, D. L., Staines, C. L., Erwin, T. L., & Kress, W. J. (2013). Tropical Plant–Herbivore Networks: Reconstructing Species Interactions Using DNA Barcodes. *PLoS ONE*, 8(1), e52967. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052967>
- Garcia, L. C., & Eubanks, M. D. (2019). Overcompensation for insect herbivory: a review and meta-analysis of the evidence. *Ecology*, 100(3), e02585. <https://doi.org/10.1002/ecy.2585>
- Gerhardt, K. (1998). Leaf defoliation of tropical dry forest tree seedlings - Implications for survival and growth. *Trees*, 13(2), 88–95. <https://doi.org/10.1007/PL00009741>
- Gianoli, E., & Salgado-Luarte, C. (2017). Tolerance to herbivory and the resource availability

- hypothesis. *Biology Letters*, 13(5). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2017.0120>
- Golden, D. M., & Crist, T. O. (1999). Experimental effects of habitat fragmentation on old-field canopy insects: Community, guild and species responses. *Oecologia*, 118(3), 371–380. <https://doi.org/10.1007/s004420050738>
- Goodale, U. M., Berlyn, G. P., Gregoire, T. G., Tennakoon, K. U., & Ashton, M. S. (2014). Differences in Survival and Growth Among Tropical Rain Forest Pioneer Tree Seedlings in Relation to Canopy Openness and Herbivory. *Biotropica*, 46(2), 183–193. <https://doi.org/10.1111/btp.12088>
- Groom, M. J. (2001). Consequences of subpopulation isolation for pollination, herbivory, and population growth in *Clarkia concinna concinna* (Onagraceae). *Biological Conservation*, 100(1), 55–63. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(00\)00207-X](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00207-X)
- Guerra, P. C., Becerra, J., & Gianoli, E. (2010). Explaining differential herbivory in sun and shade: The case of *Aristolelia chilensis* saplings. *Arthropod-Plant Interactions*, 4(4), 229–235. <https://doi.org/10.1007/s11829-010-9099-y>
- Guimarães, P. R., & Cogni, R. (2002). Seed cleaning of *Cupania vernalis* (Sapindaceae) by ants: Edge effect in a highland forest in south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 18(2), 303–307. <https://doi.org/10.1017/S0266467402002213>
- Hackett, T. D., Sauve, A. M. C., Davies, N., Montoya, D., Tylianakis, J. M., & Memmott, J. (2019). Reshaping our understanding of species' roles in landscape-scale networks. *Ecology Letters*, 22(9), 1367–1377. <https://doi.org/10.1111/ele.13292>
- Harris, R. J., & Burns, B. R. (2000). Beetle assemblages of kahikatea forest fragments in a

pasture-dominated landscape. *New Zealand Journal of Ecology*, 24(1), 57–67.

<https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20000612233>

Harrison, S. (1987). Treefall gaps versus forest understory as environments for a defoliating moth on a tropical forest shrub. *Oecologia*, 72(1), 65–68.

<https://doi.org/10.1007/BF00385046>

Hauck, M., Dulamsuren, C., & Heimes, C. (2008). Effects of insect herbivory on the performance of *Larix sibirica* in a forest-steppe ecotone. *Environmental and Experimental Botany*, 62(3), 351–356. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.10.025>

Haynes, K. J., & Crist, T. O. (2009). Insect herbivory in an experimental agroecosystem: the relative importance of habitat area, fragmentation, and the matrix. *Oikos*, 118(10), 1477–1486. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17720.x>

Henneman, M. L., & Memmott, J. (2001). Infiltration of a hawaiian community by introduced biological control agents. *Science*, 293(5533), 1314–1316.

<https://doi.org/10.1126/science.1060788>

Herrerías-Diego, Y., Quesada, M., Stoner, K. E., Lobo, J. A., Hernández-Flores, Y., & Sanchez Montoya, G. (2008). Effect of forest fragmentation on fruit and seed predation of the tropical dry forest tree *Ceiba aesculifolia*. *Biological Conservation*, 141(1), 241–248. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.09.017>

Hochkirch, A., Samways, M. J., Gerlach, J., Böhm, M., Williams, P., Cardoso, P., Cumberlidge, N., Stephenson, P. J., Seddon, M. B., Clausnitzer, V., Borges, P. A. V., Mueller, G. M., Pearce-Kelly, P., Raimondo, D. C., Danielczak, A., & Dijkstra, K. D. B.

- (2021). A strategy for the next decade to address data deficiency in neglected biodiversity. *Conservation Biology*, 35(2), 502–509. <https://doi.org/10.1111/cobi.13589>
- Hulme, P. E. (1996). Herbivory, Plant Regeneration, and Species Coexistence. *Journal of Ecology*, 84(4), 609. <https://doi.org/10.2307/2261482>
- Hunter, M. D., & Forkner, R. E. (1999). Hurricane damage influences foliar polyphenolics and subsequent herbivory on surviving trees. In *Ecology* (Vol. 80, Issue 8). John Wiley & Sons, Ltd. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[2676:HDIFPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[2676:HDIFPA]2.0.CO;2)
- Huusela-Veistola, E., & Jauhiainen, L. (2006). Expansion of pea cropping increases the risk of pea moth (*Cydia nigricana*; Lep., Tortricidae) infestation. *Journal of Applied Entomology*, 130(3), 142–149. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2006.01047.x>
- Ings, T. C., Montoya, J. M., Bascompte, J., Blüthgen, N., Brown, L., Dormann, C. F., Edwards, F. K., Figueroa, D., Jacob, U., Jones, J. I., Lauridsen, R. B., Ledger, M. E., Lewis, H. M., Olesen, J. M., van Veen, F. J. F., Warren, P. H., & Woodward, G. (2009). Ecological networks - beyond food webs. *Journal of Animal Ecology*, 78(1), 253–269. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01460.x>
- Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. (2019). *Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services*. <https://doi.org/10.5281/ZENODO.3553579>
- Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *The American Naturalist*, 104(940), 501–528. <https://doi.org/10.1086/282687>
- Jennersten, O., & Nilsson, S. G. (1993). Insect Flower Visitation Frequency and Seed

- Production in Relation to Patch Size of *Viscaria vulgaris* (Caryophyllaceae). *Oikos*, 68(2), 283. <https://doi.org/10.2307/3544841>
- Jones, K. N., & Klemetti, S. M. (2012). Managing Marginal Populations of the Rare Wetland Plant *Trollius laxus* Salisbury (Spreading Globeflower): Consideration of Light Levels, Herbivory, and Pollination. *Northeastern Naturalist*, 19(2), 267–278. <https://doi.org/10.1656/045.019.0209>
- Julião, G. R., Amaral, M. E. C., Fernandes, G. W., & Oliveira, E. G. (2004). Edge effect and species-area relationships in the gall-forming insect fauna of natural forest patches in the Brazilian Pantanal. *Biodiversity and Conservation*, 13(11), 2055–2066. <https://doi.org/10.1023/B:BIOC.0000040006.81958.f2>
- Kaartinen, R., & Roslin, T. (2011). Shrinking by numbers: landscape context affects the species composition but not the quantitative structure of local food webs. *Journal of Animal Ecology*, 80(3), 622–631. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01811.x>
- Karolewski, P., Giertych, M. J., Zmuda, M., Jagodziński, A. M., & Oleksyn, J. (2013). Season and light affect constitutive defenses of understory shrub species against folivorous insects. *Acta Oecologica*, 53, 19–32. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2013.08.004>
- Kéry, M., Matthies, D., & Fischer, M. (2001). The effect of plant population size on the interactions between the rare plant *Gentiana cruciata* and its specialized herbivore *Maculinea rebeli*. *Journal of Ecology*, 89(3), 418–427. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00550.x>
- Knight, T. M., & Holt, R. D. (2005). Fire Generates Spatial Gradients In Herbivory: An

Example From A Florida Sandhill Ecosystem. *Ecology*, 86(3), 587–593.

<https://doi.org/10.1890/04-1069>

Kruess, A. (2003). Effects of landscape structure and habitat type on a plant-herbivore-parasitoid community. *Ecography*, 26(3), 283–290. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2003.03402.x>

Kruess, A., & Tscharntke, T. (1994). Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science*, 264(5165), 1581–1584. <https://doi.org/10.1126/science.264.5165.1581>

Kruess, A., & Tscharntke, T. (2000). Species richness and parasitism in a fragmented landscape: Experiments and field studies with insects on *Vicia sepium*. *Oecologia*, 122(1), 129–137. <https://doi.org/10.1007/PL00008829>

Leimu, R., & Koricheva, J. (2006). A meta-analysis of tradeoffs between plant tolerance and resistance to herbivores: combining the evidence from ecological and agricultural studies. *Oikos*, 112(1), 1–9. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.41023.x>

Leimu, R., & Syrjänen, K. (2002). Effects of population size, seed predation and plant size on male and female reproductive success in *Vincetoxicum hirundinaria* (Asclepiadaceae). *Oikos*, 98(2), 229–238. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.980205.x>

Letourneau, D. K., & Dyer, L. A. (1998). Experimental Test In Lowland Tropical Forest Shows Top-Down Effects Through Four Trophic Levels. *Ecology*, 79(5), 1678–1687. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[1678:ETILTF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[1678:ETILTF]2.0.CO;2)

Levesque, K. R., Fortin, M., & Mauffette, Y. (2002). Temperature and food quality effects on growth, consumption and post-ingestive utilization efficiencies of the forest tent

- caterpillar *Malacosoma disstria* (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Bulletin of Entomological Research*, 92, 127–136. <https://doi.org/10.1079/BER2002153>
- Lewis, O. T., Memmott, J., Lasalle, J., Lyal, C. H. C., Whitefoord, C., & Godfray, H. C. J. (2002). Structure of a diverse tropical forest insect–parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, 71(5), 855–873. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00651.x>
- Liang, Y., & Stehlik, I. (2009). Relationship between shade and herbivory in *Asarum canadense* (Wild Ginger). *Journal of Undergraduate Life Sciences*, 3(1), 30–32. <https://www.researchgate.net/publication/40646691>
- Lienert, J., Diemer, M., & Schmid, B. (2002). Effects of habitat fragmentation on population structure and fitness components of the wetland specialist *Swertia perennis* L. (Gentianaceae). *Basic and Applied Ecology*, 3(2), 101–114. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00089>
- Lienert, J., & Fischer, M. (2003). Habitat fragmentation affects the common wetland specialist *Primula farinosa* in north-east Switzerland. *Journal of Ecology*, 91(4), 587–599. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00793.x>
- Lieurance, D., & Cipollini, D. (2012). Damage levels from arthropod herbivores on *Lonicera maackii* suggest enemy release in its introduced range. *Biological Invasions*, 14(4), 863–873. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-0123-7>
- Lima, L., Lewinsohn, T. M., Jorge, L. R., & Almeida-Neto, M. (2017). Manifold influences of phylogenetic structure on a plant-herbivore network. *Oikos*, 126(5), 703–712. <https://doi.org/10.1111/oik.03567>

- Lincoln, D. E., & Mooney, H. A. (1984). Herbivory on *Diplacus aurantiacus* shrubs in sun and shade. *Oecologia*, *64*(2), 173–176. <https://doi.org/10.1007/BF00376867>
- Löf, M., Paulsson, R., Rydberg, D., & Welander, N. T. (2005). The influence of different overstory removal on planted spruce and several broadleaved tree species: Survival, growth and pine weevil damage during three years. *Annals of Forest Science*, *62*, 237–244. <https://doi.org/10.1051/forest:2005015>
- Löfgren, A. (2002). Effects of isolation on distribution, fecundity, and survival in the self-incompatible *Achillea millefolium* (L.). *Ecoscience*, *9*(4), 503–508. <https://doi.org/10.1080/11956860.2002.11682737>
- López-Barrera, F., Manson, R. H., González-Espinosa, M., & Newton, A. C. (2006). Effects of the type of montane forest edge on oak seedling establishment along forest-edge-exterior gradients. *Forest Ecology and Management*, *225*(1–3), 234–244. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.12.055>
- López-Carretero, A., Boege, K., Díaz-Castelazo, C., Domínguez, Z., & Rico-Gray, V. (2016). Influence of plant resistance traits in selectiveness and species strength in a tropical plant-herbivore network. *American Journal of Botany*, *103*(8), 1436–1448. <https://doi.org/10.3732/ajb.1600045>
- López-Carretero, A., Díaz-Castelazo, C., Boege, K., & Rico-Gray, V. (2014). Evaluating the Spatio-Temporal Factors that Structure Network Parameters of Plant-Herbivore Interactions. *PLoS ONE*, *9*(10), e110430. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0110430>
- López-Toledo, L., Martínez, M., van Breugel, M., & Sterck, F. J. (2008). Soil and Light

- Effects on the Sapling Performance of the Shade-Tolerant Species *Brosimum alicastrum* (Moraceae) in a Mexican Tropical Rain Forest. *Journal of Tropical Ecology*, 24, 629–637.
- Lopez, L., & Terborgh, J. (2007). Seed predation and seedling herbivory as factors in tree recruitment failure on predator-free forested islands. *Journal of Tropical Ecology*, 23(2), 129–137. <https://doi.org/10.1017/S0266467406003828>
- Louda, S. M., & Rodman, J. E. (1996). Insect Herbivory as a Major Factor in the Shade Distribution of a Native Crucifer (*Cardamine cordifolia* A. Gray, Bittercress). *The Journal of Ecology*, 84(2), 229. <https://doi.org/10.2307/2261358>
- Macfadyen, S., Gibson, R., Polaszek, A., Morris, R. J., Craze, P. G., Planqué, R., Symondson, W. O. C., & Memmott, J. (2009). Do differences in food web structure between organic and conventional farms affect the ecosystem service of pest control? *Ecology Letters*, 12(3), 229–238. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01279.x>
- Magrath, A., Laurance, W. F., Larrinaga, A. R., & Santamaria, L. (2014). Meta-Analysis of the Effects of Forest Fragmentation on Interspecific Interactions. *Conservation Biology*, 28(5), 1342–1348. <https://doi.org/10.1111/cobi.12304>
- Maguire, D. Y., James, P. M. A., Buddle, C. M., & Bennett, E. M. (2015). Landscape connectivity and insect herbivory: A framework for understanding tradeoffs among ecosystem services. *Global Ecology and Conservation*, 4, 73–84. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2015.05.006>
- Major, R. E., Christie, F., Gowing, G., Cassis, G., & Reid, C. A. M. (2003). The effect of

- habitat configuration on arboreal insects in fragmented woodlands of south-eastern Australia. *Biological Conservation*, *113*(1), 35–48. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00347-6](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00347-6)
- Maldonado-López, Y., Vaca-Sánchez, M. S., Canché-Delgado, A., García-Jaín, S. E., González-Rodríguez, A., Cornelissen, T., & Cuevas-Reyes, P. (2019). Leaf herbivory and fluctuating asymmetry as indicators of mangrove stress. *Wetlands Ecology and Management*, *27*(4), 571–580. <https://doi.org/10.1007/s11273-019-09678-z>
- Malo, J. E., Leirana-Alcocer, J., & Parra-Tabla, V. (2001). Population Fragmentation, Florivory, and the Effects of Flower Morphology Alterations on the Pollination Success of *Myrmecophila tibicinis* (Orchidaceae). *Biotropica*, *33*(3), 529–534. [https://doi.org/10.1646/0006-3606\(2001\)033\[0529:PFFATE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1646/0006-3606(2001)033[0529:PFFATE]2.0.CO;2)
- Marino, P. C., & Cornell, H. V. (1992). Adult movement of the native holly leafminer, *Phytomyza ilicicola* Loew (Diptera: Agromyzidae): consequences for host choice within and between habitats. *Oecologia*, *92*(1), 76–82. <https://doi.org/10.1007/BF00317265>
- Marshall, J. M., & Storer, A. J. (2006). Influence of *Centaurea biebersteinii* patch size on *Urophora quadrifasciata* (Dipt. Tephritidae) in Michigan, USA. *Journal of Applied Entomology*, *130*(2), 91–95. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2006.01033.x>
- Martinez, J., Mokady, O., & Wool, D. (2005). Patch size and patch quality of gall-inducing aphids in a mosaic landscape in Israel. *Landscape Ecology*, *20*(8), 1013–1024. <https://doi.org/10.1007/s10980-005-7753-z>
- Martinson, H. M., & Fagan, W. F. (2014). Trophic disruption: a meta-analysis of how habitat

- fragmentation affects resource consumption in terrestrial arthropod systems. *Ecology Letters*, 17(9), 1178–1189. <https://doi.org/10.1111/ele.12305>
- Mauricio, R., Rausher, M. D., & Burdick, D. S. (1997). Variation in the defense strategies of plants: are resistance and tolerance mutually exclusive? In *Ecology* (Vol. 78, Issue 5). John Wiley & Sons, Ltd. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1301:VITDSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1301:VITDSO]2.0.CO;2)
- McEuen, A. B., & Curran, L. M. (2006). Plant recruitment bottlenecks in temperate forest fragments: Seed limitation and insect herbivory. *Plant Ecology*, 184(2), 297–309. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-9074-3>
- McGeoch, M. A., & Gaston, K. J. (2000). Edge effects on the prevalence and mortality factors of *Phytomyza ilicis* (Diptera, Agromyzidae) in a suburban woodland. *Ecology Letters*, 3(1), 23–29. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00114.x>
- McKone, M. J., McLauchlan, K. K., Lebrun, E. G., & McCall, A. C. (2008). An Edge Effect Caused by Adult Corn-Rootworm Beetles on Sunflowers in Tallgrass Prairie Remnants. *Conservation Biology*, 15(5), 1315–1324. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2001.99399.x>
- Medel, R., Aizen, M., & Zamora, R. (2009). *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*.
- Meiners, S. J., Handel, S. N., & Pickett, S. T. A. (2000). Tree seedling establishment under insect herbivory: Edge effects and inter-annual variation. *Plant Ecology*, 151(2), 161–170. <https://doi.org/10.1023/A:1026509529570>

- Meiners, S. J., & Martinkovic, M. J. (2002). Survival of and Herbivore Damage to a Cohort of *Quercus rubra* Planted Across a Forest—Old-field Edge. *The American Midland Naturalist*, *147*(2), 247–255. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2002\)147\[0247:SOAHDT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2002)147[0247:SOAHDT]2.0.CO;2)
- Memmott, J., Godfray, H. C. J., & Gauld, I. D. (1994). The Structure of a Tropical Host-Parasitoid Community. *The Journal of Animal Ecology*, *63*(3), 521. <https://doi.org/10.2307/5219>
- Menalled, F. D., Marino, P. C., Renner, K. A., & Landis, D. A. (2000). Post-dispersal weed seed predation in Michigan crop fields as a function of agricultural landscape structure. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, *77*(3), 193–202. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00083-3](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00083-3)
- Metcalf, D. B., Asner, G. P., Martin, R. E., Silva Espejo, J. E., Huasco, W. H., Farfán Amézquita, F. F., Carranza-Jimenez, L., Galiano Cabrera, D. F., Baca, L. D., Sinca, F., Huaraca Quispe, L. P., Taype, I. A., Mora, L. E., Dávila, A. R., Solórzano, M. M., Puma Vilca, B. L., Laupa Román, J. M., Guerra, P. C., Revilla, N. S., ... Malhi, Y. (2014). Herbivory makes major contributions to ecosystem carbon and nutrient cycling in tropical forests. *Ecology Letters*, *17*(3), 324–332. <https://doi.org/10.1111/ele.12233>
- Morrison, B. M. L., Brosi, B. J., & Dirzo, R. (2020). Agricultural intensification drives changes in hybrid network robustness by modifying network structure. *Ecology Letters*, *23*(2), 359–369. <https://doi.org/10.1111/ele.13440>
- Muller, C. B., Adriaanse, I. C. T., Belshaw, R., & Godfray, H. C. J. (1999). The structure of an

aphid–parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, 68(2), 346–370.

<https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00288.x>

Münzbergová, Z. (2006). Ploidy level interacts with population size and habitat conditions to determine the degree of herbivory damage in plant populations. *Oikos*, 115(3), 443–452.

<https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.15286.x>

Murakami, M., Hirao, T., & Kasei, A. (2008). Effects of habitat configuration on host–parasitoid food web structure. *Ecological Research*, 23(6), 1039–1049.

<https://doi.org/10.1007/s11284-008-0478-0>

Muth, N. Z., Kluger, E. C., Levy, J. H., Edwards, M. J., & Niesenbaum, R. A. (2008).

Increased per capita herbivory in the shade: Necessity, feedback, or luxury consumption?

*Ecoscience*, 15(2), 182–188. <https://doi.org/10.2980/15-2-3095>

Niesenbaum, R. A. (1992). The Effects of Light Environment on Herbivory and Growth in the

Dioecious Shrub *Lindera benzoin* (Lauraceae). *American Midland Naturalist*, 128(2),

270. <https://doi.org/10.2307/2426460>

Niesenbaum, R. A., & Kluger, E. C. (2006). When Studying the Effects of Light on

Herbivory, Should One Consider Temperature? The Case of *Epimecis hortaria* F.

(Lepidoptera: Geometridae) Feeding on *Lindera benzoin* L. (Lauraceae). *Environmental*

*Entomology*, 35(3), 600–606. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-35.3.600>

Norghauer, J. M., Malcolm, J. R., & Zimmerman, B. L. (2008). Canopy cover mediates

interactions between a specialist caterpillar and seedlings of a neotropical tree. *Journal of*

*Ecology*, 0(0). <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01325.x>

- Norghauer, J. M., & Newbery, D. M. (2013). Herbivores equalize the seedling height growth of three dominant tree species in an African tropical rain forest. *Forest Ecology and Management*, *310*, 555–566. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.08.029>
- Novotny, V., Miller, S. E., Baje, L., Balagawi, S., Basset, Y., Cizek, L., Craft, K. J., Dem, F., Drew, R. A. I., Hulcr, J., Leps, J., Lewis, O. T., Pokon, R., Stewart, A. J. A., Allan Samuelson, G., & Weiblen, G. D. (2010). Guild-specific patterns of species richness and host specialization in plant-herbivore food webs from a tropical forest. *Journal of Animal Ecology*, *79*(6), 1193–1203. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01728.x>
- Novotny, V., Miller, S. E., Hreck, J., Baje, L., Basset, Y., Lewis, O. T., Stewart, A. J. A., & Weiblen, G. D. (2012). Insects on plants: Explaining the paradox of low diversity within specialist herbivore guilds. *The American Naturalist*, *179*(3), 351–362. <https://doi.org/10.1086/664082>
- Núñez-Farfán, J., Fornoni, J., & Valverde, P. L. (2007). The evolution of resistance and tolerance to herbivores. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *38*, 541–566. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095822>
- Nykänen, H., & Koricheva, J. (2004). Damage-induced changes in woody plants and their effects on insect herbivore performance: a meta-analysis. *Oikos*, *104*(2), 247–268. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12768.x>
- Oliveira, J. B. B. S., Faria, M. L., Borges, M. A. ., Fagundes, M., & De Araújo, W. S. (2020). Comparing the plant–herbivore network topology of different insect guilds in Neotropical savannas. *Ecological Entomology*, *45*(3), 406–415. <https://doi.org/10.1111/een.12808>

- Olson, D., & Andow, D. (2008). Patch edges and insect populations. *Oecologia*, *155*(3), 549–558. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0933-6>
- Olson, D., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., D'amico, J. A., Itoua, I., Strand, H. E., Morrison, J. C., Loucks, C. J., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J. F., Wettengel, W. W., Hedao, P., & Kassem, K. R. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*, *51*(11), 933–938. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0933:TEOTWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2)
- Orrock, J. L., & Damschen, E. I. (2005). Corridors cause differential seed predation. *Ecological Applications*, *15*(3), 793–798. <https://doi.org/10.1890/04-1129>
- Orrock, J. L., Danielson, B. J., Burns, M. J., & Levey, D. J. (2003). Spatial ecology of predator–prey interactions: corridors and patch shape influence seed predation. *Ecology*, *84*(10), 2589–2599. <https://doi.org/10.1890/02-0439>
- Ozanne, C. M. P., Speight, M. R., Hambler, C., & Evans, H. F. (2000). Isolated trees and forest patches: Patterns in canopy arthropod abundance and diversity in *Pinus sylvestris* (Scots Pine). *Forest Ecology and Management*, *137*(1–3), 53–63. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00317-5](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00317-5)
- Peltonen, M., & Heliövaara, K. (1999). Attack density and breeding success of bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) at different distances from forest-clearcut edge. *Agricultural and Forest Entomology*, *1*(4), 237–242. <https://doi.org/10.1046/j.1461-9563.1999.00033.x>

- Peralta, G., Fenoglio, M. S., & Salvo, A. (2011). Physical barriers and corridors in urban habitats affect colonisation and parasitism rates of a specialist leaf miner. *Ecological Entomology*, 36(6), 673–679. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2011.01316.x>
- Pereira Martins, L., Matos Medina, A., Lewinsohn, T. M., & Almeida-Neto, M. (2020). The effect of species composition dissimilarity on plant–herbivore network structure is not consistent over time. *Biotropica*, 52(4), 664–674. <https://doi.org/10.1111/btp.12791>
- Pimm, S. L. (1982). Food webs. In *Food Webs* (pp. 1–11). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-94-009-5925-5\\_1](https://doi.org/10.1007/978-94-009-5925-5_1)
- Piper, F. I., Altmann, S. H., & Lusk, C. H. (2018). Global patterns of insect herbivory in gap and understorey environments, and their implications for woody plant carbon storage. *Oikos*, 127(4), 483–496. <https://doi.org/10.1111/oik.04686>
- Pocock, M. J. O., Evans, D. M., & Memmott, J. (2012). The robustness and restoration of a network of ecological networks. *Science*, 335(6071), 973–977. <https://doi.org/10.1126/science.1214915>
- Prather, C. (2014). Divergent responses of leaf herbivory to simulated hurricane effects in a rainforest understory. *Forest Ecology and Management*, 332, 87–92. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.040>
- Rabasa, S. G., Gutiérrez, D., & Escudero, A. (2009). Temporal variation in the effects of habitat fragmentation on reproduction of the Mediterranean shrub *Colutea hispanica*. *Plant Ecology*, 200(2), 241–254. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9448-4>
- Raghu, S., Wiltshire, C., & Dhileepan, K. (2005). Intensity of pre-dispersal seed predation in

- the invasive legume *Leucaena leucocephala* is limited by the duration of pod retention. *Austral Ecology*, 30(3), 310–318. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2005.01475.x>
- Redmond, C. M., Auga, J., Gewa, B., Segar, S. T., Miller, S. E., Molem, K., Weiblen, G. D., Butterill, P. T., Maiyah, G., Hood, A. S. C., Volf, M., Jorge, L. R., Basset, Y., & Novotny, V. (2019). High specialization and limited structural change in plant-herbivore networks along a successional chronosequence in tropical montane forest. *Ecography*, 42(1), 162–172. <https://doi.org/10.1111/ecog.03849>
- Reynoso, J. A., & Williams-Linera, G. (2007). Herbivory damage on oak seedlings at the edge of cloud forest fragments. *Boletín de La Sociedad Botánica de México*, 80, 29–34.
- Richards, L. A., & Coley, P. (2008). Combined Effects of Host Plant Quality and Predation on a Tropical Lepidopteran: A Comparison between Treefall Gaps and the Understory in Panama. *Biotropica*, 40(6), 736–741. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00438.x>
- Richter, A., Klein, A. M., Tschardtke, T., & Tylianakis, J. M. (2007). Abandonment of coffee agroforests increases insect abundance and diversity. *Agroforestry Systems*, 69(3), 175–182. <https://doi.org/10.1007/s10457-006-9020-y>
- Rockström, J., Steffen, W., Noone, K., Persson, Å., Chapin, F. S., Lambin, E. F., Lenton, T. M., Scheffer, M., Folke, C., Schellnhuber, H. J., Nykvist, B., De Wit, C. A., Hughes, T., Van Der Leeuw, S., Rodhe, H., Sörlin, S., Snyder, P. K., Costanza, R., Svedin, U., ... Foley, J. A. (2009). A safe operating space for humanity. *Nature*, 461(7263), 472–475. <https://doi.org/10.1038/461472a>
- Roland, J. (1993). Large-scale forest fragmentation increases the duration of tent caterpillar

- outbreak. *Oecologia*, 93(1), 25–30. <https://doi.org/10.1007/BF00321186>
- Rossetti, M. R., Rösch, V., Videla, M., Tscharncke, T., & Batáry, P. (2019). Insect and plant traits drive local and landscape effects on herbivory in grassland fragments. *Ecosphere*, 10(5), e02717. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2717>
- Rossetti, M. R., Tscharncke, T., Aguilar, R., & Batáry, P. (2017). Responses of insect herbivores and herbivory to habitat fragmentation: a hierarchical meta-analysis. *Ecology Letters*, 20(2), 264–272. <https://doi.org/10.1111/ele.12723>
- Ruiz-Guerra, B., Guevara, R., Mariano, N. A., & Dirzo, R. (2010). Insect herbivory declines with forest fragmentation and covaries with plant regeneration mode: evidence from a Mexican tropical rain forest. *Oikos*, 119(2), 317–325. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17614.x>
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L. R., Sykes, M. T., Walker, B., Walker, M., & Wall, D. H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287(5459), 1770–1774. <https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>
- Salgado-Luarte, C., & Gianoli, E. (2010). Herbivory on Temperate Rainforest Seedlings in Sun and Shade: Resistance, Tolerance and Habitat Distribution. *PLoS ONE*, 5(7), e11460. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011460>
- Salgado-Luarte, C., & Gianoli, E. (2011). Herbivory may modify functional responses to shade in seedlings of a light-demanding tree species. *Functional Ecology*, 25(3), 492–

499. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01763.x>

Salgado-Luarte, C., & Gianoli, E. (2012). Herbivores Modify Selection on Plant Functional Traits in a Temperate Rainforest Understory. *The American Naturalist*, *180*(2), E42–E53. <https://doi.org/10.1086/666612>

Salgado-Luarte, C., & Gianoli, E. (2017). Shade tolerance and herbivory are associated with RGR of tree species via different functional traits. *Plant Biology*, *19*(3), 413–419. <https://doi.org/10.1111/plb.12534>

Sánchez-Bayo, F., & Wyckhuys, K. A. G. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation*, *232*, 8–27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>

Savilaakso, S., Koivisto, J., Veteli, T. O., & Roininen, H. (2009). Microclimate and tree community linked to differences in lepidopteran larval communities between forest fragments and continuous forest. *Diversity and Distributions*, *15*(2), 356–365. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00542.x>

Schmitz, O. J. (2008). Herbivory from Individuals to Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *39*(1), 133–152. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173418>

Searle, K. R., Hobbs, N. T., & Jaronski, S. R. (2010). Asynchrony, fragmentation, and scale determine benefits of landscape heterogeneity to mobile herbivores. *Oecologia*, *163*(3), 815–824. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1610-8>

Shure, D. J., & Wilson, L. A. (1993). Patch-Size Effects on Plant Phenolics in Successional

Openings of the Southern Appalachians. *Ecology*, 74(1), 55–67.

<https://doi.org/10.2307/1939501>

Simonetti, J. A., Grez, A., Celis-Diez, J. L., & Bustamante, R. (2007). Herbivory and seedling performance in a fragmented temperate forest of Chile. *Acta Oecologica*, 32(3), 312–318.

<https://doi.org/10.1016/j.actao.2007.06.001>

Sinimbu, G., Coley, P., Lemes, M. R., Lokvam, J., & Kursar, T. A. (2012). Do the antiherbivore traits of expanding leaves in the Neotropical tree *Inga paraensis* (Fabaceae) vary with light availability? *Oecologia*, 170(3), 669–676. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2353-5>

Skoczylas, D., Muth, N. Z., & Niesenbaum, R. A. (2007). Contribution of insectivorous avifauna to top down control of *Lindera benzoin* herbivores at forest edge and interior habitats. *Acta Oecologica*, 32(3), 337–342. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2007.06.006>

Sõber, V., Teder, T., & Moora, M. (2009). Contrasting effects of plant population size on florivory and pollination. *Basic and Applied Ecology*, 10(8), 737–744.

<https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.06.003>

Sobrinho, T. G., & Schoereder, J. H. (2007). Edge and shape effects on ant (Hymenoptera: Formicidae) species richness and composition in forest fragments. *Biodiversity and Conservation*, 16(5), 1459–1470. <https://doi.org/10.1007/s10531-006-9011-3>

Souza, D. G., Sfair, J. C., Arroyo-Rodríguez, V., Santos, J. C., & Tabarelli, M. (2019).

Depauperation and divergence of plant-specialist herbivore assemblages in a fragmented tropical landscape. *Ecological Entomology*, 44(2), 172–181.

<https://doi.org/10.1111/een.12686>

Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., & Tschardt, T. (2001). Pollination, seed set and seed predation on a landscape scale. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268(1477), 1685–1690. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1737>

Stoepler, T. M., & Rehill, B. (2012). Forest habitat, not leaf phenotype, predicts late-season folivory of *Quercus alba* saplings. *Functional Ecology*, 26(5), 1205–1213.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02033.x>

Stoll, P., Dolt, C., Goverde, M., & Baur, B. (2006). Experimental habitat fragmentation and invertebrate grazing in a herbaceous grassland species. *Basic and Applied Ecology*, 7(4), 307–319. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.09.001>

Stone, C., & Bacon, P. E. (1994). Relationships Among Moisture Stress, Insect Herbivory, Foliar Cineole Content and the Growth of River Red Gum *Eucalyptus camaldulensis*. *The Journal of Applied Ecology*, 31(4), 604. <https://doi.org/10.2307/2404151>

Strauss, S. Y., & Agrawal, A. A. (1999). The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. In *Trends in Ecology and Evolution* (Vol. 14, Issue 5). Elsevier Ltd.

[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01576-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01576-6)

Sullivan, L. L., Johnson, B. L., Brudvig, L. A., & Haddad, N. M. (2011). Can dispersal mode predict corridor effects on plant parasites? *Ecology*, 92(8), 1559–1564.

<https://doi.org/10.1890/10-1116.1>

Summerville, K. S. (2004). Do Smaller Forest Fragments Contain a Greater Abundance of Lepidopteran Crop and Forage Consumers? *Environmental Entomology*, 33(2), 234–241.

<https://doi.org/10.1603/0046-225X-33.2.234>

Thébault, E., & Fontaine, C. (2010). Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*, *329*(5993), 853–856.

<https://doi.org/10.1126/science.1188321>

Thies, C., Steffan-Dewenter, I., & Tschardtke, T. (2003). Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos*, *101*(1), 18–25.

<https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12567.x>

Thies, C., & Tschardtke, T. (1999). Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science*, *285*(5429), 893–895.

<https://doi.org/10.1126/science.285.5429.893>

Thompson, R. M., Brose, U., Dunne, J., Hall, R. O., Hladysz, S., Kitching, R. L., Martinez, N. D., Rantala, H., Romanuk, T. N., Stouffer, D. B., & Tylianakis, J. M. (2012). Food webs: Reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution*, *27*(12), 689–697. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.08.005>

Thomson, V. P., Cunningham, S. A., Ball, M. C., & Nicotra, A. B. (2003). Compensation for herbivory by *Cucumis sativus* through increased photosynthetic capacity and efficiency. *Oecologia*, *134*(2), 167–175. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1102-6>

Tylianakis, J. M., Didham, R. K., Bascompte, J., & Wardle, D. A. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, *11*(12), 1351–1363.

<https://doi.org/10.1111/J.1461-0248.2008.01250.X>

Tylianakis, J. M., Tschardtke, T., & Lewis, O. T. (2007). Habitat modification alters the

structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature*, 445(7124), 202–205.

<https://doi.org/10.1038/nature05429>

Ulyshen, M. D., Hanula, J. L., Horn, S., Kilgo, J. C., & Moorman, C. E. (2005). Herbivorous Insect Response to Group Selection Cutting in a Southeastern Bottomland Hardwood Forest. *Environmental Entomology*, 34(2), 395–402. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-34.2.395>

Urbas, P., Araújo, M. V., Leal, I. R., & Wirth, R. (2007). Cutting More from Cut Forests: Edge Effects on Foraging and Herbivory of Leaf-Cutting Ants in Brazil. *Biotropica*, 39(4), 489–495. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00285.x>

Valdés-Correcher, E., van Halder, I., Barbaro, L., Castagneyrol, B., & Hampe, A. (2019). Insect herbivory and avian insectivory in novel native oak forests: Divergent effects of stand size and connectivity. *Forest Ecology and Management*, 445, 146–153. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.05.018>

Valdivia, C. E., Bahamondez, A., & Simonetti, J. A. (2011). Negative effects of forest fragmentation and proximity to edges on pollination and herbivory of *Bomarea salsilla* (Alstroemeriaceae). *Plant Ecology and Evolution*, 144(3), 281–287. <https://doi.org/10.5091/plecevo.2011.487>

Valladares, G., Cagnolo, L., & Salvo, A. (2012). Forest fragmentation leads to food web contraction. *Oikos*, 121(2), 299–305. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19671.x>

Valladares, G., Salvo, A., & Cagnolo, L. (2006). Habitat Fragmentation Effects on Trophic Processes of Insect-Plant Food Webs. *Conservation Biology*, 20(1), 212–217.

<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00337.x>

- van Schroyen Lantman, I. M., Hertzog, L. R., Vandegehuchte, M. L., Martel, A., Verheyen, K., Lens, L., & Bonte, D. (2018). Leaf herbivory is more impacted by forest composition than by tree diversity or edge effects. *Basic and Applied Ecology*, *29*, 79–88. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.03.006>
- Vásquez, P. A., Grez, A., Bustamante, R., & Simonetti, J. A. (2007). Herbivory, foliar survival and shoot growth in fragmented populations of *Aristotelia chilensis*. *Acta Oecologica*, *31*(1), 48–53. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2006.03.006>
- Villa-Galaviz, E., Boege, K., & Del-Val, E. (2012). Resilience in Plant-Herbivore Networks during Secondary Succession. *PLoS ONE*, *7*(12), e53009. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053009>
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., & Melillo, J. M. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, *277*(5325), 494–499. <https://doi.org/10.1126/science.277.5325.494>
- von Zeipel, H., Eriksson, O., & Ehrlén, J. (2006). Host plant population size determines cascading effects in a plant-herbivore-parasitoid system. *Basic and Applied Ecology*, *7*(3), 191–200. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.06.004>
- Watts, C. H., & Didham, R. K. (2006). Rapid recovery of an insect-plant interaction following habitat loss and experimental wetland restoration. *Oecologia*, *148*(1), 61–69. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0344-5>
- Welti, E., Helzer, C., & Joern, A. (2017). Impacts of plant diversity on arthropod communities

and plant-herbivore network architecture. *Ecosphere*, 8(10), e01983.

<https://doi.org/10.1002/ecs2.1983>

Whitmore, T. G., & Brown, N. D. (1996). Dipterocarp seedling growth in rain forest canopy gaps during six and a half years. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 351(1344), 1195–1203. <https://doi.org/10.1098/rstb.1996.0102>

Wirth, R., Meyer, S. T., Almeida, W. R., Araújo, M. V., Barbosa, V. S., & Leal, I. R. (2007). Increasing Densities of Leaf-Cutting Ants (*Atta* spp.) with Proximity to the Edge in a Brazilian Atlantic Forest on JSTOR. *Journal of Tropical Ecology*, 23, 501–505.

Woodcock, B. A., & Vanbergen, A. J. (2008). Parasitism of the beech leaf-miner weevil in a woodland: patch size, edge effects and parasitoid species identity. *Insect Conservation and Diversity*, 1(3), 180–188. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2008.00023.x>

Ximenes, B., Dáttilo, W., & Leal, I. R. (2017). Structural breakdown of specialized plant-herbivore interaction networks in tropical forest edges. *Global Ecology and Conservation*, 12, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2017.08.007>

Zaller, J. G., Moser, D., Drapela, T., Schmöger, C., & Frank, T. (2008). Effect of within-field and landscape factors on insect damage in winter oilseed rape. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 123(1–3), 233–238. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2007.07.002>

Zhu, C., Gravel, D., & He, F. (2019). Seeing is believing? Comparing plant-herbivore networks constructed by field co-occurrence and DNA barcoding methods for gaining insights into network structures. *Ecology and Evolution*, 9(4), 1764–1776.

<https://doi.org/10.1002/ece3.4860>



## **Capítulo II: Análisis de la interacción planta-herbívoro mediante teoría de redes en un bosque templado siempreverde en la isla de Chiloé.**

### Resumen

Las interacciones planta-herbívoro son fundamentales para el funcionamiento de los ecosistemas y constituyen intrincadas redes de interacciones que proveen el andamiaje que permite flujos de energía y materia en los ecosistemas. Estudios recientes indican que estas redes de interacción tienden a presentar una estructura modular y a integrar especies especialistas. La mayoría de dichos análisis se han realizado en ecosistemas tropicales y hasta la actualidad son escasos en biomas templados, como en bosques templados del sur de América. Para tener una visión complementaria a lo ya conocido sobre redes de interacciones en otros ecosistemas, se realizó una investigación que tuvo como objetivo responder las siguientes preguntas ¿Cuál es la identidad de las especies de insectos herbívoros en el bosque de Chiloé y cuáles son las plantas consumidas vinculantes? ¿Cuál es la estructura y las propiedades que caracterizan la red que conforman plantas y herbívoros en estos bosques? ¿Cuál es la relación que hay entre el tamaño de la red versus la conectancia? Para abordar estas interrogantes, se realizó un muestreo en cuatro meses de la temporada primavera-verano del año 2018-2019, colectando insectos herbívoros en el dosel de especies leñosas, mediante el método del paraguas y mediante colecta activa dirigida en la Estación Biológica Senda Darwin en Chiloé. Se registraron 532 individuos correspondientes a 29 especies y 2 morfoespecies de invertebrados herbívoros y 201 árboles, correspondientes a 11 especies del bosque siempreverde de Chiloé. Las especies herbívoras más representadas en el muestreo fueron, en orden descendiente, *Protosilapha* sp. (Coleóptera), *Lasiophanes picinus* (Himenóptera) y *Cyphon* sp. (Coleóptera). Por su parte, las especies

leñosas más abundantes en el sector estudiado, en orden descendiente, fueron *Drimys winteri* (Winteraceae), *Tepualia stipularis* (Myrtaceae) y *Eucryphia cordifolia* (Cunoniaceae). Las propiedades de la red de interacción constituida por este ensamble reflejaron una red con estructura anidada y no modular como se había descrito en la literatura, con 35% de las conexiones totales potenciales en la red (conectancia) y la distribución de grado que mejor se ajustó a los datos fue la distribución exponencial. Estos resultados amplían la comprensión de la comunidad de interacciones entre insectos herbívoros y plantas, revelando qué especies son críticas para la estabilidad de la red. Así, las consecuentes dinámicas y los roles que cumplen las especies, nos proporcionan un punto de partida para decidir qué especies deberían recibir prioridad en los esfuerzos de conservación, sobre todo en un ambiente con alta diversidad y endemismo como el bosque templado lluvioso de Chiloé.

Palabras claves:

Red planta-herbívoro, especies leñosas, insectos herbívoros, bosque templado.

## Introducción

Las redes de interacciones biológicas son representaciones de la complejidad de vínculos funcionales en un ecosistema y los componentes claves de la biodiversidad (Bascompte, 2010). Para ilustrar las redes ecológicas, las especies se representan como nodos y sus interacciones, son representadas por enlaces entre nodos. Los modelos gráficos de redes han demostrado ser una poderosa herramienta para entender cómo las interacciones entre especies dan forma a las comunidades biológicas y cómo estos sistemas pueden cambiar en el tiempo y espacio (Bascompte, 2010). De hecho, los modelos gráficos de redes ecológicas se han utilizado con éxito para inferir los mecanismos evolutivos y ecológicos que subyacen las interacciones entre especies (Fagundes et al., 2016; Guimarães et al., 2011; Nuismer et al., 2013). La detección de la variación espacial y temporal en las redes ecológicas y la asociación de estas variaciones con los factores ambientales, puede proporcionar información sobre los cambios en las funciones del ecosistema y la solidez del ensamble frente a la extinción y las invasiones (Tylianakis et al., 2007; Tylianakis & Binzer, 2014).

Las redes de interacción ecológica pueden ser analizadas en función de la dinámica de las interacciones en el tiempo, la estructura o topología, entre otras. La mayoría de las medidas de configuración de redes abarcan y complementan las medidas habituales en ecología comunitaria como la diversidad. Además de saber cuántas especies se encuentran en un área local dada y las abundancias de éstas, el conocimiento de sus interacciones es una capa adicional de información en el estudio y cuantificación de la biodiversidad (Delmas et al., 2019). Además, el análisis de los cambios en la estructura de redes ecológicas representan una valiosa herramienta para analizar las consecuencias de los cambios de diversidad y composición de especies causados

por las perturbaciones humanas (Benítez-Malvido et al., 2016). Por ejemplo, se han reportado cambios importantes en la estructura de la red de interacciones en respuesta a gradientes de sucesión secundaria (Villa-Galaviz et al., 2012), episodios de calentamiento global (Bähner et al., 2017), invasión de especies exóticas (Falcão et al., 2010) y la modificación del hábitat (Tylianakis et al., 2007). Después de todo, las redes de interacciones biológicas son una característica definitoria del nicho de cada especie, ya que no existe ningún organismo individual que no participe en algún tipo de interacción interespecífica ecológicamente relevante durante su vida (Hutchinson et al., 2019).

#### Propiedades e importancia de las redes tróficas

Para comprender el impacto de las redes de interacción sobre la dinámica de una comunidad, se deben abordar dos cuestiones básicas: describir la arquitectura de las redes ecológicas y explicar cómo dicha arquitectura influye en los procesos de extinción o persistencia de las especies (Bascompte, 2010). Tradicionalmente, la mayoría de las redes tróficas se han descrito como redes "binarias", con enlaces tróficos entre taxones identificados como presentes o ausentes (Bascompte, 2010). Estas representaciones relativamente simples de las redes tróficas permiten el cálculo de un conjunto de atributos que se pueden correlacionar con las funciones del ecosistema (Medel et al., 2009). El atributo básico del tamaño de la red trófica se mide como el número total de especies del sistema. Las medidas de complejidad incorporan el número de enlaces tróficos en términos de densidad de enlace o conectancia. Una medida central de la estructura de todas las redes es como varía el número de conexiones o el número de especies que interactúan o "distribuciones de grados" que, generalmente, tienen una forma exponencial

que indica que la mayoría de las rutas de energía que fluyen a través de las redes tróficas atraviesan relativamente pocas especies (Stouffer et al., 2005).

Las redes de interacción antagonica (*e.g.* depredación) se caracterizan a menudo por su modularidad, señalando una tendencia a la división de la red en subgrupos (Olesen et al., 2007), contraria al anidamiento, que describe la tendencia de las especies especialistas a interactuar con un subconjunto de especies generalistas (Bascompte et al., 2003). Se ha demostrado que estas características de red que representan la partición de recursos y la organización de enlaces influyen en la coexistencia de las especies y la estabilidad de la comunidad que conforma la red (Delmas et al., 2019; Thébault & Fontaine, 2010). Sin embargo, rara vez se puede reconstruir completamente la red de interacciones en un ecosistema y caracterizar su estructura debido al muestreo incompleto de la diversidad y las limitaciones técnicas para corroborar las interacciones entre las especies (García-Robledo et al., 2013).

Se ha sugerido que las especies altamente conectadas dentro de las redes tróficas pueden ser definidas como especies claves (Solé & Montoya, 2001), pues entre más vínculos tróficos tenga una especie con otras especies en una red alimentaria, más potencial tiene para afectar la estructura de la comunidad si se produce una extinción (Dunne et al., 2002a). Las comunidades altamente conectadas y con menor conectancia tenderán a ser más robustas a las pérdidas de especies y las pérdidas (o extinciones) aleatorias de especies tenderán a tener menos efectos en las redes tróficas que las pérdidas de especies que poseen muchas conexiones tróficas (Dunne et al., 2002a). A pesar de la importancia de las interacciones planta-herbívoro y las funciones ecológicas asociadas a estas interacciones (*e.g.* ciclado de nutrientes), la mayoría de los estudios se han centrado en medidas tradicionales de población y de la comunidad de plantas y

herbívoros, como son la abundancia y la diversidad de especies (Wirth et al., 2008). Sin embargo, estos descriptores pueden ignorar importantes cambios o variación de la fuerza de las interacciones entre especies y su relación con el funcionamiento de los ecosistemas, ya que las interacciones entre las especies dependen de su co-ocurrencia en el espacio y en el tiempo (Tylianakis et al., 2007, 2010) más aún, estos descriptores suelen no ser suficientes cuando el ecosistema de estudio es afectado por la fragmentación y pérdidas de biodiversidad, como ocurre en el bosque templado de Chile (Armesto et al., 1998).

#### Importancia de ecosistemas fragmentados

Está fuera de toda duda que los cambios inducidos por la fragmentación de hábitats afectan la abundancia y la riqueza de insectos y plantas (Didham et al., 1996). No obstante, dentro del ecosistema del bosque templado siempreverde chileno, las investigaciones sobre interacciones planta-herbívoro, con foco en los insectos, son escasas. Una limitante fundamental para el desarrollo de este tipo de estudios ha sido la escasez de información sobre las redes de interacciones planta-herbívoro en las comunidades de bosque (Ashworth & Hoganson, 1987), a pesar de su potencial importancia práctica y conceptual para la estructura y funciones del ecosistema (Valladares et al., 2006). Es por esto que se hace necesario que los estudios comiencen por una caracterización de las interacciones en un lugar singular como es el caso del bosque templado de la Isla de Chiloé, debido a al conocimiento de la historia del impacto humano en la fragmentación del hábitat en esta área (Jaña et al., 2006). Por lo tanto, las siguientes preguntas abordarán la red de interacción planta-herbívoro basada en un conjunto de fragmentos de bosque templado lluvioso de Chiloé de composición florística similar, pero que difieren en área y arreglo espacial.

Las preguntas generales de este estudio son:

1. ¿Cuál es la identidad de las especies de insectos herbívoros en el bosque y cuáles son sus plantas consumidas vinculantes?
2. ¿Cuál es la estructura y las propiedades que caracterizan la red que conforman estas plantas y herbívoros?
3. ¿Cuál es la relación que hay entre el tamaño de la red versus la conectancia cuando se incluyen datos de la red planta-herbívoro de Chiloé junto con los datos disponibles en la literatura?

Los objetivos planteados son:

1. Identificar a las especies de insectos herbívoros y las especies de plantas que ellos consumen mediante observaciones empíricas. Es decir, construir la red de interacciones con una base sólida en observaciones de campo.
2. Desarrollar un modelo de la red de interacciones y describir las propiedades básicas de la red planta-herbívoro en los fragmentos de bosque templado de la isla de Chiloé (modularidad, anidamiento, conectancia y distribución de grado).
3. Determinar la relación que hay entre el tamaño de la red versus la conectancia cuando se incluyen datos de la red planta-herbívoro de Chiloé junto con los datos disponibles en la literatura

## Metodología

### Área de estudio

Esta investigación se llevó a cabo en la Estación Biológica Senda Darwin (EBSA), de aproximadamente 115 hectáreas, situada unos 20 kilómetros al norte de Ancud. Es un área protegida y centro de investigación inmerso en el paisaje rural del norte de la Isla de Chiloé (42°53' S, 73°40' O). En los boques siempreverdes de la EBSA son frecuentes especies arbóreas como *Drimys winteri*, *Saxegothaea conspicua*, *Amomyrtus luma*, *A. meli*, *Weinmannia trichosperma*, *Nothofagus nítida*, y *Podocarpus nubigenus* y en el sub-dosel y sotobosque *Tepualia stipularis*, *Desfontainia fulgens*, *Raukaua laetevirens* y *Chusquea quila* (Albornoz et al., 2013; Perez-Quezada et al., 2018) (Tabla 1). El clima prevalente es húmedo-templado con una fuerte influencia oceánica, donde los promedios anuales de temperatura y precipitación son de 10° C y 2,110 mm, respectivamente (Carmona et al., 2010).

Tabla 1: Principales especies leñosas arbóreas del área estudio, listadas en orden alfabético. Es importante mencionar que estas especies no presentan una abundancia equitativa, siendo las especies *Drimys winteri*, *Tepualia stipularis* y *Eucryphia cordifolia* las más representativas.

Especie	Familia
<i>Amomyrtus</i> sp. (Molina) D. Legrand & Kausel	Myrtaceae
<i>Caldcluvia paniculata</i> Cav. (D. Don)	Cunoniaceae
<i>Drimys winteri</i> J. R. Forst. & G. Forst.	Winteraceae

<i>Eucryphia cordifolia</i> Cav.	Cunoniaceae
<i>Gevuina avellana</i> Molina	Proteaceae
<i>Nothofagus nitida</i> (Phil.) Krasser	Nothofagaceae
<i>Podocarpus nubigenus</i> Lindl.	Podocarpaceae
<i>Raukaua laetevirens</i> (Gay) Frodin	Araliaceae
<i>Saxegothaea conspicua</i> Lindl.	Podocarpaceae
<i>Tepualia stipularis</i> (Hook & Arn.) Griseb	Myrtaceae
<i>Weinmannia trichosperma</i> Cav.	Cunoniaceae

El paisaje actual en esta parte de la isla ha sido moldeado por el uso generalizado del fuego para despejar terrenos con el fin de crear pastizales y favorecer algunas formas de agricultura o pastoreo desde el siglo pasado hasta hoy, seguido por la recolección de leña (Willson & Armesto, 1996). La vegetación actual es un mosaico de áreas deforestadas cubiertas por praderas y fragmentos remanentes de bosques lluviosos de hoja ancha perenne (mezcla de especies del Bosque Valdiviano y Nordpatagónico), que incluyen una mezcla de árboles de coníferas y angiospermas con diferentes tipos de frutos y modos de dispersión de semillas (Jaña et al., 2006). En este sitio de estudio, después de los incendios usados como forma de limpiar el terreno, los fragmentos de bosque abarcan parches desde los 0,03 m<sup>2</sup> hasta los 160 m<sup>2</sup> (Albornoz et al., 2013; Jaña et al., 2006), y para esta investigación, se estudió a la comunidad de especies leñosas del área de estudio asociadas a 21 fragmentos de bosque remanentes que presentaron distintas áreas

en un paisaje de 51,1 hectáreas (30,5 hectáreas de bosque continuo y 20,6 hectáreas de renoval y/o fragmentos) (Carmona et al., 2010). Se consideró la distribución espacial, formas y distancias de aislamiento de los parches en donde se hizo un catastro de los invertebrados herbívoros que se asociaron a estas especies leñosas. Para ello, se realizó un censo arbóreo en cada uno de los 21 parches de vegetación identificados en el paisaje (Albornoz et al., 2013; Perez-Quezada et al., 2018) (Tabla 1).

Una propiedad relevante del ensamble de especies arbóreas del área, en el contexto de las interacciones con insectos herbívoros, es que se trata de un conjunto de géneros casi todos representados localmente por una sola especie. Sólo las familias Cunoniaceae, Myrtaceae y Proteaceae tienen más de una especie (Armesto et al., 2011). Esta limitada diversidad a nivel de género arbóreo podría limitar la diversidad de insectos herbívoros y exhibir restricciones entre las especies.

#### Métodos de captura de insectos herbívoros

Debido a que en este ambiente el ciervo enano *Pudu puda* (Cervidae) es escaso y los roedores son preferentemente granívoros en praderas (Figuroa & Castro, 2000), el estudio de herbívoros en especies leñosas se enfocó en insectos, abordando dos técnicas básicas para capturar los individuos presentes en las especies arbóreas seleccionadas, desde plántulas (individuos leñosos de 50 cm de alto) hasta adultos: 1. El paraguas: se trata de un paño de tela de 1 metro cuadrado, sostenido por dos varillas atravesadas, de modo que no quede muy tenso sino más bien flojo. Se colocó esta tela bajo las ramas que se golpearon para hacer caer sobre él los insectos que allí se refugiaron. Las plantas fueron golpeadas 10 veces cada una con una vara de madera de 5 cm x 5 cm x 200 cm. Los especímenes que cayeron sobre el paraguas se recogieron con una pinza y

se conservaron en un frasco de plástico con alcohol (80%). 2. Colecta activa: Es una técnica dirigida utilizada para el caso de herbívoros que no fueron capturados por el método anterior. Se realizó una búsqueda de insectos herbívoros en hojas, flores, frutos y en la corteza de árboles con señales de herbivoría (área removida). Los especímenes se colectaron con una pinza y se conservaron en un frasco plástico con alcohol. La identificación de los insectos herbívoros se realizó posteriormente a su captura y preservación en etanol al 80% en el laboratorio de Ecosistemas Terrestres de la Pontificia Universidad Católica de Chile. Las especies se clasificaron posteriormente en gremios o grupos funcionales (defoliador, agallador) siguiendo a Peña (Peña, 1996) y otras monografías disponibles para los invertebrados del área (Angulo et al., 2004; Beéche, 2018; Bocaz & Parra, 2005; Brebi et al., 2011; Camousseight & Vera, 2011; Cigliano, 1999; Elgueta & Arriagada, 1989; Elgueta & Marvaldi, 2006; Grant & Rentz, 1966; Morrone, 1992; Parra et al., 2010; Quintero et al., 2014; Salgado, 1936; Snelling & Hunt, 1975; Valdovinos et al., 2010; Vera & Camousseight, 2006).

Las capturas se concentraron en cuatro muestreos realizados en la temporada primavera-verano 2018 - 2019. Con el fin de estimar la efectividad de las trampas y los esfuerzos de muestreo, se realizó una curva de rarefacción durante los cuatro periodos estacionales de muestreo, esta se llevó a cabo en el programa RStudio (RStudio Cloud) con el paquete vegan, función rarefy. La rarefacción implicó construir una curva suavizada de acumulación de especies mediante un re-muestreo al azar de los datos. Esta curva además de tomar en consideración el número de especies de insectos presentes, tomó en consideración la abundancia relativa de cada una de ellas en la comunidad. Se usó como variable independiente el número de individuos del conjunto de especies herbívoras, y como variable dependiente su riqueza (Gotelli & Colwell, 2001). Es importante aclarar que se consideró a un especie como herbívora cuando fue posible observar

su presencia en las hojas de una especie arbórea ya sea realizando un consumo directamente y/o cuando el individuo se encontraba sobre una parte del follaje que presentaba daño.

#### Construcción de la matriz de interacción

Con la información de campo sobre los insectos herbívoros identificados y sus plantas hospedantes (donde fueron encontrados), se elaboró una matriz de adyacencia en la que se denotó la presencia de interacciones (observación del insecto alimentándose en la planta) con un uno (1) y la ausencia de interacción con un cero (0) (matriz binaria). En las columnas se representaron las especies de plantas y en las filas las especies de insectos herbívoros con los que potencialmente hubo interacción de consumo.

#### Construcción de la red de interacción

Con la información de la matriz, en el software RStudio (RStudio Cloud) se construyó una red de interacciones entre plantas y herbívoros en el bosque siempreverde de Chiloé, estimando con estos datos las respectivas propiedades de red: modularidad, anidamiento, conectancia y distribución de grado. Para esto se utilizaron los paquetes bipartite y NetworkExtinction. Con el paquete bipartite, la función `networklevel`, se calculó la modularidad como el número de módulos que resultan de la construcción de la red. En el caso del anidamiento se entregan valores de la temperatura de la matriz, la cual registra datos que van desde 0 (alto anidamiento) a 100 (bajo anidamiento) (Rodríguez-Gironés & Santamaría, 2006). Para esto se reorganizan las filas y las columnas de la matriz de acuerdo con un orden decreciente de  $k$  (número de interacciones por especie). Luego, se calculó una isóclina para la matriz donde se obtiene la distancia de cada interacción a esta isóclina y los valores se promediaron para obtener la temperatura. Por último,

la función calculó la conectancia dentro de la red como la fracción de interacciones registradas con respecto al total posible de interacciones según la ecuación 1:

$$\text{Conectancia} = \frac{\text{Interacciones registradas}}{\text{Riqueza de plantas} \times \text{Riqueza de herbívoros}} \text{ (ecuación 1)}$$

Con el paquete NetworkExtinction se obtuvo la distribución de grado de la red. En este caso la función exportó tres resultados principales: 1, una lista con los valores de distribución de grados de la red y con el valor de cada modelo de ajuste (ya sea distribución exponencial, ley de potencia o distribución truncada); 2, una lista con los resultados de cada modelo y el AIC de los modelos de distribución y 3, un gráfico de la distribución de grados con los modelos ajustados.

Relación entre el tamaño de la red y la conectancia

Para obtener la relación que se presenta entre el tamaño de la red y la conectancia en redes plantas-herbívoro se utilizó además de los datos obtenidos en esta investigación, el material suplementario del artículo científico de Thébault and Fontaine (Thébault & Fontaine, 2010), en el cual se dispone de 23 redes planta-herbívoro. Con estos datos se procedió a graficar en el programa RStudio la relación entre el tamaño de la red versus la conectancia (paquete ggplot).

## Resultados

En los cuatro meses de estudio se capturaron 532 herbívoros individuos en total, entre los cuales se encontraron 29 especies y 2 morfoespecies de insectos (Tabla 2), los cuales interactuaron con 11 especies de árboles (Tabla 3). La búsqueda activa condujo al encuentro de larvas del orden díptera únicamente y todas las otras especies y morfoespecies encontradas fueron gracias al muestreo realizado mediante la técnica del paraguas. Con estos datos, se calculó una curva de rarefacción para el área de estudio, donde no se presentó una asíntota marcada debido a que existe una alta proporción de especies que tienen una baja abundancia relativa en la comunidad. Se estimó además que el número de individuos que se requiere coleccionar para reconocer una especie nueva es de 76, asumiendo así que el muestreo realizado cumple con los parámetros necesarios para tener una representatividad adecuada del área de estudio (Figura 1).

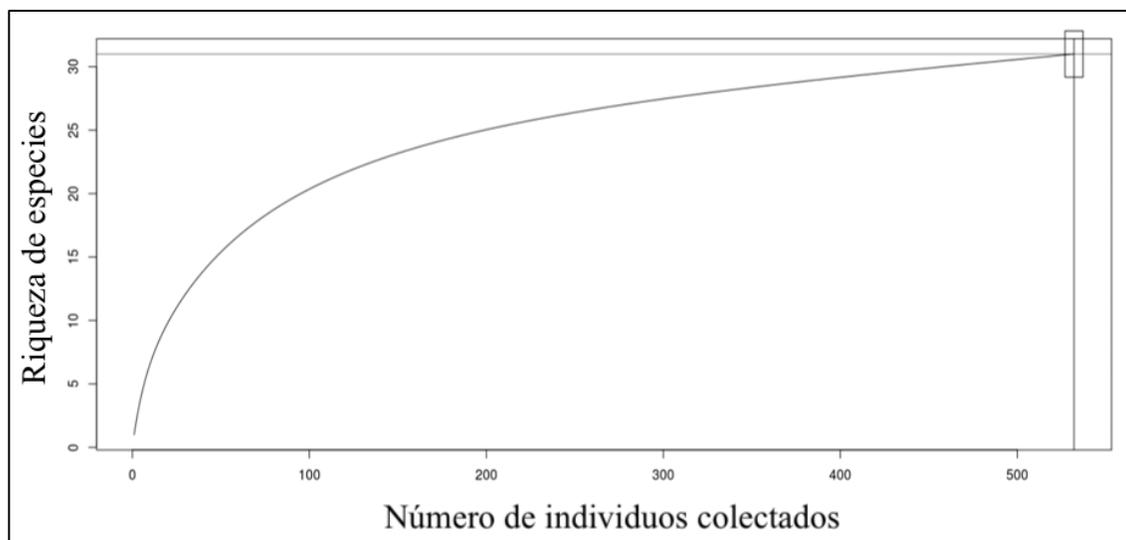


Figura 1: Curva de rarefacción de especies herbívoras, donde se muestra la cantidad de individuos colectados en los meses de muestreo en los años 2018-2019.

En este análisis, el insecto herbívoro registrado con mayor frecuencia correspondió a *Protopsilapha sp.* (Coleóptera) 18,42%, seguido en segundo lugar, *Lasiophanes picinus* (Himenóptera) 17,48% y tercero *Cyphon sp.* (Coleóptera) 15,78%. Respecto a *Protopsilapha sp.*, se puede señalar que, en el muestreo realizado en el mes de febrero en el área de estudio, esta especie registró el mayor número de individuos colectados con un total de 44. En cuanto a *Lasiophanes picinus*, registró su mayor número de colectas en el mes de enero con un total de 31 individuos, mientras que *Cyphon sp.*, registró su máximo con un total de 27 individuos en el mes de enero, estando las tres especies presentes en los cuatro meses de colecta.

Tabla 2: Detalle del orden y familia de los invertebrados herbívoros de la clase Insecta recolectados en las especies arbóreas del bosque siempreverde de estudio. Cuando no se logró identificar la especie, se llegó a género o familia, donde sp 1 y sp 2 hacen referencia a los morfotipos.

Orden	Familia	Especie	Abundancia
Coleóptera	Belidae	<i>Trichophthalmus miltomerus</i>	6
	Chrisomelidae	<i>Protopsilapha sp.</i>	98
		<i>Aegorhinus nodippenis.</i>	5
	Elateridae	<i>Listroderes sp.</i>	1
		<i>Deromecus sp.</i>	12
		<i>Somomecus sp.</i>	11

	Leiodidae	<i>Nemadiopsis</i> sp.	5
	Mordellidae	<i>Mordella</i> sp.	3
	Scirtidae	<i>Cyphon castaneus</i>	8
		<i>Cyphon</i> sp.	84
Díptera	Cecidomyiidae	sp 1	60
Himenóptera	Formicidae	<i>Araucomyrmex</i> sp.	1
		<i>Camponotus distinguendus</i>	16
		<i>Lasiophanes hoffmanni</i>	31
		<i>Lasiophanes picinus</i>	93
		<i>Myrmelachista mayri</i>	4
		<i>Tapinoma antarcticum</i>	4
Lepidóptera	Depressariidae	<i>Doina arriagadai</i>	1
		<i>Doina</i> sp.	9
		<i>Magniophaga</i> sp.	1
	Geometridae	sp 2	19
		<i>Euclidiodes chiloensis</i>	11

		<i>Euclidiodes</i> sp.	2
		<i>Psilaspilates</i> sp.	10
		<i>Syncirsodes</i> sp.	19
	Saturnidae	<i>Ormiscodes nigrosignata</i>	1
Ortóptera	Tristiridae	<i>Tropidostethus angusticollis</i>	1
		<i>Cosmophyllum</i> sp.	3
	Diapheromeridae	<i>Heteronemia</i> sp.	1
Plecóptera	Notonemouridae	<i>Austronemoura flintorum</i>	6
		<i>Neonemoura barrosi</i>	6
Total			31

Tabla 3: Abundancia de las especies arbóreas en el área estudio mencionadas en la Tabla 1, donde se especifica que el número de individuos por especie no es equitativo.

Especie	Abundancia
<i>Amomyrtus</i> sp.	18
<i>Caldcluvia paniculata</i>	20

<i>Drimys winteri</i>	54
<i>Eucryphia cordifolia</i>	30
<i>Gevuina avellana</i>	8
<i>Nothofagus nitida</i>	10
<i>Podocarpus nubigenus</i>	12
<i>Raukaua laetevirens</i>	9
<i>Saxegothaea conspicua</i>	2
<i>Tepualia stipularis</i>	33
<i>Weinmannia trichosperma</i>	5
Total	201

Con los datos de terreno se construyó la matriz de interacciones entre las especies de plantas y las especies de herbívoros. Esta matriz representa en sus columnas a las especies arbóreas y en sus filas a los insectos herbívoros (Tabla 4).

Tabla 4: Matriz de interacciones para especies del bosque templado siempreverde de Chiloé, en la EBSD, una comunidad de plantas leñosas (P) y herbívoros foliares (HF) con P= 11 especies arbóreas leñosas (columnas) y HF= 29 especies y 2 morfoespecies de herbívoros foliares (filas) identificados en colectas de campo. Los números en las casillas indican la cantidad de veces que se observó la interacción de consumo. Riqueza de interacciones en el sistema estudiado= 124. Abundancia de interacciones = 532 interacciones totales observadas en el terreno.

Especie	<i>Amomyrtus</i> <i>sp.</i>	<i>Caldcluvia</i> <i>paniculata</i>	<i>Drimys</i> <i>winteri</i>	<i>Eucryphia</i> <i>cordifolia</i>	<i>Gevuina</i> <i>avellana</i>	<i>Nothofagus</i> <i>nitida</i>	<i>Podocarpus</i> <i>nubigenus</i>	<i>Raukaua</i> <i>laetevirens</i>	<i>Saxegothaea</i> <i>conspicua</i>	<i>Tepualia</i> <i>stipularis</i>	<i>Weinmannia</i> <i>trichosperma</i>
<i>Aegorhinus</i> <i>nodipennis</i>	0	1	2	0	0	1	0	0	0	1	0
<i>Araucomyrmex</i> <i>sp.</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Austronemoura</i> <i>flintorum</i>	0	0	4	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Camponotus</i> <i>distinguendus</i>	0	0	9	2	0	0	0	4	0	0	1

<i>Cecidomyiidae</i> (sp 1)	0	0	56	0	0	1	1	1	0	1	0
<i>Cosmophyllum</i> sp.	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>Cyphon</i> <i>castaneus</i>	1	1	3	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>Cyphon</i> sp.	5	4	27	16	1	4	4	10	0	13	0
<i>Deromecus</i> sp.	0	0	6	3	0	0	0	1	0	1	1
<i>Doina</i> <i>arriagadai</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Doina</i> sp.	0	0	8	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Euclidiodes</i> <i>chiloensis</i>	0	3	3	2	0	0	1	0	1	1	0
<i>Euclidiodes</i> sp.	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Geometridae</i> (sp 2)	1	3	12	3	0	0	0	0	0	0	0





Con los datos obtenidos de la matriz de interacciones (Tabla 4) se graficó la red de interacciones entre plantas y herbívoros donde las interacciones son mostradas como enlaces o líneas de conexión (Figura 2). En la izquierda de la gráfica se representan las especies de insectos herbívoros y en la derecha se representan las especies arbóreas. Las líneas representan que existe una relación de consumo, mientras que el ancho de las líneas representa la abundancia de dicha interacción en el área de estudio.

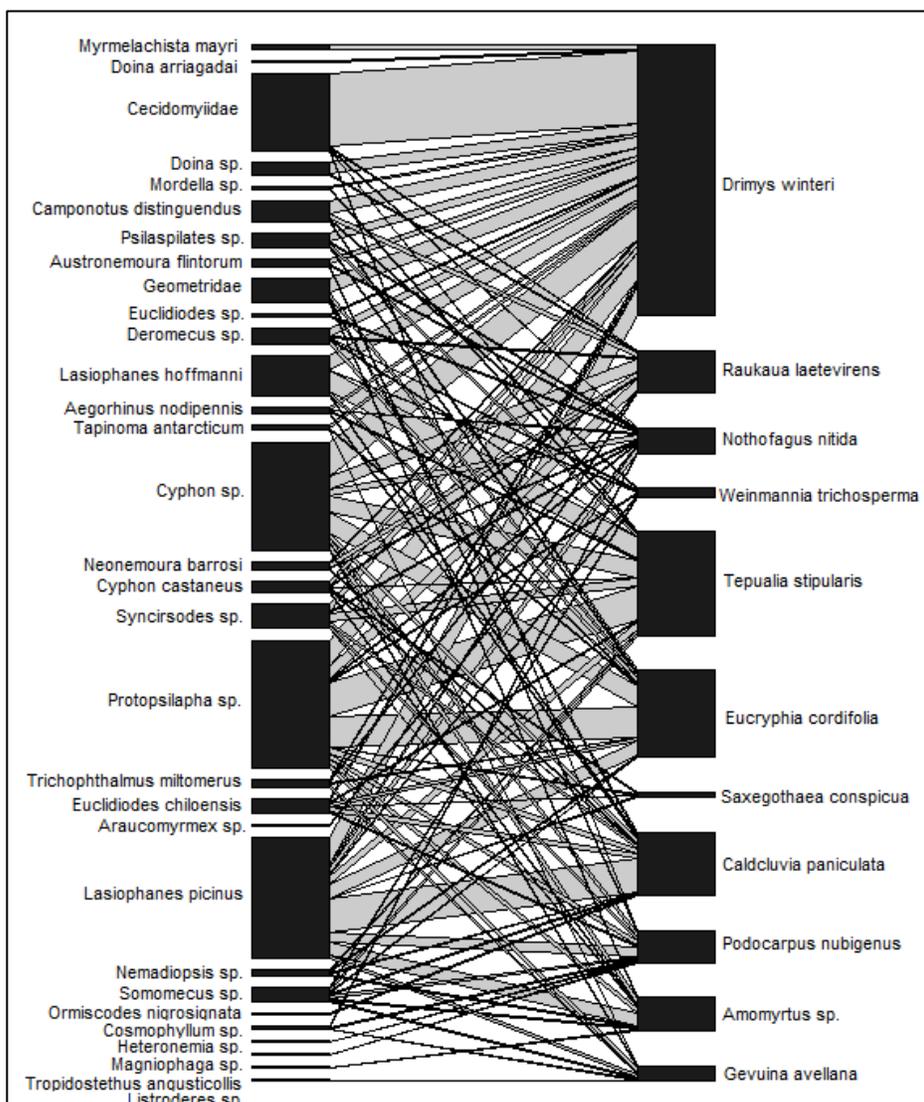


Figura 2: Grafo bipartito que ilustra las interacciones entre plantas (especies arbóreas) y herbívoros del bosque fragmentado en la EBSD en la isla de Chiloé. En la izquierda se muestran los nombres de los insectos herbívoros y a la derecha los nombres de las plantas consumidas.

La red de planta-herbívoro del bosque siempreverde de Chiloé exhibió un único módulo con una estructura de interacción anidada de valor 26,01. Por su parte, la conectancia, que incorpora el número de enlaces tróficos entre plantas e insectos, registró un valor de 0,35 o un 35% de las conexiones totales potenciales en la red.

Con la función distribución de grado en el programa RStudio, se calculó la distribución acumulada del número de enlaces promedio que tiene cada especie en la red trófica. Luego, la distribución observada se ajustó a los modelos de distribución exponencial, ley de potencia y distribución truncada. Los resultados de esta función se muestran en la Figura 3 y en la Tabla 5. El gráfico muestra la distribución de grado observada en una escala log-log que se ajusta a los tres modelos mencionados anteriormente. La Tabla 5 muestra la información del modelo ajustado, ordenada según el criterio de información de Akaike (AIC) descendente, es decir, el modelo de la primera fila es la distribución más probable, seguido de la segunda y finalmente la tercera distribución. En este caso, la distribución exponencial sería el mejor modelo, seguido por la ley de potencia y finalmente el modelo de distribución truncada (Figura 3).

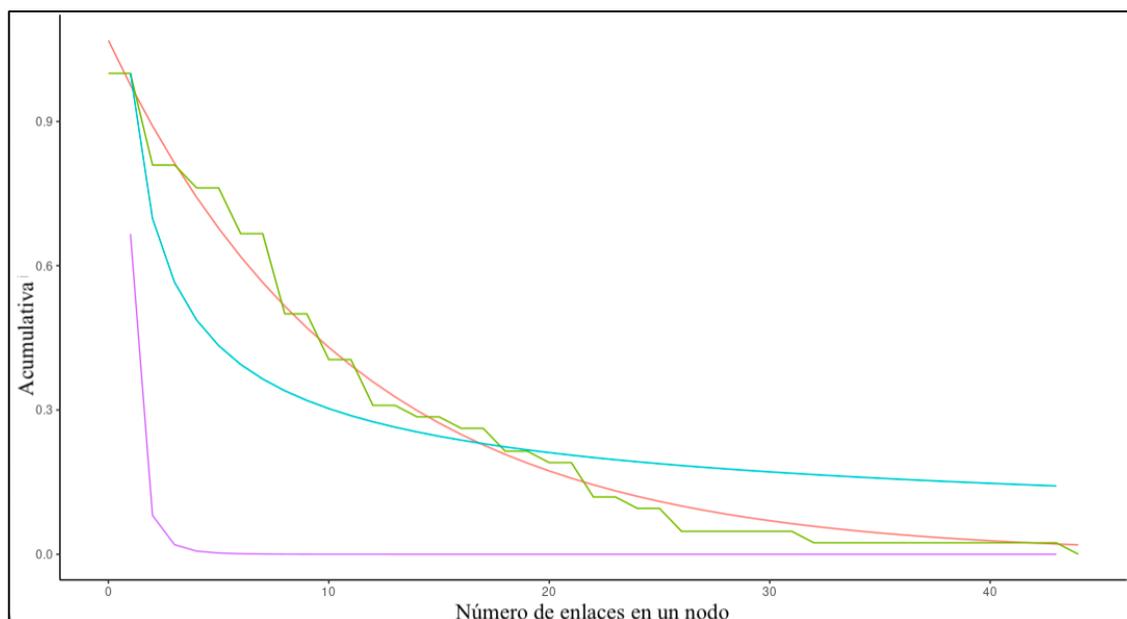


Figura 3: Valores ajustados a cada modelo, versus los observados de la distribución de grados. El eje x es el número de enlaces en un nodo y el eje y es la proporción de nodos que tienen a lo menos esa cantidad de enlaces. La línea verde muestra los valores observados, las líneas roja,

celeste y morada muestran los valores ajustados para la distribución exponencial, ley de potencia y distribución truncada, respectivamente.

Tabla 5: Análisis de selección de modelos con AIC descendiente. La primera columna muestra las medidas de criterios de información de Akaike (AIC). La segunda columna indica el mejor modelo de cada distribución que se seleccionó.

Valor de AIC	Modelo
-169	Exponencial
-46,3	Ley de potencia
82,1	Distribución truncada

Al graficar el tamaño de la red versus la conectancia se obtuvo una relación inversa con un valor de  $r^2 = 0,2515$ . Cada uno de los puntos representan hábitats distintos los cuales abarcan bosques tropicales, pastizales y humedales sus principales. Además en cada punto se representas gremios que abarcan defoliadores, agalladores y succionadores entre otros (Thébault & Fontaine, 2010) (Figura 4).

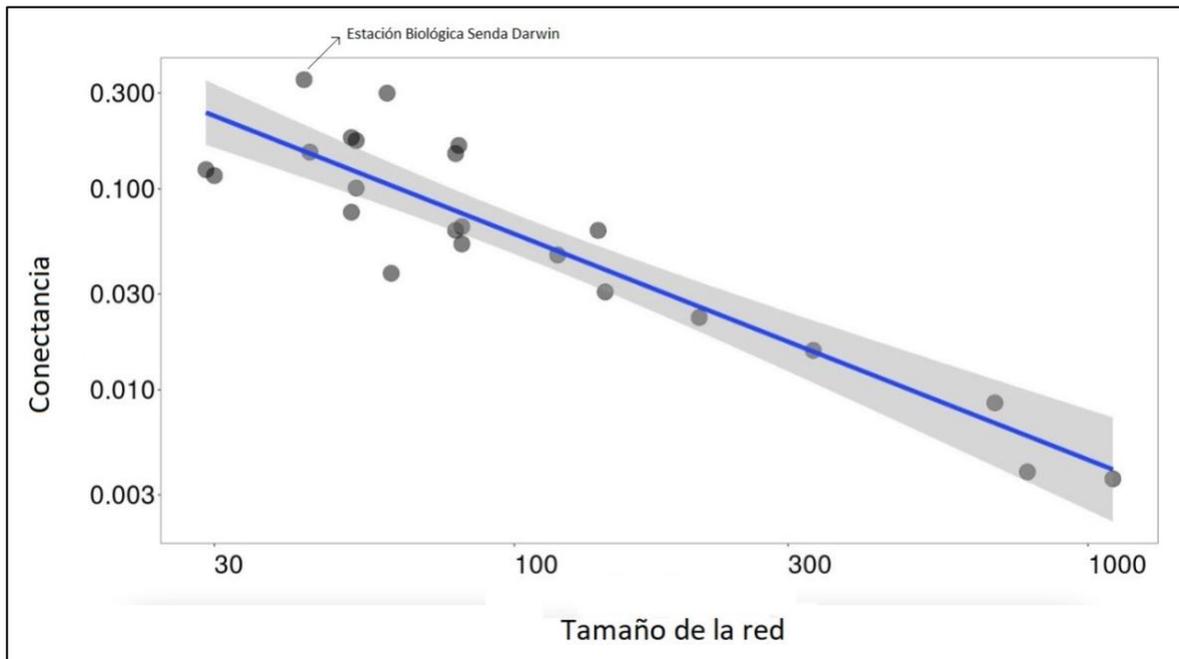


Figura 4: Relación entre el tamaño de la red y la conectancia de 24 redes planta-herbívoro.

Valor de intervalo de confianza alfa: 0,5. La flecha señala el punto específico de los datos de esta investigación (Estación Biológica Senda Darwin).

## Discusión

Los bosques templados de la isla de Chiloé se caracterizan por un alto grado de endemismo a nivel de especie, presentando alrededor de un 34% de géneros de especies de plantas leñosas que son endémicas de la región, con escasa diversidad a nivel de especie por género. Dentro de los ecosistemas de bosques templados, esta flora presenta una alta dependencia de interacciones mutualistas con animales, debido a que más de un 85% de especies de plantas son polinizadas o dispersadas por animales (Aizen & Ezcurra, 1998; Armesto & Rozzi, 1989). Sin embargo, los estudios a la fecha sólo habían descrito las asociaciones de esta flora arbórea en interacciones mutualistas (Arroyo et al., 1996; Smith-Ramírez & Armesto, 1994) pero no existía información sobre sus insectos herbívoros (Albornoz, 2009), por lo que nuestro estudio es un importante paso para entender la red total de interacciones en este ecosistema.

Se considera que la conservación de los bosques templados del sur de Sudamérica constituye una prioridad global, por su endemismo y pérdida de hábitats (Myers et al., 2000; Willson & Armesto, 1996). Sin embargo, a pesar de su importancia, la diversidad biológica de los bosques de Chiloé sigue siendo amenazada por perturbaciones antropogénicas importantes como la fragmentación y la tala indiscriminada (Jaña et al., 2006).

Los escasos estudios entre plantas y herbívoros en el bosque templado de Chile a la fecha, habían sido en su mayoría locales, dirigidos a comunidades particulares de plantas, cuya comparación o análisis a nivel regional estaba obstaculizado por las muchas especies no identificadas de herbívoros que generalmente contienen, y por que la identificación de los especímenes en el campo y sus nombres científicos debían ser confirmados (Salgado-Luarte & Gianoli, 2011). Además, la riqueza de especies de las comunidades de herbívoros asociados a una especie de

planta hospedera era difícil de estimar debido a la gran cantidad de especies raras o innominadas. Por lo tanto, existían más estudios sobre la especificidad del herbívoro que sobre su riqueza de especies (Ashworth & Hoganson, 1987; Salgado-Luarte & Gianoli, 2010, 2012). Nuestro estudio sugiere que los factores locales, especialmente la disponibilidad de recursos como follaje joven o la biomasa vegetal en general y la presencia de otros enemigos o depredadores, pueden ser más importantes en la determinación de la riqueza de herbívoros locales que la riqueza histórica o regional de las especies de plantas (Simonetti et al., 2007), estimando que el número de especies herbívoras encontradas por árbol es reflejo de su abundancia en el sitio de estudio, mas allá de que sea un tipo de relación prohibida o permitida como sucede en el caso de las interacciones mutualistas (Bascompte & Jordano, 2008).

En general, los parámetros estructurales de las redes de interacción planta-herbívoro están dominados por las especies generalistas, pero también son espacial y temporalmente dinámicos, influenciados por la estacionalidad, diferencias en la complejidad del hábitat y variaciones de la disponibilidad de recursos tróficos (Lewinsohn et al., 2006; Prado & Lewinsohn, 2004; Thébault & Fontaine, 2010). Sin embargo, esto no cambia la dominancia de especies generalistas (Albornoz, 2009).

La distribución de grado y el anidamiento están asociados por lo general a la robustez de la red de interacciones contra la pérdida aleatoria de especies, pero también con la sensibilidad a la eliminación de especies muy conectadas (Medel et al., 2009), como es el caso en este estudio de *D. winteri*. La red planta-herbívoro construida en esta investigación, presentó un patrón de conectividad descrito por una distribución de grado acumulada en forma exponencial (Figura 3), lo que sugiere una menor vulnerabilidad frente a la eliminación de los nodos más conectados

en comparación con la distribución que exhibe una ley de potencia, descrita por ejemplo para interacciones mutualistas (Dunne et al., 2002). Si bien, todas las distribuciones son sensibles a la pérdida de especies altamente conectadas, el grado de sensibilidad varía en base a esta proporción, siendo la ley de potencia quien presenta mayor vulnerabilidad ante el hecho de poseer menor proporción de nodos altamente conectados (Dunne et al., 2002). Esto indica que las comunidades estudiadas exhiben una estructura de interacciones que les permite enfrentar un cierto número de extinciones aleatorias, por lo que pueden resistir perturbaciones antropogénicas como la fragmentación del hábitat.

Es importante mencionar que la red de interacción planta-herbívoro estudiada exhibió una estructura anidada, lo cual significa que las especies generalistas de la red están conectadas tanto con especialistas como con generalistas, mientras que las especies especialistas están mayoritariamente conectadas a especies generalistas, contrariamente a lo observado en las redes de herbivoría descritas para el bosque tropical (López-Carretero et al., 2014), las cuales tienden a mantener una estructura con varios módulos. Es por esto por lo que el estudio de redes de herbivoría en ambientes templados, como el aquí realizado, son importantes para desarrollar una comprensión más completa de los procesos involucrados en esta interacción antagónica que hasta ahora solo habían mostrado patrones de modularidad y no de anidamiento (Cagnolo et al., 2011; López-Carretero et al., 2014).

En cuanto a la relación entre el tamaño de la red y la conectancia que existe en las redes planta-herbívoro en la cual se incluyen el punto de la red descrita en este capítulo, se puede observar que a medida que las redes crecen en número de especies, disminuye la conectancia y la red se estabiliza (Dunne et al., 2002). Este es un patrón muy general en redes ecológicas de especies

que interactúan de manera trófica y puede ser explicado debido a la alta especificidad que va aumentando al incrementar el número de especies lo que vuelve más robusto al sistema (Valladares et al., 2012).

La red descrita en esta investigación presenta la conectancia más alta, pero dentro de los valores estimados y descritos para interacciones de consumo en la literatura (Thébault & Fontaine, 2010). Una posible explicación es el área de estudio en sí, la cual abarca un ambiente de bosque fragmentado que se encuentra en proceso de recuperación a diferencia de los otros estudios en donde esta no es una variable por considerar. Por tanto, se proyecta que, con datos a largo plazo del sitio de estudio, en donde cada vez más el bosque se conecte y aumente en área, la conectancia disminuirá debido al número de especies que se espera incremente, lo que daría como resultado un valor de conectancia más cercano al reportado en la literatura.

## Conclusión

La comprensión de la comunidad de interacciones entre insectos herbívoros y plantas tiene relevancia para la conservación de la biodiversidad, por ejemplo, los análisis de la red trófica nos permiten identificar especies críticas para la estabilidad de la red (Zhu et al., 2019).

Estudiamos un sistema de interacciones tróficas planta-herbívoro en la Estación Biológica Senda Darwin en la isla de Chiloé y encontramos una gran diversidad de especies de insectos que consumen brotes foliares de las especies arbóreas para cumplir su ciclo de vida, constituyendo una comunidad compleja de 29 especies y 2 morfoespecies de 15 familias pertenecientes a 6 órdenes de insectos. El conjunto de toda la comunidad de herbívoros se caracterizó por interacciones tróficas altamente generalistas, representadas principalmente por especies que exhibían altos niveles de conectancia (Figura 2).

Los avances del conocimiento de este sistema en el futuro inmediato se pueden estimular de dos maneras: primero, necesitamos mayor número de estudios exhaustivos de matrices de insectos consumidores de plantas en las que se puedan poner a prueba y confirmar las interacciones tróficas individuales. Estos estudios producirán mejores descripciones de la estructura de los ensambles de herbívoros y mayor sustento sobre su organización espacial y funcional. En segundo lugar, debemos desarrollar estudios comparativos de amplio alcance, debido a que las preguntas más generales que aún quedan por responder (tales como, ¿qué determina los patrones de consumo de los herbívoros sobre las especies vegetales?) con las cuales se inauguró este campo de investigación (Coley, 1983), no se pueden resolver sin un trabajo comparativo a escala regional y de colaboración a gran escala en distintos bosques de Chile, lo que nos muestra los alcances biogeográficos que deben ser abordados en investigaciones futuras.

## Bibliografía

- Aizen, M., & Ezcurra, C. (1998). High incidence of plant-animal mutualisms in the woody flora of the temperate forest of southern South America: biogeographical origin and present ecological significance. *Ecología Austral*, 8(2), 217–236.
- Albornoz, A. (2009). *Análisis de interacciones planta-polinizador mediante teoría de redes de un bosque siempreverde en Ancud, Región de Los Lagos*. Universidad de Chile.
- Albornoz, F., Gaxiola, A., Seaman, B. J., Pugnaire, F. I., & Armesto, J. J. (2013). Nucleation-driven regeneration promotes post-fire recovery in a Chilean temperate forest. *Plant Ecology*, 214(5), 765–776. <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0206-x>
- Angulo, A. O., Lemaire, C., & Olivares, T. S. (2004). Catálogo crítico e ilustrado de las especies de la familia Saturniidae en Chile (Lepidoptera: Saturniidae). *Gayana (Concepción)*, 68(1), 20–42. <https://doi.org/10.4067/s0717-65382004000100003>
- Armesto, J. J., Díaz-Forestier, J., Tejo, C., & Celis-Diez, J. L. (2011). *Botánica Ecológica, guía de campo de la flora leñosa de Chiloé*. Instituto de Ecología y Biodiversidad.
- Armesto, J. J., & Rozzi, R. (1989). Seed Dispersal Syndromes in the Rain Forest of Chiloé: Evidence for the Importance of Biotic Dispersal in a Temperate Rain Forest. *Journal of Biogeography*, 16(3), 219. <https://doi.org/10.2307/2845258>
- Armesto, J. J., Rozzi, R., Smith-Ramírez, C., & Arroyo, M. T. K. (1998). Conservation Targets in South American Temperate Forests. *Science*, 282(5392), 1271–1272. <https://doi.org/10.1126/science.282.5392.1271>

- Arroyo, M. T. K., Riveros, M., Peñaloza, A., Cavieres, L., & Faggi, A. M. (1996).  
Phytogeographic Relationships and Regional Richness Patterns of the Cool Temperate  
Rainforest Flora of Southern South America. In *High-latitude rainforests and associated  
ecosystems of the west coast of the Americas* (pp. 134–172). Springer, New York, NY.  
[https://doi.org/10.1007/978-1-4612-3970-3\\_8](https://doi.org/10.1007/978-1-4612-3970-3_8)
- Ashworth, A. C., & Hoganson, J. W. (1987). Coleoptera Bioassociations Along an Elevational  
Gradient in the Lake Region of Southern Chile, and Comments on the Postglacial  
Development of the Fauna. *Annals of the Entomological Society of America*, 80(6), 865–  
895. <https://doi.org/10.1093/aesa/80.6.865>
- Bähner, K. W., Zweig, K. A., Leal, I. R., & Wirth, R. (2017). Robustness of plant–insect  
herbivore interaction networks to climate change in a fragmented temperate forest  
landscape. *Bulletin of Entomological Research*, 107(5), 1–10.  
<https://doi.org/10.1017/S0007485317000062>
- Bascompte, J. (2010). Structure and dynamics of ecological networks. *Science*, 329(5993),  
765–766. <https://doi.org/10.1126/science.1194255>
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2008). Redes mutualistas de especies. *Investigación y Ciencia*.  
[www.foodwebs.org](http://www.foodwebs.org)
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of  
plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of  
the United States of America*, 100(16), 9383–9387.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>

- Beéche, M. A. (2018). Nueva especie de Doina Clarke (Lepidoptera: Depressariidae) del sur de Chile A new species of Doina Clarke (Lepidoptera: Depressariidae) from southern Chile. In *Revista Chilena de Entomología* (Vol. 44, Issue 2). [www.biotaxa.org/rce](http://www.biotaxa.org/rce)
- Benítez-Malvido, J., Dáttilo, W., Martínez-Falcón, A. P., Durán-Barrón, C., Valenzuela, J., López, S., & Lombera, R. (2016). The Multiple Impacts of Tropical Forest Fragmentation on Arthropod Biodiversity and on their Patterns of Interactions with Host Plants. *PLOS ONE*, *11*(1), e0146461. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0146461>
- Bocaz, P. A., & Parra, L. E. (2005). Revisión y bionomía del género Syncirsodes Butler 1882 (Lepidoptera: Geometridae). *Revista Chilena de Historia Natural*, *78*(1), 89–111. <https://doi.org/10.4067/s0716-078x2005000100007>
- Brebi, P., Aguilera, A., Ojeda, N., & Rebolledo, R. (2011). New registers of phytophagous insects associated with canelo in La Araucania. *Idesia*, *29*(2), 99–104. <https://doi.org/10.4067/s0718-34292011000200013>
- Cagnolo, L., Salvo, A., & Valladares, G. (2011). Network topology: patterns and mechanisms in plant-herbivore and host-parasitoid food webs. *Journal of Animal Ecology*, *80*(2), 342–351. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01778.x>
- Camousseight, A., & Vera, A. (2011). Redescrición de splendidonemia splendida (Phasmatodea: heteronemiidae), con la descripción de la hembra y el huevo. *Revista Chilena de Entomología*, *36*, 5–13.
- Carmona, M. R., Aravena, J. C., Bustamante-Sánchez, M. A., Celis-Diez, J. L., Charrier, A., Díaz, I. A., Díaz-Forestier, J., Díaz, M. F., Gaxiola, A., Gutiérrez, A. G., Hernandez-

- Pellicer, C., Ippi, S., Jaña, R., Jara-Arancio, P., Jimenez, J., Manushevich, D., Necochea, P., Nuñez-Avila, M., Papic, C., ... Armesto, J. J. (2010). Senda Darwin Biological Station: Long-term ecological research at the interface between science and society. *Revista Chilena de Historia Natural*, 83(1), 113–142. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2010000100007>
- Cigliano, M. M. (1999). On the Status of *Tropidostethus Philippi* and *Elysiacris Rehn* (Orthoptera, Tristiridae). *Journal of Orthoptera Research*, 8, 53. <https://doi.org/10.2307/3503426>
- Coley, P. (1983). Elevated levels of herbivory in urban landscapes: are declines in tree health more than an edge effect? *Ecological Monographs*, 53(2), 209–234.
- Delmas, E., Besson, M., Brice, M.-H., Burkle, L. A., Dalla Riva, G. V., Fortin, M., Gravel, D., Guimarães, P. R., Hembry, D. H., Newman, E. A., Olesen, J. M., Pires, M. M., Yeakel, J. D., & Poisot, T. (2019). Analysing ecological networks of species interactions. *Biological Reviews*, 94(1), 16–36. <https://doi.org/10.1111/brv.12433>
- Didham, R. K., Ghazoul, J., Stork, N. E., & Davis, A. J. (1996). Insects in fragmented forests: A functional approach. *Trends in Ecology and Evolution*, 11(6), 255–260. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)20047-3](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)20047-3)
- Dunne, J., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002). Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, 5(4), 558–567. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00354.x>
- Elgueta, M., & Arriagada, G. (1989). Estado actual del conocimiento de los coleópteros de

Chile (Insecta: Coleóptera). *Revista Chilena de Entomología*, 17, 5–60.

Elgueta, M., & Marvaldi, A. (2006). Lista sistemática de las especies de Curculionoidea

(Insecta: Coleoptera) presentes en Chile, con su sinonimia. *Boletín Del Museo Nacional de Historia Natural*, 55, 113–153. <https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/100312>

Fagundes, R., Dáttilo, W., Ribeiro, S. P., Rico-Gray, V., & Del-Claro, K. (2016). Food source availability and interspecific dominance as structural mechanisms of ant-plant-

hemipteran multitrophic networks. *Arthropod-Plant Interactions*, 10(3), 207–220.

<https://doi.org/10.1007/s11829-016-9428-x>

Falcão, P. F., Pinto, S. R. R., Wirth, R., Leal, I. R., Pernambuco, D., Professor, A., & Rego,

M. (2010). Edge-induced narrowing of dietary diversity in leaf-cutting ants. *Bulletin of Entomological Research*, 101, 305–311. <https://doi.org/10.1017/S000748531000043X>

Figueroa, J., & Castro, S. (2000). Efecto de herbívoros y patógenos en la sobrevivencia y

crecimiento de plántulas en un fragmento del bosque templado húmedo de Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 73(1), 163–173.

<https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20000617351>

García-Robledo, C., Erickson, D. L., Staines, C. L., Erwin, T. L., & Kress, W. J. (2013).

Tropical Plant–Herbivore Networks: Reconstructing Species Interactions Using DNA Barcodes. *PLoS ONE*, 8(1), e52967. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052967>

Gotelli, N. J., & Colwell, R. K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4(4), 379–391.

<https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00230.x>

- Grant, H., & Rentz, D. (1966). The Katydid Genus *Platylyra*. *Pan-Pacific Entomologist*, 2, 81–88.
- Guimarães, P. R., Jordano, P., & Thompson, J. N. (2011). Evolution and coevolution in mutualistic networks. *Ecology Letters*, 14(9), 877–885. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01649.x>
- Hutchinson, M. C., Bramon Mora, B., Pilosof, S., Barner, A. K., Kéfi, S., Thébault, E., Jordano, P., & Stouffer, D. B. (2019). Seeing the forest for the trees: Putting multilayer networks to work for community ecology. *Functional Ecology*, 33(2), 206–217. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13237>
- Jaña, R., Celis-Diez, J. L., Gutiérrez, A. G., Cornelius, C., & Armesto, J. J. (2006). Diversidad en bosques fragmentados de Chiloé ¿son todos los fragmentos iguales? In *Biodiversidad en ambientes fragmentados de Chile: patrones y procesos diferentes escalas* (pp. 159–189).
- Lewinsohn, T. M., Inácio Prado, P., Jordano, P., Bascompte, J., & M. Olesen, J. (2006). Structure in plant-animal interaction assemblages. *Oikos*, 113(1), 174–184. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.14583.x>
- López-Carretero, A., Díaz-Castelazo, C., Boege, K., & Rico-Gray, V. (2014). Evaluating the Spatio-Temporal Factors that Structure Network Parameters of Plant-Herbivore Interactions. *PLoS ONE*, 9(10), e110430. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0110430>
- Medel, R., Aizen, M., & Zamora, R. (2009). *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*.

- Morrone, J. (1992). Revisión de las especies de *Listroderes* Schoenherr del grupo nodifer (Coleóptera, Curculionidae). *Boletín Del Museo Nacional de Historia Natural*, 43, 117–130.
- Myers, N., Mittermeyer, R. A., Mittermeyer, C. G., Da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853–858.  
<https://doi.org/10.1038/35002501>
- Nuismer, S. L., Jordano, P., & Bascompte, J. (2013). Coevolution and the architecture of mutualistic networks. *Evolution*, 67(2), 338–354. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2012.01801.x>
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., & Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(50), 19891–19896. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706375104>
- Parra, L. E., Villagrán-Mella, R., Hernández, E. A., & Hernández, C. E. (2010). Phylogeny of the genus *Psilaspilates* (Butler 1893) (Lepidoptera: Geometridae) and description of a new species for Fray Jorge relict forest, Chile. *Gayana*, 74(2), 94–101.  
<https://doi.org/10.4067/s0717-65382010000200003>
- Peña, L. E. (1996). *Introducción a los insectos de Chile* (6a ed.). Editorial Universitaria.
- Perez-Quezada, J. F., Celis-Diez, J. L., Brito, C. E., Gaxiola, A., Nuñez-Avila, M., Pugnaire, F. I., & Armesto, J. J. (2018). Carbon fluxes from a temperate rainforest site in southern South America reveal a very sensitive sink. *Ecosphere*, 9(4), e02193.  
<https://doi.org/10.1002/ecs2.2193>

- Prado, P. I., & Lewinsohn, T. M. (2004). Compartments in insect–plant associations and their consequences for community structure. *Journal of Animal Ecology*, 73(6), 1168–1178. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00891.x>
- Quintero, C., Garibaldi, L. A., Grez, A., Polidori, C., & Nieves-Aldrey, J. L. (2014). Galls of the temperate forest of Southern South America: Argentina and Chile. In *Neotropical Insect Galls* (pp. 429–463). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-8783-3\\_21](https://doi.org/10.1007/978-94-017-8783-3_21)
- Rodríguez-Gironés, M. A., & Santamaría, L. (2006). A new algorithm to calculate the nestedness temperature of presence-absence matrices. *Journal of Biogeography*, 33(5), 924–935. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2699.2006.01444.X/FORMAT/PDF>
- Salgado-Luarte, C., & Gianoli, E. (2010). Herbivory on Temperate Rainforest Seedlings in Sun and Shade: Resistance, Tolerance and Habitat Distribution. *PLoS ONE*, 5(7), e11460. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011460>
- Salgado-Luarte, C., & Gianoli, E. (2011). Herbivory may modify functional responses to shade in seedlings of a light-demanding tree species. *Functional Ecology*, 25(3), 492–499. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01763.x>
- Salgado-Luarte, C., & Gianoli, E. (2012). Herbivores Modify Selection on Plant Functional Traits in a Temperate Rainforest Understory. *The American Naturalist*, 180(2), E42–E53. <https://doi.org/10.1086/666612>
- Salgado, J. (1936). Una especie nueva del género *Nemadiopsis* jeannel. *Boletín de La Sociedad Entomológica Aragonesa*, 49, 91–102.

- Simonetti, J. A., Grez, A., Celis-Diez, J. L., & Bustamante, R. (2007). Herbivory and seedling performance in a fragmented temperate forest of Chile. *Acta Oecologica*, 32(3), 312–318. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2007.06.001>
- Smith-Ramírez, C., & Armesto, J. J. (1994). Flowering and Fruiting Patterns in the Temperate Rainforest of Chiloe, Chile--Ecologies and Climatic Constraints. *The Journal of Ecology*, 82(2), 353. <https://doi.org/10.2307/2261303>
- Snelling, R., & Hunt, J. (1975). The ants of Chile. *Revista Chilena de Entomología*, 9, 63–129.
- Solé, R. V., & Montoya, J. M. (2001). Complexity and fragility in ecological networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268(1480), 2039–2045. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1767>
- Stouffer, D. B., Camacho, J., Guimerà, R., Ng, C. A., & Nunes Amaral, L. A. (2005). Quantitative patterns in the structure of model and empirical food webs. *Ecology*, 86(5), 1301–1311. <https://doi.org/10.1890/04-0957>
- Thébault, E., & Fontaine, C. (2010). Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*, 329(5993), 853–856. <https://doi.org/10.1126/science.1188321>
- Tylianakis, J. M., & Binzer, A. (2014). Effects of global environmental changes on parasitoid-host food webs and biological control. *Biological Control*, 75, 77–86. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.10.003>
- Tylianakis, J. M., Laliberté, E., Nielsen, A., & Bascompte, J. (2010). Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation*, 143(10), 2270–2279.

<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.004>

Tylianakis, J. M., Tscharntke, T., & Lewis, O. T. (2007). Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature*, *445*(7124), 202–205.

<https://doi.org/10.1038/nature05429>

Valdovinos, C., Kiessling, A., Mardones, M., Moya, C., Oyanedel, A., Salvo, J., Olmos, V., & Parra, Ó. (2010). Distribución de macroinvertebrados (Plecoptera y Aeglidae) en ecosistemas fluviales de la Patagonia Chilena: ¿muestran señales biológicas de la evolución geomorfológica postglacial? *Revista Chilena de Historia Natural*, *83*(2), 267–287. <https://doi.org/10.4067/s0716-078x2010000200008>

Valladares, G., Cagnolo, L., & Salvo, A. (2012). Forest fragmentation leads to food web contraction. *Oikos*, *121*(2), 299–305. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19671.x>

Valladares, G., Salvo, A., & Cagnolo, L. (2006). Habitat Fragmentation Effects on Trophic Processes of Insect-Plant Food Webs. *Conservation Biology*, *20*(1), 212–217.

<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00337.x>

Vera, A., & Camousseight, A. (2006). Estado de conocimiento de los plecopteros de Chile. *Gayana*, *70*(1), 57–64. <https://doi.org/10.4067/s0717-65382006000100010>

Villa-Galaviz, E., Boege, K., & Del-Val, E. (2012). Resilience in Plant-Herbivore Networks during Secondary Succession. *PLoS ONE*, *7*(12), e53009.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053009>

Willson, M. F., & Armesto, J. J. (1996). The natural history of Chiloe: on Darwin's trail. In *Revista Chilena de Historia Natural* (Vol. 69).

Wirth, R., Meyer, S. T., Leal, I. R., & Tabarelli, M. (2008). Plant Herbivore Interactions at the Forest Edge. In *Progress in botany* (pp. 423–448). Springer, Berlin, Heidelberg.

[https://doi.org/10.1007/978-3-540-72954-9\\_17](https://doi.org/10.1007/978-3-540-72954-9_17)

Zhu, C., Gravel, D., & He, F. (2019). Seeing is believing? Comparing plant-herbivore networks constructed by field co-occurrence and DNA barcoding methods for gaining insights into network structures. *Ecology and Evolution*, 9(4), 1764–1776.

<https://doi.org/10.1002/ece3.4860>

### **Capítulo III: El impacto de la fragmentación del bosque sobre las redes planta-herbívoro.**

#### Resumen

En forma creciente, las actividades humanas están afectando las interacciones bióticas y la diversidad en los sistemas naturales. En Chile, este fenómeno es particularmente preocupante en los bosques nativos que representan una reserva de biodiversidad con muchas especies endémicas. Proponemos que el estudio de las interacciones bióticas y sus respuestas a la fragmentación deben ser integradas en un contexto ecosistémico y de paisaje para responder la siguiente pregunta: ¿Son las propiedades de la red planta-herbívoro función del área y/o de la conectividad del ambiente? Esta interrogante no ha sido abordada en el ecosistema de bosque templado lluvioso chileno, donde la cobertura arbórea se ha reducido fuertemente por acción humana, produciendo fragmentación y pérdidas de conectividad en los bosques. Esto limita nuestra comprensión sobre la resiliencia del ecosistema y su biodiversidad frente a los cambios del paisaje. Es por ello que se trabajó con una base de datos de 29 especies y 2 morfoespecies de insectos herbívoros y 11 especies arbóreas leñosas en la Estación Biológica Senda Darwin y se registraron las variaciones que presentaba la diversidad y estructura en dos ambientes, uno de fragmentos de bosque y otro de bosque continuo. Con esta información, en primer lugar se comparó si la composición de especies era diferente entre cada ambiente. Este análisis reveló que el ambiente de bosque fragmentado y el ambiente de bosque continuo eran diferentes, pero con superposiciones de composición y diversidad, debido a algunas especies de herbívoros compartidas y a la relativa similitud de especies leñosas entre los dos ambientes. Luego se aplicaron modelos lineales generalizados, para determinar si las propiedades de la red en cada

ambiente (robustez, anidamiento, conectancia, riqueza y abundancia de las especies herbívoras y arbóreas) eran explicadas por la conectividad (si se trataba del ambiente de los fragmentos de bosque o del bosque continuo) y/o del área de los fragmentos de bosque. Se encontró que el modelo que mejor explica las diferencias en las variables era el área, excepto en el caso de la conectancia. Estas avenidas permanecían inexploradas en este ecosistema de bosque templado y se sugiere que para estudios de conservación y preservación de especies, no solamente de insectos herbívoros, sino que además de especies arbóreas, no basta con aumentar las áreas de protección sino que es vital incrementar la conectividad.

#### Palabras claves

Red planta-herbívoro, bosque fragmentado, bosque continuo, conectividad del ambiente, anidamiento, conectancia, robustez, bosque templado.

## Introducción

La comprensión de las redes de interacción entre plantas y animales siguen siendo un objetivo central en el desarrollo de la ecología como disciplina científica (Ings & Hawes, 2018). El total de especies incluidas en estas redes planta-animal pueden llegar a representar el 75% de la diversidad terrestre global (Price, 2002), contienen interacciones claves entre especies que afectan el funcionamiento de los ecosistemas (Tylianakis et al., 2007), y están sometidas a importantes cambios antropogénicos de alcance global, como son la degradación del hábitat y cambio de la cobertura vegetal.

Uno de los cambios ambientales globales más importantes en el paisaje de bosques es la fragmentación de los hábitats, puesto que genera grandes cambios en la diversidad, composición y funcionamiento de las comunidades (Saunders et al., 1991) y altera especialmente procesos ecológicos fundamentales como polinización, dispersión de semillas, ciclo de nutrientes y almacenamiento de carbono (Laurance & Vasconcelos, 2009). Las consecuencias ecológicas de la fragmentación de los hábitats dependen en parte de la configuración espacial de los fragmentos y su variación en el tiempo (Laurance et al., 2002). En el caso del bosque, el tamaño de los parches y el área del borde del bosque, es decir los efectos de área y borde, son importantes factores desencadenadores de cambios en comunidades fragmentadas (Nascimento & Laurance, 2006), debido a su impacto sobre el tamaño de las poblaciones vegetales y animales (von Zeipel et al., 2006; Woodcock & Vanbergen, 2008).

Efectos del área y de la conectividad

La conectividad entre los fragmentos, definida como los efectos combinados de (1) estructura del paisaje y (2) el uso de hábitats por la especie focal, es decir la capacidad de los organismos de moverse entre fragmentos y el riesgo de mortalidad en los diversos componentes del paisaje (Tischendorf & Fahrig, 2000), afectan la intensidad de los efectos de borde, las invasiones de especies y la frecuencia o intensidad de las perturbaciones en los fragmentos de bosques. El área del fragmento es un determinante principal de la riqueza, abundancia y persistencia de especies en hábitats fragmentados (Maldonado-Coelho & Marini, 2000; Vallan, 2000). En general, se espera que los fragmentos de mayor área contengan mayor diversidad (Rosenzweig, 1995) y mayor abundancia de especies (Didham et al., 1996; MacArthur & Wilson, 1967) y menor susceptibilidad al impacto humano. En este contexto, definimos un fragmento como cualquier parche de vegetación nativa remanente con más del 70% de su perímetro rodeado de un hábitat modificado, distinto al original (Santos et al., 2019). La disminución del tamaño y de la conectividad entre los hábitats, así como cambios en el tipo de paisaje entre hábitats, no sólo disminuyen la densidad de la población y la riqueza de especies, sino también modifican el número e intensidad de la interacción entre especies, por ejemplo, la interacción planta-herbívoro (Matthies et al., 1995; Steffan-Dewenter & Tschardtke, 1999).

Los efectos de fragmentación del bosque dependen de la variabilidad poblacional de la especie examinada. La abundancia de herbívoros disminuye significativamente con el aumento del aislamiento del parche, mientras que la riqueza de especies disminuye significativamente con el aislamiento y la reducción del área del fragmento (Rossetti et al., 2017) volviendo menos estables a las poblaciones pequeñas de herbívoros en fragmentos de área reducida que aquellas en el bosque continuo (Laurance et al., 2002). Sin embargo, la supervivencia de especies y comunidades dentro de paisajes fragmentados está determinada en gran medida por el tipo de

hábitat de la matriz entre fragmentos (Sweaney et al., 2014), puesto que “la matriz no es un mar”, o un ambiente enteramente hostil. De hecho, los cambios a largo plazo en la matriz externa a los fragmentos benefician a muchas de las especies al proporcionar un hábitat adicional o incluso parches de hábitat preferido. Esto podría dar como resultado especies de “reserva” en el paisaje (Hanski, 2000). Por lo tanto, la dispersión puede ser un proceso espacial que previene la extinción local en el hábitat primario y permite la recolonización de especies en extinción desde otros parches vecinos secundarios, y no sólo desde un hábitat continuo más extenso (Thompson et al., 2017). Además, la conceptualización de la red de interacciones permite modelar estos paisajes más realistas para evaluar simultáneamente los efectos de la conectividad de hábitat en la red de las comunidades locales (Chisholm et al., 2011; Urban & Keitt, 2001).

Modificación de las propiedades de la red de interacción planta-herbívoro en paisajes fragmentados

- Riqueza y abundancia

Los fragmentos de bosque contienen un subconjunto limitado de la biota regional, en parte debido a que pequeños parches exhiben menos especies y menos diversidad de hábitats que los parches más grandes (Haila et al., 1993). La escala espacial experimentada por un organismo está vinculada a su nivel trófico y percepción local (Holt, 1996). De acuerdo con esta idea, la abundancia de una especie está determinada principalmente por la frecuencia de microhábitats favorables, confinados dentro de la comunidad local (diversidad alfa). Las especies de insectos herbívoros en un paisaje fragmentado se encuentran formando metapoblaciones compuestas por poblaciones locales conectadas por dispersión, las cuales a su vez forman comunidades locales que son parte de una metacomunidad (Tscharntke & Brandl, 2004). De este modo, las especies

de insectos herbívoros más grandes, con mayor movilidad, pueden dispersarse potencialmente a través de matrices inhóspitas, y así pueden estar presentes en fragmentos de hábitat pequeños y aislados, mientras que los pequeños insectos herbívoros pueden no estar presentes en todos los hábitats (Tscharrntke & Brandl, 2004). Así, los insectos endófagos, aquellos que se alimentan dentro de la planta hospedadora (por ejemplo agalladores de hojas) pueden verse más afectados debido a su estrecho rango de hospedadores (Schoonhoven et al., 2005) y su movimiento restringido en las primeras etapas de su ciclo de vida (Connor & Taverner, 1997). Sin embargo, el origen de una interacción planta-herbívoro en una comunidad local, no sólo depende de la disponibilidad de la planta hospedadora, o de la dispersión propia de cada especie de insecto, sino también de la presencia de sus enemigos naturales, es decir, la llegada de depredadores o patógenos con tasas de dispersión más altas y un rango de hogar más amplio que algunos herbívoros (Grainger et al., 2017), así como de la presencia de otras especies de herbívoros competitivamente superiores en la dispersión o el encuentro de la planta que consume (De Meester et al., 2016). Por tanto, la riqueza de especies de herbívoros cambia a lo largo de una sucesión vegetal como consecuencia de la riqueza de especies de plantas o de una mayor capacidad de especialización por parte de los insectos herbívoros (Lewinsohn et al., 2005).

- Conectancia

La conectancia, definida como la fracción de interacciones realizadas entre especies registradas en la comunidad respecto al total posible, generalmente disminuye en las redes planta-herbívoro con la reducción del área del parche favorable y puede ser promovida por la alta riqueza de herbívoros que habitan en áreas más extensas, o por la dinámica evolutiva de la “carrera de

armamentos” entre las plantas y sus consumidores (Mithöfer & Boland, 2012; Valladares et al., 2012). Una red con arquitectura altamente conectada tiene la ventaja de conferir una alta estabilidad a la red debido a la reducción de la propagación de efectos negativos en el caso de extinciones puntuales (Thébault & Fontaine, 2010). Por tanto, se sugiere una mayor resistencia a las extinciones en etapas más avanzadas en la sucesión con mayor diversidad, en comparación con etapas de sucesión iniciales. En este contexto, los esfuerzos de restauración deben proporcionar una atención especial para reducir los factores que llevan a la extinción local en etapas tempranas de sucesión, que parecen ser las etapas más vulnerables a eventos de extinción indirectos, según lo sugerido por su alta conectancia.

- Anidamiento

El anidamiento es la principal forma de análisis para determinar la estructura de una matriz de interacciones (Lewinsohn et al., 2005). El anidamiento es un patrón conocido durante mucho tiempo en estudios biogeográficos de distribuciones de especies y, más recientemente, se ha descubierto que caracteriza muchos ensambles mutualistas (Lewinsohn et al., 2006; Thébault & Fontaine, 2010). Sin embargo, apenas se ha comenzado a explorar este fenómeno en redes de herbívoros y plantas. Una estructura anidada es asimétrica, lo cual significa que los especialistas en algún recurso (como por ejemplo polen en el caso de mutualismos) (Ramos-Jiliberto et al., 2009) tienden a interactuar con los generalistas. De este modo en redes antagonistas, esto se verá reflejado en que los herbívoros generalistas se alimentan de un gran número de especies vegetales, incluidas algunas que nadie más come, en tanto que herbívoros especialistas consumen de pocas especies vegetales incluidas las plantas más comidas. Esta situación podría

resultar, por ejemplo, de la dinámica fuente-sumidero entre las especies plantas huésped concurrentes (Lewinsohn et al., 2005).

La estructura de las redes ecológicas afecta la respuesta de la comunidad frente a las perturbaciones, especialmente en las redes de antagonistas planta-herbívoro (Thébault & Fontaine, 2010). Por ejemplo, algunas características intrínsecas de las redes ecológicas, tales como la conectancia y el anidamiento, confieren a éstas una mayor resistencia frente a la extinción de especies que forman parte de la red (Dunne et al., 2002a, 2002b; Krause et al., 2003; Stouffer & Bascompte, 2011; Thébault & Fontaine, 2010), por lo que pueden ser usadas para el desarrollo de índices ecológicos que permitan evaluar la estabilidad de la red (Memmott et al., 2004).

La comunidad de artrópodos es más anidada en bosques continuos, principalmente debido al aumento del número de insectos herbívoros especializados, los cuales tienden a estar ausentes en fragmentos de bosque pequeños. Además, las redes son funcionalmente más redundantes en estos fragmentos pequeños en comparación con el bosque continuo (Redmond et al., 2019). En otras palabras, la fragmentación del hábitat puede simplificar la comunidad, ya que algunas interacciones y las especies asociadas pueden desaparecer (Lewinsohn & Roslin, 2008).

- Robustez

Las interacciones antagónicas son más robustas a la fragmentación que las interacciones mutualistas. Tal robustez podría reflejar el menor grado de especialización y, por lo tanto, una menor dependencia de la red de herbívoros específicos, que se encuentran en las interacciones

antagónicas (Poisot et al., 2011). Sin embargo, existen explicaciones alternativas. Por ejemplo, las respuestas compensatorias, o cambios en las defensas de las plantas, asociadas a sus tasas de rebrote (Agrawal, 2000), o la existencia de efectos en cascada que modifican la presión de depredación sobre los insectos herbívoros, y que a su vez contrarrestan los cambios en abundancia y movilidad de herbívoros causados por la fragmentación (Hagen et al., 2012). Además, la complejidad y dependencia del contexto de muchas interacciones antagónicas podrían dar como resultado un patrón mixto en su respuesta a las presiones antropogénicas como la fragmentación del paisaje (Chalfoun et al., 2002). Por consiguiente, una menor robustez de la red se reflejaría mejor en etapas de sucesión temprana, efectos post-perturbación, y podría ser causada por una menor riqueza de especies y no por una disminución de la conectancia en la red, debido a que la robustez aumenta con la conectividad (Dunne et al., 2002b). Ahora bien, no se debe pasar por alto la necesidad de conocer la estructura de la red, puesto que su conformación nos brinda un mensaje claro de su susceptibilidad a la extinción, más que en el caso de una red con un patrón aleatorio (Krause et al., 2003; Stouffer & Bascompte, 2011).

Debido a que los insectos dependen estrictamente de sus recursos o plantas hospederas, se espera que los especialistas sean más vulnerables a la extinción que los generalistas (Henle et al., 2004). Apoyando esta predicción, los insectos especializados son afectados negativamente por la fragmentación del hábitat (Swihart et al., 2006), mientras que los insectos generalistas pueden beneficiarse de ella (Summerville, 2004).

Estudios teóricos (Economu & Keitt, 2010), experimentales (Chisholm et al., 2011) y observacionales (Borthagaray et al., 2015) han mostrado que la configuración espacial del hábitat tiene efectos significativos en la estructura de la comunidad local, y se espera que las

comunidades fragmentadas sean cada vez más dominadas por generalistas, tolerantes a la composición de la matriz, oportunistas adaptados a las perturbaciones, y especies con menor requerimiento de área.

Aún no está claro en qué medida el área del hábitat y la conectividad (capacidad de moverse entre distintos hábitats) influyen simultáneamente en los patrones de interacción de las especies en ambientes fragmentados (Santos et al., 2019). Se requiere un enfoque más funcional en el estudio de la fragmentación de los bosques, para ir más allá de la descripción del patrón y determinar cómo los cambios en las comunidades afectan los procesos funcionales de los ecosistemas en bosques fragmentados, y como esto se refleja en las propiedades de la red planta-herbívoro.

Por ello, en este capítulo se formula la siguiente pregunta exploratoria: ¿Son las propiedades de la red planta-herbívoro (riqueza y abundancia de especies, anidamiento, conectividad y robustez) función del área y/o de la conectividad del ambiente?

Se propone aquí un enfoque novedoso para el estudio de sistemas de hábitats perturbados, mediante el análisis conjunto de un amplio número de interacciones planta-herbívoro, en lugar de adoptar un enfoque basado en un solo taxón (Pinho *et al.* 2017)

## Metodología

### Área de estudio

Para el desarrollo de este trabajo se utilizó como material de estudio una base de datos no publicada (capítulo II), la cual contiene la información necesaria para construir dos redes de interacciones antagonistas planta-herbívoro en el bosque de interés (fragmentos de bosque y bosque continuo). Estos datos fueron colectados en terreno en la Estación Biológica Senda Darwin (EBSA), un terreno de aproximadamente 115 hectáreas, a unos 20 kilómetros al norte de Ancud. La construcción de las redes de interacción duró cuatro meses (noviembre a febrero 2018-2019). La EBSA es un área protegida privada y un centro de investigación ecológica inmerso en el paisaje rural del norte de la Isla de Chiloé (42°53' S, 73°40' O). En el dosel de los bosques siempreverdes de la EBSA son frecuentes especies como *Drimys winteri*, *Saxegothaea conspicua*, *Amomyrtus luma*, *Weinmannia trichosperma*, *Nothofagus nítida*, y *Podocarpus nubigenus* y en el sub-dosel y sotobosque se encuentran *Tepulia stipularis*, *Desfontainia fulgens*, *Raukava laetevirens* y la gramínea leñosa *Chusquea quila* (Chacón & Armesto 2006, Albornoz *et al.* 2013, Pérez-Quezada *et al.* 2018) (Anexo 1). El clima prevalente en el área es húmedo-templado con una fuerte influencia oceánica, donde los promedios anuales de temperatura y precipitación son de 10 grados Celsius y 2,110 mm, respectivamente (Carmona *et al.*, 2010).

El paisaje actual en esta parte de la isla ha sido moldeado por el uso generalizado del fuego durante la colonización europea para despejar las tierras para crear pastizales para ganado y favorecer algunas formas de agricultura rotatoria durante el siglo pasado, seguido por la recolección de leña (Willson & Armesto, 1996). La vegetación actual es un mosaico de áreas deforestadas y fragmentos remanentes de bosques lluviosos de hoja ancha perenne (Bosque

Valdiviano y Nordpatagónico), que incluyen una mezcla de algunas coníferas y angiospermas arbóreas acompañantes con diferentes tipos de frutos y modos de dispersión de semillas. Estos fragmentos remanentes de hábitat silvestre de bosque presentan distintos tamaños, distribución espacial, formas y distancias de aislamiento. En este sitio de estudio, después de los incendios usados como forma de limpiar el terreno, los fragmentos de bosque abarcan parches desde los 0,03 m<sup>2</sup> hasta los 160 m<sup>2</sup> (Albornoz et al., 2013; Jaña et al., 2006).

### Composición de especies

Las redes de interacción planta-herbívoro consideraron en su análisis 11 especies de plantas leñosas y 29 especies y 2 morfoespecies de insectos herbívoros (número de especies que concuerdan con otros sitios representativos de la isla de Chiloé; (Armesto et al., 2011), dando lugar a un total potencial de 124 interacciones entre especies. El listado de las especies de plantas e insectos herbívoros presentes, se encuentran en el anexo 1 y 2. Es importante aclarar que se definió una especie como herbívora cuando se observó su presencia sobre una especie arbórea (hojas, ramas o tallo) ya sea realizando consumo directo, o cuando había un individuo sobre una parte del follaje que presentaba daño foliar. Estos datos se obtuvieron de registros realizados en dos ambientes contrastantes dentro del mismo paisaje, el primer ambiente se componía de 20 fragmentos de bosque inmersos en una matriz de matorral arborescente, que variaban en área desde 10 hasta 105 metros<sup>2</sup> (desde ahora considerado el ambiente fragmentado). El segundo ambiente es un bosque continuo adyacente al área de fragmentos de bosque y matorral, que se muestreó en base a alta representación de la diversidad arbórea por medio de 20 cuadrantes desde 5 hasta 52 m<sup>2</sup> distribuidos en el interior del bosque continuo (desde ahora llamado

ambiente continuo). El área de cada cuadrante presentó variabilidad debido a las variaciones espaciales de las especies, por tanto, si había más cercanía entre ellas, el área fue menor.

Con el fin de estimar la efectividad de las trampas de captura de insectos para el muestreo de la diversidad y abundancia de insectos herbívoros y estimar así el éxito de los esfuerzos de muestreo en el campo, se realizó una curva de rarefacción para cada ambiente (fragmentos de bosque versus bosque continuo), esta se llevó a cabo en el programa RStudio (RStudio Cloud) con el paquete `vegan`, función `rarefy`.

Se realizó un análisis de similitud (ANOSIM) para evaluar estadísticamente si existían diferencias significativas entre las redes planta-herbívoros construidas para cada ambiente (fragmentos de bosque y bosque continuo), sobre la base de la abundancia de sus especies de insectos herbívoros y sus especies arbóreas. En este caso, el análisis de similitudes es una prueba estadística no paramétrica que opera con una matriz de disimilitud clasificada, donde intenta rechazar la hipótesis nula de que la similitud entre grupos es mayor o igual que la similitud dentro de los grupos.

El estadístico de prueba  $R$  se calcula de la siguiente manera:

$$R = \frac{r_B - r_W}{M/4} \text{ (ecuación 1)}$$

Ecuación 1: Estadístico de prueba  $R$ , donde  $r_B$  es el promedio de similitudes de rango de pares de muestras (o réplicas) que se originan en diferentes sitios,  $r_W$  es el promedio de similitud de rango de pares entre réplicas dentro de los sitios, y  $M = n(n - 1) / 4$  donde  $n$  es el número de muestras. El estadístico de prueba  $R$  está restringido entre los valores  $-1$  a  $1$ , donde los valores

de  $R$  positivos sugieren más similitud dentro de los sitios y los valores de  $R$  negativos sugieren más similitud entre sitios que dentro de los sitios (Clarke, 1993; Warton et al., 2012).

### Redes de interacción

Con la información obtenida se construyeron dos redes planta-herbívoro (una por cada ambiente analizado, fragmentos de bosque aislados en la matriz y el bosque adyacente de cobertura continua). Cada red quedó representada como un gráfico bipartito, el cual es obtenido de una matriz ponderada  $a_{ij}$  en la que las filas son las  $i$  especies de herbívoros y las columnas son las  $j$  especies de plantas. La intensidad del color en cada casilla  $a_{ij}$  indica la frecuencia de interacciones entre la especie de herbívoro  $i$  y la especie de planta  $j$  (Figuras 3 y 4). Mientras más intenso el color, más frecuente es la interacción en el sistema completo incluyendo bosque continuo y ambiente de bosque fragmentado.

En el mismo software, se obtuvieron las respectivas propiedades de cada red de interacciones construida en este trabajo: conectancia, anidamiento y robustez con el paquete bipartite función `Networklevel`. La función obtiene el anidamiento según la temperatura de la matriz, la cual registra valores que varían desde 0 (alto anidamiento) a 100 (bajo anidamiento) (Rodríguez-Gironés & Santamaría, 2006). Para esto se reorganizan las filas y las columnas de la matriz de acuerdo con un orden decreciente de  $k$  (número de interacciones por especie). Luego, se calcula una isóclina para la matriz donde se obtiene la distancia de cada interacción a esta isóclina y los valores se promedian para obtener la temperatura.

En el caso de la conectancia la función registra la fracción de interacciones registradas con respecto al total posible en el sistema según la ecuación:

$$\text{Conectancia} = \frac{\text{Interacciones registradas}}{\text{Número de plantas} \times \text{Número de herbívoros}} \text{ (ecuación 2)}$$

Ecuación 2: Método para medir conectancia en la red de interacción planta-herbívoro.

Por último, la robustez es medida por el parámetro  $R$ , definido como el área bajo la curva de tolerancia al ataque. Cuando  $R \rightarrow 1$  corresponde a una curva que disminuye muy levemente hasta el punto en el que se pierden casi todas las especies animales. Esto es consistente con un sistema muy robusto en el que la mayoría de las interacciones con las especies vegetales sobreviven incluso si se elimina una gran fracción de las especies animales. Por el contrario,  $R \rightarrow 0$  representa una curva de tolerancia al ataque que disminuye bruscamente. Esto es consistente con un sistema frágil en el que, incluso si se elimina una fracción muy pequeña de las especies animales, la mayoría de las interacciones con las plantas se pierden (Burgos et al., 2007).

Efecto del área y la conectividad sobre las propiedades estructurales de las redes

Para evaluar si el área y la conectividad influyen en cada una de las propiedades de las redes previamente evaluadas, se utilizó un modelo lineal generalizado (GLM) para cada propiedad de la red por separado. Es decir, en forma independiente se consideraron las propiedades de las redes como variables respuesta: el área, la conectividad y/o la suma de ellos como variables explicativas. Para esto se utilizó el paquete stats de RStudio (RStudio Cloud). El área fue una medida de las dimensiones del fragmento en metros cuadrados y la conectividad define si el ambiente de estudio era el bosque fragmentado o el bosque continuo (respuesta binaria) (ver definiciones de bosque fragmentado y continuo en la sección área de estudio más arriba). Para cada variable respuesta se evaluaron tres modelos con los GLM. En los casos en los que hubo

más de un modelo que fuese significativo, se utilizó el Criterio de Información de Akaike (AIC) para seleccionar el mejor modelo, seleccionando finalmente el que tuvo el valor de AIC más bajo.

## Resultados

Se evaluaron las diferencias entre las matrices de interacción planta-herbívoro según el ambiente (fragmentos de bosque o bosque continuo) en el que se encontraban las especies, para ello se utilizó la información de las Tablas 1 y 2, donde se da cuenta de la riqueza de insectos herbívoros y árboles (expresada como el número de especies por fragmento de bosque y por cuadrante dentro del bosque continuo) y la abundancia de insectos herbívoros y de árboles (expresada como el número de individuos colectados y muestreados por fragmento de bosque y por cuadrante del bosque continuo).

Tabla 1: Valores obtenidos de área, riqueza y abundancia de especies en el bosque fragmentado.

Número del fragmento	Área del fragmento (m <sup>2</sup> )	Riqueza de herbívoros	Abundancia de herbívoros	Riqueza de árboles	Abundancia de árboles
1	11,52	7	11	3	4
2	11,21	11	20	3	5
3	62,74	10	19	4	5
4	35,55	5	8	2	2
5	15,32	6	16	4	8
6	36,60	1	2	4	4

7	16,29	8	14	3	5
8	22,44	6	10	2	5
9	76,53	7	29	5	10
10	104,54	6	16	3	4
11	62,70	11	22	5	7
12	34,74	9	25	3	3
13	85,53	9	22	5	6
14	16,87	7	14	3	5
15	18,90	6	7	3	3
16	30,16	5	20	2	4
17	95,86	10	37	4	12
18	16,62	5	9	3	3
19	43,07	2	5	2	2
20	25,13	3	3	1	1

Tabla 2: Valores de área, riqueza y abundancia de especies en el los cuadrantes del bosque continuo.

Número del cuadrante	Área del cuadrante (m <sup>2</sup> )	Riqueza herbívoros	Abundancia herbívoros	Riqueza de árboles	Abundancia de árboles
1	31,62	9	17	5	6
2	10,85	3	3	3	5
3	7,03	6	7	4	5
4	13,65	7	21	3	5
5	4,50	5	10	3	6
6	11,02	6	14	3	6
7	42,00	3	7	4	5
8	22,54	4	5	5	5
9	18,90	5	8	5	6
10	8,25	10	21	4	5
11	11,89	6	8	4	5
12	38,25	5	11	4	5

13	10,85	6	11	4	5
14	10,75	6	11	3	5
15	23,40	6	10	5	5
16	27,59	10	26	4	5
17	36,08	4	7	4	5
18	22,05	4	12	4	5
19	52,02	5	11	5	5
20	20,25	3	3	3	5

Del registro obtenido (capítulo 2), se capturaron sobre las plantas 532 individuos de insectos herbívoros en total, entre los cuales se identificaron 29 especies y 2 morfoespecies, los cuales interactuaron con 11 especies de árboles (Anexo 1). Para el ambiente que se componía de 20 fragmentos de bosque en el área abierta, se obtuvo un registro de 25 especies de insectos herbívoros y una abundancia total de 309 individuos. Para el caso de los 20 cuadrantes muestreados dentro del bosque continuo se obtuvo un registro de 20 especies de insectos herbívoros y una abundancia de 223 individuos. En el ambiente de fragmentos de bosque 11 especies fueron exclusivas, en el ambiente de bosque continuo lo fueron 6 especies, mientras que ambos ambientes presentaron 14 especies en común (Figuras 3 y 4).

La curva de rarefacción de especies que se construyó con los datos anteriormente mencionados no mostró una asíntota marcada, debido a que una alta proporción de especies tienen una baja

abundancia relativa en la comunidad sobre todo dentro del bosque continuo. Se estimó además que el número de individuos de insectos herbívoros necesarios en el muestreo para obtener una especie nueva en el ambiente de bosque fragmentado es de 62 y en el bosque continuo es de 45, y se concluye por ende que el muestreo realizado cumple las condiciones necesarias para representar el ensamble de insectos presentes en cada ambiente (Figura 1).

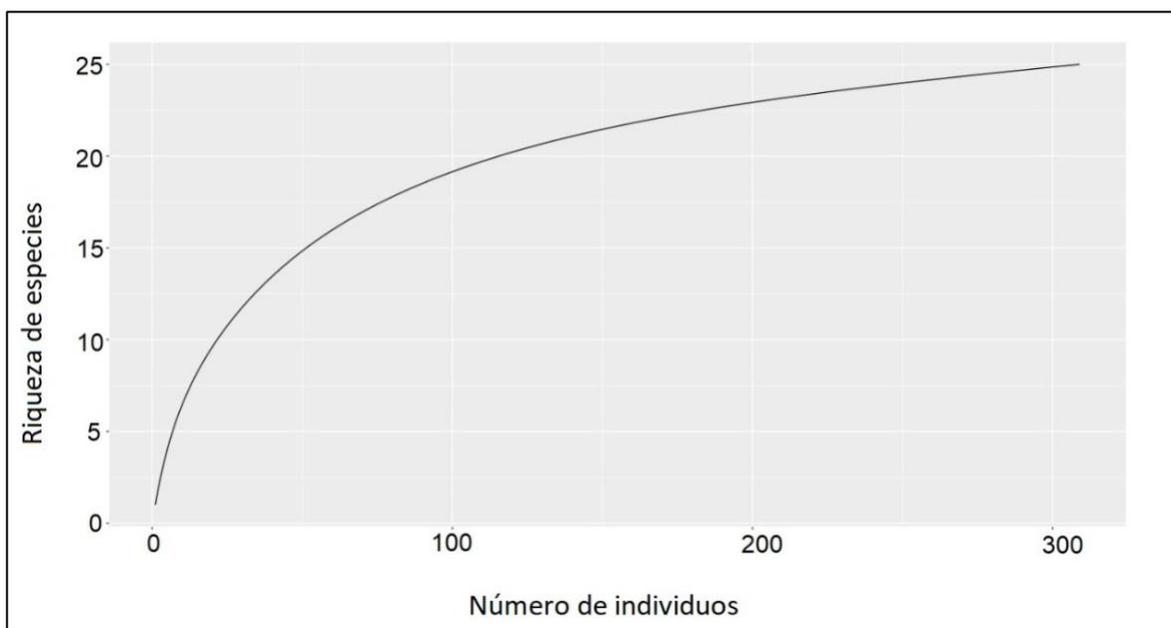


Figura 1: Curva de rarefacción de especies herbívoras donde en el eje X se muestra la cantidad de individuos colectados en los fragmentos de bosque y en eje Y se muestra la riqueza de especies acumulada.

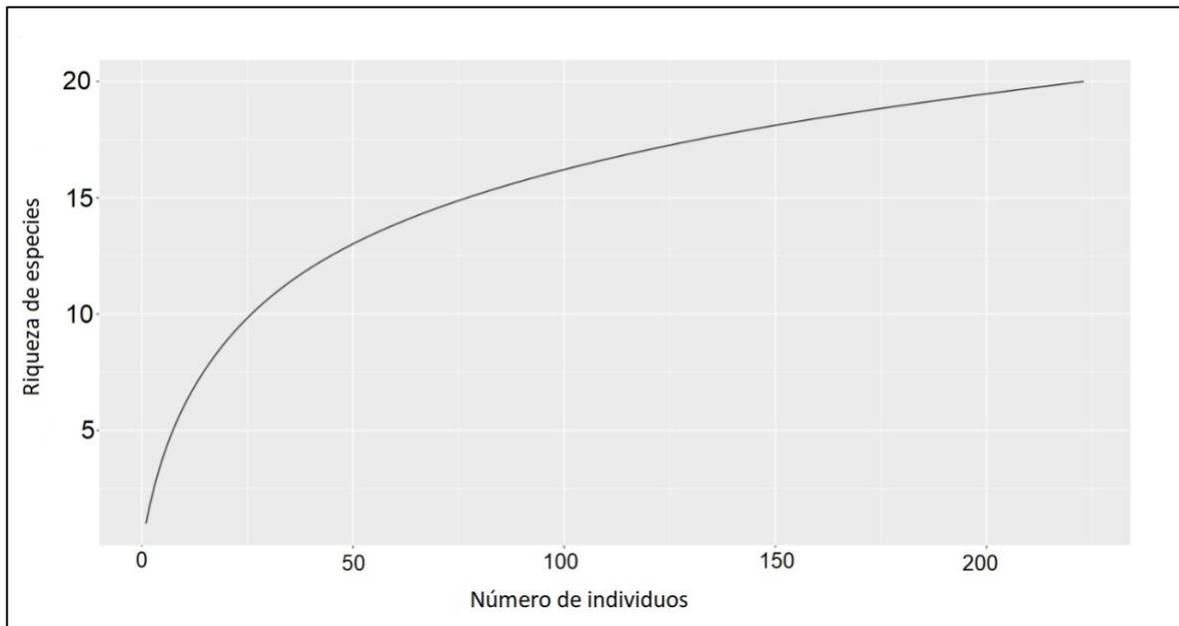


Figura 2: Curva de rarefacción de especies herbívoras donde en el eje X se muestra la cantidad de individuos colectados en el bosque continuo y en eje Y se muestra la riqueza de especies acumulada.

Luego, con estos datos se obtuvo para cada ambiente (bosque fragmentado y bosque continuo), dos matrices de interacción entre plantas (columnas) y herbívoros (filas). La intensidad del color refleja la frecuencia de cada interacción específica observada en terreno (Figura 3 y 4).

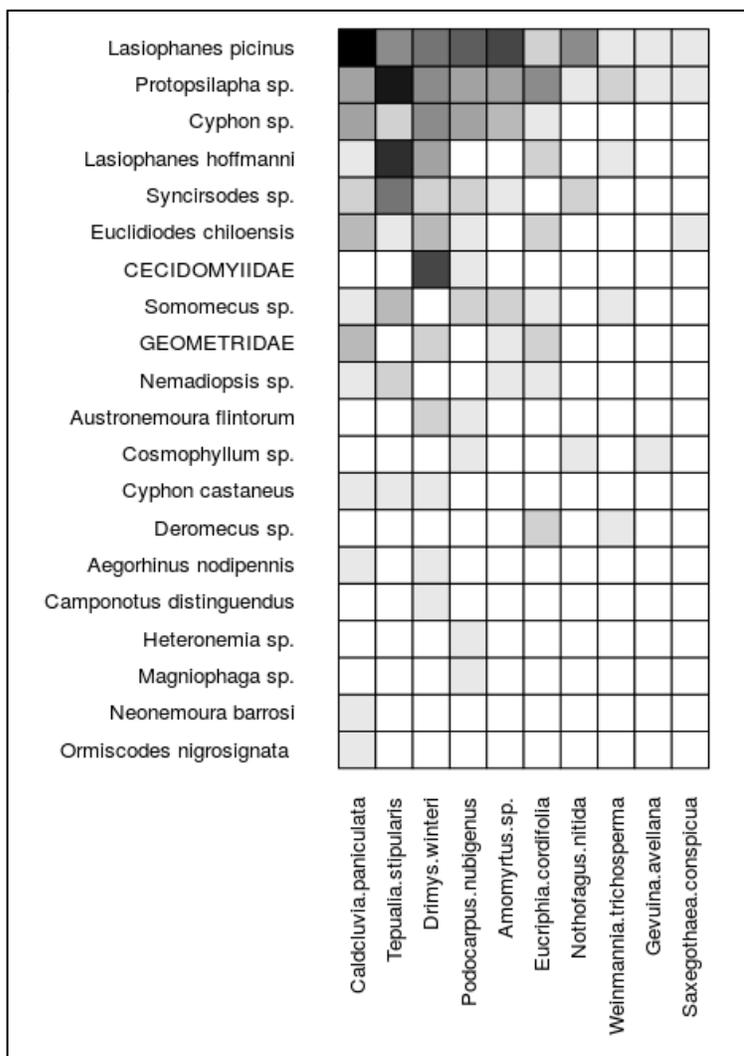


Figura 3: Matriz de interacciones para la red planta-herbívoro en el bosque fragmentado. La intensidad del color refleja la frecuencia de cada interacción observada en terreno.

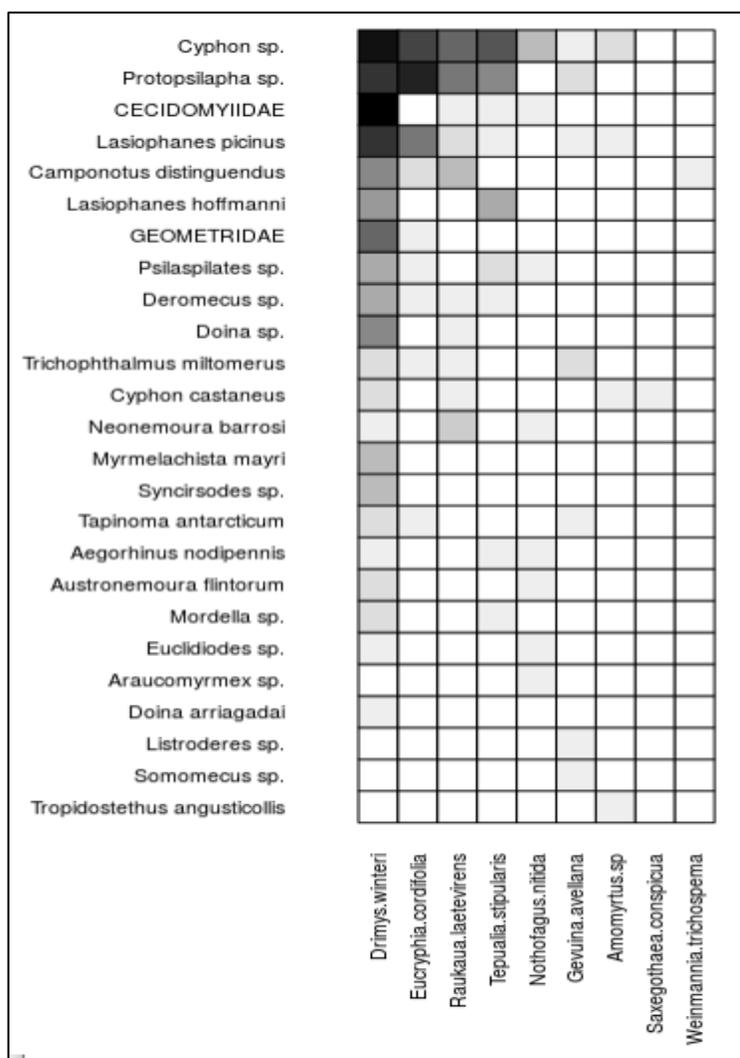


Figura 4: Matriz de interacciones de la red planta-herbívoro en el bosque continuo. La intensidad del color refleja la frecuencia de cada interacción observada en terreno.

De este modo, con cada matriz respectiva, se procedió a realizar un gráfico bipartito que representa la red de interacción planta-herbívoro para cada ambiente (bosque continuo y fragmentado). La columna de la izquierda representa a las especies de herbívoros y la columna de la derecha representa a las especies de plantas. El ancho de la barra representa la frecuencia de la interacción en cada ambiente (Figuras 5 y 6).

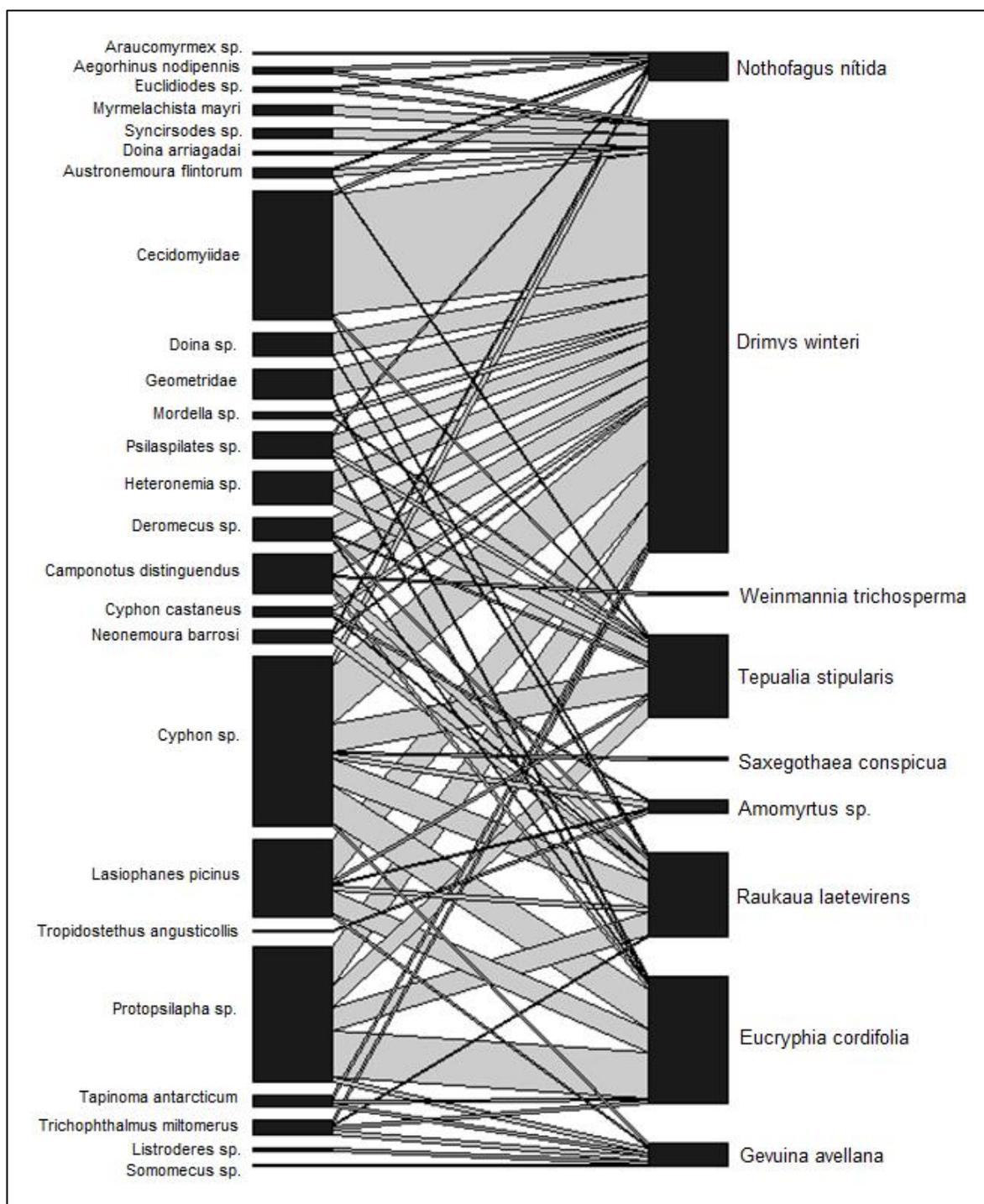


Figura 5: Representación bipartita de la red planta-herbívoro el bosque fragmentado. En total, se grafican 70 interacciones entre insectos herbívoros (izquierda) y especies arbóreas (derecha).

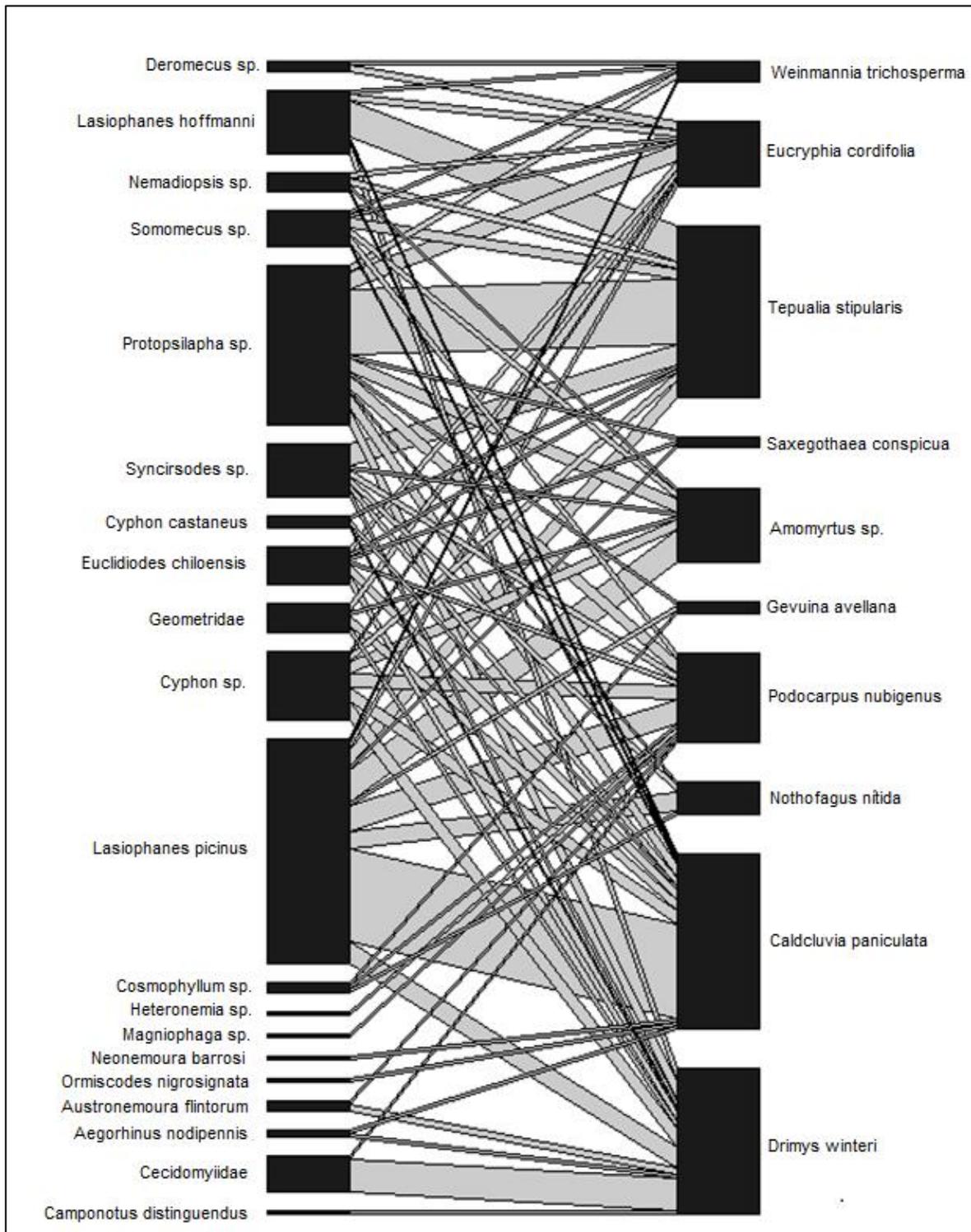


Figura 6: Representación bipartita de la red planta-herbívoro en el bosque continuo. En total se grafican 82 interacciones entre plantas (derecha) y herbívoros (izquierda).

Luego de ello, se obtuvieron los parámetros de cada red de interacciones en su ambiente: anidamiento, conectancia y robustez, los cuales se registran en la Tabla 3 y 4.

Tabla 3: Resumen de los valores de los parámetros (anidamiento, conectancia y robustez) que caracterizan cada red planta-herbívoro en los fragmentos de bosque.

Número del fragmento	Conectancia	Anidamiento	Robustez
1	0,47	20,50	0,61
2	0,45	30,09	0,60
3	0,27	45,76	0,52
4	0,50	46,34	0,51
5	0,25	48,36	0,49
6	0,5	NA	NA
7	0,37	24,97	0,53
8	0,50	68,48	0,5
9	0,37	26,82	0,64
10	0,61	17,53	0,67
11	0,30	27,16	0,59
12	0,48	42,55	0,60

13	0,26	26,81	0,52
14	0,47	30,45	0,62
15	0,38	34,70	0,55
16	0,70	0,044	0,68
17	0,40	24,02	0,60
18	0,33	44,89	0,50
19	0,75	0	0,77
20	1	NA	NA

Tabla 4: Resumen de los valores de los parámetros (anidamiento, conectancia y robustez) que caracterizan cada red planta-herbívoro en los cuadrantes del bosque continuo.

Número del cuadrante	Conectancia	Anidamiento	Robustez
1	0,33	38,10	0,59
2	0,33	44,72	0,47
3	0,29	37,76	0,58
4	0,57	25,19	0,60
5	0,53	19,21	0,61

6	0,50	30,23	0,54
7	0,41	0	0,75
8	0,25	38,75	0,56
9	0,32	41,23	0,61
10	0,30	24,75	0,55
11	0,29	65,02	0,50
12	0,45	27,55	0,64
13	0,37	34,30	0,63
14	0,50	23,14	0,67
15	0,30	31,89	0,61
16	0,37	28,56	0,60
17	0,37	45,40	0,62
18	0,43	14,32	0,65
19	0,28	27,03	0,61
20	0,33	44,72	0,49

Con estos resultados, se procedió a realizar un análisis de similitudes (ANOSIM), el cual se basó en la frecuencia de las especies de plantas y herbívoros en los dos ambientes (bosque

fragmentado y bosque continuo). Este análisis reveló que los dos ambiente, bosque fragmentado y bosque continuo son grupos diferentes (Figura 7), pero con superposiciones, debido a algunas especies de herbívoros compartidas y a la relativa similitud de especies leñosas entre los dos ambientes (Figuras 5 y 6)

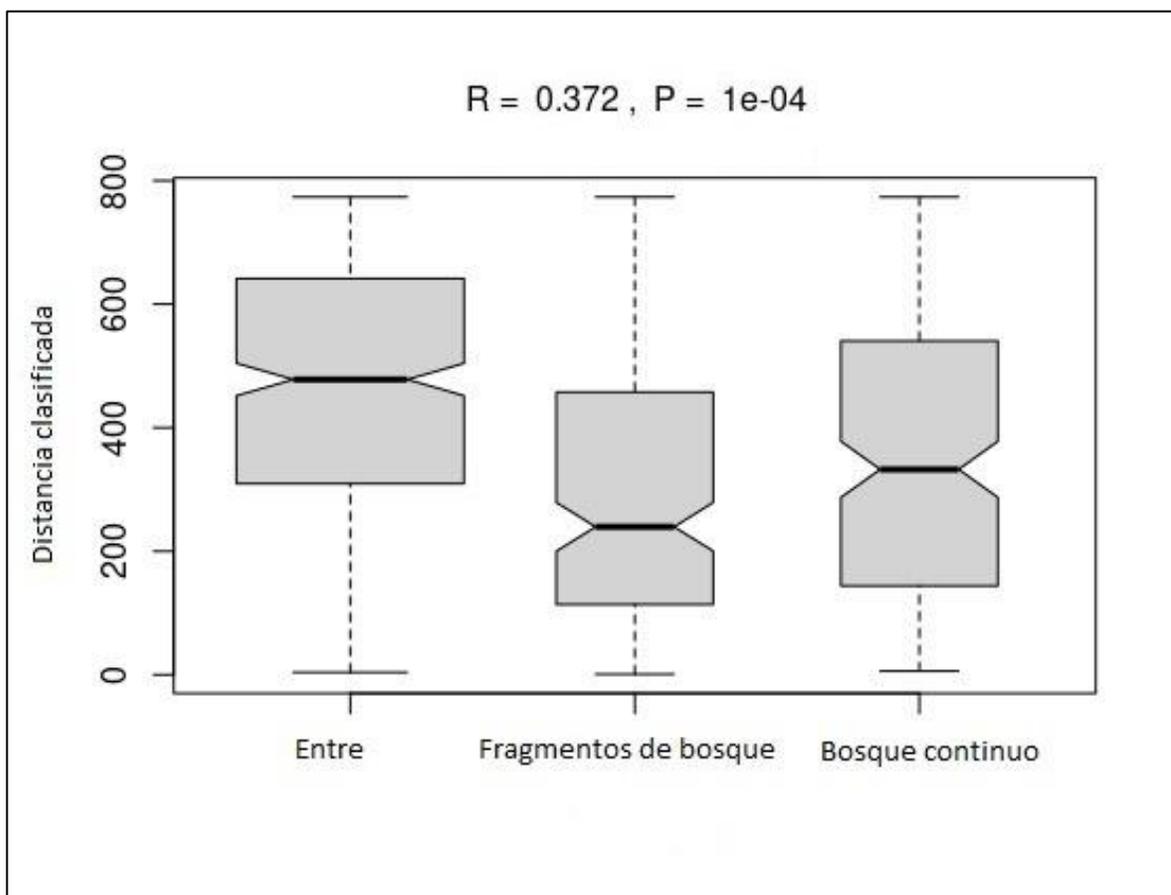


Figura 7: Grafico de cajas que muestra las diferencias entre las observaciones realizadas entre el bosque fragmentado y el bosque continuo y dentro de los grupos de cada ambiente. R= 0,372; p= 0,0001

Finalmente, luego de realizar el análisis de similitudes, donde se muestra que el bosque fragmentado y el bosque continuo son grupos distintos, se revisó si las propiedades de las red eran función del área y/o de la conectividad del ambiente.

Para resolver esta pregunta (pregunta central del capítulo), se realizaron modelos lineales generalizados donde las variables respuestas fueron las propiedades de la red (riqueza y abundancia de las especies, anidamiento, conectancia y robustez), y las variables explicativas fueron el área, la conectividad del ambiente y/o la suma de ambos.

El mejor ajuste (valor de AICc más bajo) se produce cuando el área explicaba las propiedades de la red, excepto para la propiedad dada por la conectancia la cual fue explicada por la conectividad del ambiente (Tabla 5)

Tabla 5: Resumen de valores de AICc para cada una de las propiedades de la red evaluadas en función del área y/o de la conectividad.

Variable respuesta	Variabes explicativas	AICc
Riqueza	Área	186,6535
	Conectividad	188,3564
	Área + Conectividad	188,9645
Abundancia	Área	283,7092
	Área + Conectividad	284,0754
	Conectividad	304,4990
Anidamiento	Área	317,6122
	Conectividad	319,6133

	Área + Conectividad	319,9333
Conectancia	Conectividad	-49,92024
	Área + Conectividad	-47,68171
	Área	-47,29877
Robustez	Área	-90,63724
	Área + Conectividad	-89,62615
	Conectividad	-88,74918

## Discusión

Una de las consecuencias más importantes de la fragmentación del bosque es la disminución del hábitat disponible para que las especies encuentren allí refugio o alimento, lo que puede influir en las propiedades de toda la red de interacciones (riqueza y abundancia de las especies, anidamiento, conectancia, robustez). Los índices a nivel de red están dependientes de varios factores, como la abundancia local de las especies de plantas e insectos, sus rasgos funcionales y relaciones evolutivas, así como de los cambios en las condiciones ambientales (Dehling, 2018; López-Carretero et al., 2014). Estos índices pueden proporcionar información sobre las reglas subyacentes a la organización de los sistemas ecológicos, pero también sobre la estabilidad de las redes ecológicas de múltiples especies y su diversidad ante los cambios ambientales y las perturbaciones (Dehling, 2018).

El análisis de similitudes entre ambientes, basado en la abundancia de las especies, dio como resultado que los ambientes de fragmentos de bosque y el bosque continuo eran significativamente diferentes, aunque con mayores similitudes en la flora que en la entomofauna (Figuras 5 y 6). Al momento de evaluar si las propiedades de la red eran función del área, de la conectividad de hábitats, o de la suma de ambos, el análisis estadístico indicó que el área juega un papel crucial para explicar estas variables, aunque la conectividad del ambiente también es importante como en el caso de la conectancia. En el caso de la riqueza y abundancia de las especies, junto con el anidamiento y la robustez de la red, es comprensible imaginar que el área adquiere mayor importancia sobre todo bajo un contexto florístico amplio, en el cual el grado de especialización dentro de las redes se relaciona con una mayor diversificación en el uso de los recursos por parte de los herbívoros. Una mayor riqueza de plantas y una mayor complejidad

estructural de la vegetación proporcionan una gran variedad de microhábitats y recursos, promoviendo una menor competencia entre los insectos herbívoros (Lewinsohn et al., 2005; Lewinsohn & Roslin, 2008), favoreciendo a su vez la especialización dentro de la red de interacciones y, como consecuencia, un mayor anidamiento de la red. Además, es importante mencionar que la especialización puede proporcionar a los herbívoros un espacio con menor presencia de enemigos (por ejemplo, aves) en hábitats estructuralmente más complejos (Bernays & Graham, 1988; Jeffries & Lawton, 1984).

El anidamiento es un patrón generalizado en las redes de interacciones conocidas, no solamente antagonistas, sino que también en las mutualistas, lo que sugiere la presencia de un ensamble de especies altamente especialistas junto a generalistas, además es uno de los determinantes más importantes de la robustez en los ecosistemas (Neff et al., 2021). Al igual que en las interacciones mutualistas, la pérdida de las especies interactuantes en bosques fragmentados se relaciona con la pérdida de anidamiento en la red (Valladares et al., 2012). Así, las especies y las interacciones que son capaces de prosperar, a pesar de las perturbaciones impuestas por la pérdida y fragmentación del hábitat, serán las que definan la configuración futura de las redes locales (Emer et al., 2020).

Por su parte, la conectancia en sí, nos indica el número de interacciones registradas en relación a las interacciones potenciales, lo que puede señalar que los fragmentos de bosque y el bosque continuo poseen diferencias profundas para el ensamble de la comunidad. En ambientes fragmentados se presenta una menor riqueza de especies y menos abundancia numérica de plantas y herbívoros que en ambientes continuos, y por ello el número de especies especialistas puede disminuir, prevaleciendo las especies generalistas y el número de las conexiones posibles

aumentan en comparación con el bosque continuo (Dunne et al., 2002b). Una característica importante de mencionar, es el ciclo de vida de los insectos herbívoros, el cual se comprobó que es muy variado, al momento de la captura, abarcando desde fases larvales (todos los individuos capturados de la orden díptera y lepidóptera) hasta adultos desarrollados (Anexo 2). Esto da cuenta de la gran movilidad que presentaban los insectos, debido a que las fases larvales suelen permanecer en el mismo árbol durante el periodo de desarrollo, mientras que los adultos suelen asociarse a una especie en particular de la cual se alimentan; así, cuando los individuos de una especie arbórea se encuentran distantes, los insectos suelen restringir su movilidad. En un contexto paisajístico, esto sugiere que la matriz entre parches de bosque, compuesta en el caso de estudio por una alta densidad y cobertura del helecho *Blechnum chilense*, constituye una barrera física que impide el movimiento en la matriz de las especies herbívoras. Esto indica que la matriz de helechos no es utilizada en la práctica como conector de hábitats o como refugio por los herbívoros (observaciones de campo).

Nuestro resultados amplían el conocimiento de la condiciones de estabilidad de las redes planta-herbívoro que existía hasta el momento, e indican opciones a futuro para estabilizar las comunidades asociadas. Estas avenidas permanecían inexploradas en un contexto de red planta-herbívoro, y se ha comprobado su aplicación en este ecosistema de estudio, donde la disponibilidad de recursos para los herbívoros es restringida (temporada seca marcada) y la estructura de las redes planta-herbívoros depende del dominio de los herbívoros generalistas versus especialistas (López-Carretero et al., 2014) que son capaces de persistir ante estas condiciones adversas.

## Conclusión

Las redes ecológicas entre especies de plantas e insectos interactuantes son herramientas poderosas para representar a la comunidad en los paisajes que están sujetos a cambios espaciales como los producidos por la fragmentación y pérdida de hábitat (Bascompte, 2009). Datos y modelos empíricos muestran que podemos entender las interacciones locales planta-insecto sólo si incorporamos una perspectiva de paisaje (Tscharrntke & Brandl, 2004).

Se necesitan más estudios para analizar la importancia de la fragmentación del bosque en la distribución y fenología de herbívoros especializados y otros artrópodos que habitan en este ecosistema fragmentado. Los estudios que incluyan el impacto de los depredadores y los parasitoides sobre las poblaciones de herbívoros, dentro de la heterogeneidad de la planta hospedadora entre las hojas jóvenes y viejas (diferenciadas por sus rasgos químicos y físicos), la colonización por artrópodos y el espaciamiento entre las plantas hospederas, son antecedentes necesarios para establecer factores reguladores del conjunto de comunidades de artrópodos y gremios tróficos que habitan aquí. Del mismo modo, parece necesario realizar estudios para identificar las especies más relevantes para la conservación de la biodiversidad de un ecosistema, con el fin de llevar a cabo acciones de manejo que sean apropiadas para su mantención en el largo plazo (Villa-Galaviz et al., 2012).

Esta es la primera investigación en el bosque templado chileno en que se evalúan los parámetros que caracterizan la red planta-herbívoro en una diversidad de fragmentos de bosque que difieren en área y conectividad en el paisaje. Los resultados para este paisaje permiten entender en forma relativamente simple la forma en que se producen las interacciones interespecíficas durante los estados iniciales y avanzados de una sucesión secundaria y, por lo tanto, sugieren que estudios

futuros deben considerar todos los gremios de herbívoros, así como otros niveles tróficos (e.g., depredadores de herbívoros) y otras interacciones entre especies de animales y plantas del ecosistema de bosque, tales como la polinización y la dispersión de semillas.

Anexo 1: Lista de las principales especies arbóreas observadas en los fragmentos de bosque y en el bosque continuo en la Estación Biológica Senda de Darwin, Chiloé. Es importante considerar que estas especies no presentan una abundancia equitativa, siendo las especies *Drimys winteri*, *Tepualia stipularis* y *Eucryphia cordifolia* las más representativas.

Espece	Familia
<i>Amomyrtus</i> sp. (Molina) D. Legrand & Kausel	Myrtaceae
<i>Caldcluvia paniculata</i> Cav. (D. Don)	Cunoniaceae
<i>Drimys winteri</i> J. R. Forst. & G. Forst.	Winteraceae
<i>Eucryphia cordifolia</i> Cav.	Cunoniaceae
<i>Gevuina avellana</i> Molina	Proteaceae
<i>Nothofagus nítida</i> (Phil.) Krasser	Nothofagaceae
<i>Podocarpus nubigenus</i> Lindl.	Podocarpaceae
<i>Raukaua laetevirens</i> (Gay) Frodin	Araliaceae
<i>Saxegothea conspicua</i> Lindl.	Podocarpaceae
<i>Tepualia stipularis</i> (Hook & Arn.) Griseb	Myrtaceae
<i>Weinmannia trichosperma</i> Cav.	Cunoniaceae

Anexo 2: Lista de especies herbívoras observadas en los fragmentos de bosque y en el bosque continuo en la Estación Biológica Senda de Darwin, Chiloé. Todas las especies son herbívoros que consumen tejidos foliares, excepto las individuos de la clase Cecidomyiidae, los cuales son agalladores foliares. La clasificación del tipo de consumo hace referencia a si es especialista o generalista y está basada en el número de interacciones de consumo registradas considerando las especies arbóreas en el lugar (Especialista  $\leq 3$  y Generalista  $\geq 4$  especies interactuantes). El encabezado “etapa” hace referencia al momento del ciclo de vida en el que el insecto herbívoro fue capturado.

Herbívoros	Orden	Familia	Consumo	Etapa
<i>Aegorhinus nodipennis</i>	Coleóptera	Curculionidae	Generalista	Adulto
<i>Araucomyrmex</i> sp.	Hymenóptera	Formicidae	Especialista	Adulto
<i>Austronemoura flintorum</i>	Plecóptera	Notonemouridae	Especialista	Adulto
<i>Camponotus distinguendus</i>	Hymenóptera	Formicidae	Generalista	Adulto
<i>Cecidomyiidae</i>	Díptera	Cecidomyiidae	Generalista	Larva
<i>Cosmophyllum</i> sp.	Ortóptera	Tettigoniidae	Especialista	Adulto
<i>Cyphon castaneus</i>	Coleóptera	Scirtidae	Generalista	Adulto
<i>Cyphon</i> sp.	Coleóptera	Scirtidae	Generalista	Adulto
<i>Deromecus</i> sp.	Coleóptera	Elateridae	Generalista	Adulto
<i>Doina arriagadai</i>	Lepidóptera	Depressariidae	Especialista	Larva

<i>Doina</i> sp.	Lepidóptera	Depressariidae	Especialista	Larva
<i>Euclidiodes chiloensis</i>	Lepidóptera	Geometridae	Generalista	Larva
<i>Euclidiodes</i> sp.	Lepidóptera	Geometridae	Especialista	Larva
<i>Geometridae</i>	Lepidóptera	Geometridae	Generalista	Larva
<i>Heteronemia</i> sp.	Phasmatodea	Heteronemiidae	Especialista	Adulto
<i>Lasiophanes hoffmanni</i>	Hymenóptera	Formicidae	Generalista	Adulto
<i>Lasiophanes picinus</i>	Hymenóptera	Formicidae	Generalista	Adulto
<i>Listroderes</i> sp.	Coleóptera	Curculionidae	Especialista	Adulto
<i>Magniophaga</i> sp.	Lepidóptera	Gelechioidae	Especialista	Larva
<i>Mordella</i> sp.	Coleóptera	Mordellidae	Especialista	Adulto
<i>Myrmelachista mayri</i>	Hymenóptera	Formicidae	Especialista	Adulto
<i>Nemadiopsis</i> sp.	Coleóptera	Leioidae	Generalista	Adulto
<i>Neonemoura barrosi</i>	Plecóptera	Notonemouridae	Generalista	Adulto
<i>Ormiscodes nigrosignata</i>	Lepidóptera	Saturniidae	Especialista	Larva
<i>Protopsilapha</i> sp.	Coleóptera	Chrysomelidae	Generalista	Adulto
<i>Psilaspilates</i> sp.	Lepidóptera	Geometridae	Generalista	Larva
<i>Somomecus</i> sp.	Coleóptera	Elateridae	Generalista	Adulto

<i>Syncirsodes</i> sp.	Lepidóptera	Geometridae	Generalista	Larva
<i>Tapinoma antarcticum</i>	Hymenóptera	Formicidae	Especialista	Adulto
<i>Trichophthalmus miltomerus</i>	Coleóptera	Belidae	Generalista	Adulto
<i>Tropidostethus angusticollis</i>	Ortóptera	Tristiridae	Especialista	Adulto

## Bibliografía

- Agrawal, A. A. (2000). Overcompensation of plants in response to herbivory and the by-product benefits of mutualism. *Trends in Plant Science*, 5(7), 309–313.  
[https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01679-4](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01679-4)
- Albornoz, F., Gaxiola, A., Seaman, B. J., Pugnaire, F. I., & Armesto, J. J. (2013). Nucleation-driven regeneration promotes post-fire recovery in a Chilean temperate forest. *Plant Ecology*, 214(5), 765–776. <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0206-x>
- Armesto, J. J., Díaz-Forestier, J., Tejo, C., & Celis-Diez, J. L. (2011). *Botánica Ecológica, guía de campo de la flora leñosa de Chiloé*. Instituto de Ecología y Biodiversidad.
- Bascompte, J. (2009). Disentangling the web of life. *Science*, 325(5939), 416–419.  
<https://doi.org/10.1126/science.1170749>
- Bernays, E., & Graham, M. (1988). On the Evolution of Host Specificity in Phytophagous Arthropods. *Ecology*, 69(4), 886–892. <https://doi.org/10.2307/1941237>
- Borthagaray, A. I., Berazategui, M., & Arim, M. (2015). Disentangling the effects of local and regional processes on biodiversity patterns through taxon-contingent metacommunity network analysis. *Oikos*, 124(10), 1383–1390. <https://doi.org/10.1111/oik.01317>
- Burgos, E., Ceva, H., Perazzo, R. P. J., Devoto, M., Medan, D., Zimmermann, M., & María Delbue, A. (2007). Why nestedness in mutualistic networks? *Journal of Theoretical Biology*, 249(2), 307–313. <https://doi.org/10.1016/J.JTBI.2007.07.030>
- Carmona, M. R., Aravena, J. C., Bustamante-Sánchez, M. A., Celis-Diez, J. L., Charrier, A.,

- Díaz, I. A., Díaz-Forestier, J., Díaz, M. F., Gaxiola, A., Gutiérrez, A. G., Hernandez-Pellicer, C., Ippi, S., Jaña, R., Jara-Arancio, P., Jimenez, J., Manuschevich, D., Necochea, P., Nuñez-Avila, M., Papic, C., ... Armesto, J. J. (2010). Senda Darwin Biological Station: Long-term ecological research at the interface between science and society. *Revista Chilena de Historia Natural*, 83(1), 113–142. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2010000100007>
- Chalfoun, A. D., Thompson, F. R., & Ratnaswamy, M. J. (2002). Nest Predators and Fragmentation: a Review and Meta-Analysis. *Conservation Biology*, 16(2), 306–318. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00308.x>
- Chisholm, C., Lindo, Z., & Gonzalez, A. (2011). Metacommunity diversity depends on connectivity and patch arrangement in heterogeneous habitat networks. *Ecography*, 34(3), 415–424. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06588.x>
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18(1), 117–143. <https://doi.org/10.1111/J.1442-9993.1993.TB00438.X>
- Connor, E. F., & Taverner, M. P. (1997). The Evolution and Adaptive Significance of the Leaf-Mining Habit. *Oikos*, 79(1), 6. <https://doi.org/10.2307/3546085>
- De Meester, L., Vanoverbeke, J., Kilsdonk, L. J., & Urban, M. C. (2016). Evolving Perspectives on Monopolization and Priority Effects. In *Trends in Ecology and Evolution* (Vol. 31, Issue 2, pp. 136–146). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.12.009>
- Dehling, D. M. (2018). The Structure of Ecological Networks. In *Ecological Networks in the*

*Tropics* (pp. 29–42). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-68228-0\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-319-68228-0_3)

Didham, R. K., Ghazoul, J., Stork, N. E., & Davis, A. J. (1996). Insects in fragmented forests: A functional approach. *Trends in Ecology and Evolution*, *11*(6), 255–260. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)20047-3](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)20047-3)

Dunne, J., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002a). Small networks but not small worlds: unique aspects of food web structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1–15.

Dunne, J., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002b). Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, *5*(4), 558–567. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00354.x>

Economo, E. P., & Keitt, T. (2010). Network isolation and local diversity in neutral metacommunities. *Oikos*, *119*(8), 1355–1363. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18272.x>

Emer, C., Jordano, P., Pizo, M. A., Ribeiro, M. C., Silva, F. R., & Galetti, M. (2020). Seed dispersal networks in tropical forest fragments: Area effects, remnant species, and interaction diversity. *Biotropica*, *52*(1), 81–89. <https://doi.org/10.1111/btp.12738>

Grainger, T. N., Germain, R. M., Jones, N. T., & Gilbert, B. (2017). Predators modify biogeographic constraints on species distributions in an insect metacommunity. *Ecology*, *98*(3), 851–860. <https://doi.org/10.1002/ecy.1712>

Hagen, M., Kissling, W. D., Rasmussen, C., De Aguiar, M. A. M., Brown, L., Carstensen, D.

- W., Alves-Dos-Santos, I., Dupont, Y. L., Edwards, F. K., Genini, J., Guimarães, P. R., Jenkins, G. B., Jordano, P., Kaiser-Bunbury, C. N., Ledger, M. E., Maia, K. P., Marquitti, F. M. D., Mclaughlin, Ó., Morellato, L. P. C., ... Olesen, J. M. (2012). Biodiversity, Species Interactions and Ecological Networks in a Fragmented World. *Advances in Ecological Research*, 46, 89–210. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-396992-7.00002-2>
- Haila, Y., Hanski, I. K., & Raivio, S. (1993). Turnover of Breeding Birds in Small Forest Fragments: The “Sampling” Colonization Hypothesis Corroborated. *Ecology*, 74(3), 714–725. <https://doi.org/10.2307/1940799>
- Hanski, I. (2000). Extinction debt and species credit in boreal forests: modelling the consequences of different approaches to biodiversity conservation on JSTOR. *Annales Zoologici Fennici*, 37(4), 271–280. <https://www.jstor.org/stable/23735720?seq=1>
- Henle, K., Davies, K. F., Kleyer, M., Margules, C., & Settele, J. (2004). Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation*, 13(1), 207–251. <https://doi.org/10.1023/B:BIOC.0000004319.91643.9e>
- Holt, R. D. (1996). Food Webs in Space: An Island Biogeographic Perspective. In *Food Webs* (pp. 313–323). Springer US. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-7007-3\\_30](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-7007-3_30)
- Ings, T. C., & Hawes, J. E. (2018). The History of Ecological Networks. In *Ecological Networks in the Tropics*. Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-68228-0\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-319-68228-0_2)
- Jaña, R., Celis-Diez, J. L., Gutiérrez, A. G., Cornelius, C., & Armesto, J. J. (2006). Diversidad en bosques fragmentados de Chiloé ¿son todos los fragmentos iguales? In *Biodiversidad*

*en ambientes fragmentados de Chile: patrones y procesos diferentes escalas* (pp. 159–189).

Jeffries, M. J., & Lawton, J. H. (1984). Enemy free space and the structure of ecological communities. *Biological Journal of the Linnean Society*, 23(4), 269–286.

<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1984.tb00145.x>

Krause, A. E., Frank, K. A., Mason, D. M., Ulanowicz, R. E., & Taylor, W. W. (2003).

Compartments revealed in food-web structure. *Nature*, 426(6964), 282–285.

<https://doi.org/10.1038/nature02115>

Laurance, W. F., Lovejoy, T. E., Vasconcelos, H. L., Bruna, E. M., Didham, R. K., Stouffer, P. C., Gascon, C., Bierregaard, R. O., Laurance, S. G., & Sampaio, E. (2002). Ecosystem Decay of Amazonian Forest Fragments: a 22-Year Investigation. *Conservation Biology*, 16(3), 605–618. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01025.x>

Laurance, W. F., & Vasconcelos, H. L. (2009). Deforestation and forest fragmentation in the amazon. In *Tropical biology and conservation management* (pp. 23–29).

Lewinsohn, T. M., Inácio Prado, P., Jordano, P., Bascompte, J., & M. Olesen, J. (2006).

Structure in plant-animal interaction assemblages. *Oikos*, 113(1), 174–184.

<https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.14583.x>

Lewinsohn, T. M., Novotny, V., & Basset, Y. (2005). Insects on Plants: Diversity of Herbivore Assemblages Revisited. *Annual Review of Ecology, Evolution, and*

*Systematics*, 36(1), 597–620. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.091704.175520>

Lewinsohn, T. M., & Roslin, T. (2008). Four ways towards tropical herbivore megadiversity.

*Ecology Letters*, 11(4), 398–416. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01155.x>

López-Carretero, A., Díaz-Castelazo, C., Boege, K., & Rico-Gray, V. (2014). Evaluating the Spatio-Temporal Factors that Structure Network Parameters of Plant-Herbivore Interactions. *PLoS ONE*, 9(10), e110430. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0110430>

MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press.

Maldonado-Coelho, M., & Marini, M. Â. (2000). Effects of Forest Fragment Size and Successional Stage on Mixed-Species Bird Flocks in Southeastern Brazil. *The Condor*, 102(3), 585–594. <https://doi.org/10.1093/condor/102.3.585>

Matthies, D., Schmid, B., & Schmid-Hempel, P. (1995). The Importance of Population Processes for the Maintenance of Biological Diversity. *GAIA - Ecological Perspectives for Science and Society*, 4(4), 199–209. <https://doi.org/10.14512/gaia.4.4.3>

Memmott, J., Waser, N. M., & Price, M. V. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1557), 2605–2611. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2909>

Mithöfer, A., & Boland, W. (2012). Plant Defense Against Herbivores: Chemical Aspects. *Annual Review of Plant Biology*, 63(1), 431–450. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042110-103854>

Nascimento, H. E. M., & Laurance, W. F. (2006). Area and edge effects on forest structure in Amazonian forest fragments after 13-17 years of isolation. *Acta Amazonica*, 36(2), 183–192. <https://doi.org/10.1590/s0044-59672006000200008>

- Neff, F., Brändle, M., Ambarlı, D., Ammer, C., Bauhus, J., Boch, S., Hölzel, N., Klaus, V. H., Kleinebecker, T., Prati, D., Schall, P., Schäfer, D., Schulze, E.-D., Seibold, S., Simons, N. K., Weisser, W. W., Pellissier, L., & Gossner, M. M. (2021). Changes in plant-herbivore network structure and robustness along land-use intensity gradients in grasslands and forests. *Science Advances*, *7*(20), eabf3985.  
<https://doi.org/10.1126/sciadv.abf3985>
- Poisot, T., Bever, J. D., Nemri, A., Thrall, P. H., & Hochberg, M. E. (2011). A conceptual framework for the evolution of ecological specialisation. *Ecology Letters*, *14*(9), 841–851. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01645.x>
- Price, P. W. (2002). Resource-driven terrestrial interaction webs. *Ecological Research*, *17*(2), 241–247. <https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2002.00483.x>
- Ramos-Jiliberto, R., Albornoz, A., Valdovinos, F. S., Smith-Ramírez, C., Arim, M., Armesto, J. J., & Marquet, P. A. (2009). A network analysis of plant-pollinator interactions in temperate rain forests of Chiloé Island, Chile. *Oecologia*, *160*(4), 697–706.  
<https://doi.org/10.1007/s00442-009-1344-7>
- Redmond, C. M., Auga, J., Gewa, B., Segar, S. T., Miller, S. E., Molem, K., Weiblen, G. D., Butterill, P. T., Maiyah, G., Hood, A. S. C., Volf, M., Jorge, L. R., Basset, Y., & Novotny, V. (2019). High specialization and limited structural change in plant-herbivore networks along a successional chronosequence in tropical montane forest. *Ecography*, *42*(1), 162–172. <https://doi.org/10.1111/ecog.03849>
- Rodríguez-Gironés, M. A., & Santamaría, L. (2006). A new algorithm to calculate the

- nestedness temperature of presence-absence matrices. *Journal of Biogeography*, 33(5), 924–935. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2699.2006.01444.X/FORMAT/PDF>
- Rosenzweig, M. L. (1995). *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press.
- Rossetti, M. R., Tschardtke, T., Aguilar, R., & Batáry, P. (2017). Responses of insect herbivores and herbivory to habitat fragmentation: a hierarchical meta-analysis. *Ecology Letters*, 20(2), 264–272. <https://doi.org/10.1111/ele.12723>
- Santos, M., Cagnolo, L., Roslin, T., Marrero, H. J., & Vázquez, D. (2019). Landscape connectivity explains interaction network patterns at multiple scales. *Ecology*, 100(11), e02883. <https://doi.org/10.1002/ecy.2883>
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J., & Margules, C. (1991). Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Conservation Biology*, 5(1), 18–32. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1991.tb00384.x>
- Schoonhoven, L. M., van Loon, J. J. A., & Dicke, M. (2005). *Insect-Plant Biology*.
- Steffan-Dewenter, I., & Tschardtke, T. (1999). Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia*, 121(3), 432–440. <https://doi.org/10.1007/s004420050949>
- Stouffer, D. B., & Bascompte, J. (2011). Compartmentalization increases food-web persistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(9), 3648–3652. <https://doi.org/10.1073/pnas.1014353108>
- Summerville, K. S. (2004). Do Smaller Forest Fragments Contain a Greater Abundance of

Lepidopteran Crop and Forage Consumers? *Environmental Entomology*, 33(2), 234–241.

<https://doi.org/10.1603/0046-225X-33.2.234>

Sweaney, N., Lindenmayer, D. B., & Driscoll, D. A. (2014). Is the matrix important to

butterflies in fragmented landscapes? *Journal of Insect Conservation*, 18(3), 283–294.

<https://doi.org/10.1007/s10841-014-9641-9>

Swihart, R. K., Lusk, J. J., Duchamp, J. E., Rizkalla, C. E., & Moore, J. E. (2006). The roles of

landscape context, niche breadth, and range boundaries in predicting species responses to habitat alteration. *Diversity and Distributions*, 12(3), 277–287.

<https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00242.x>

Thébault, E., & Fontaine, C. (2010). Stability of ecological communities and the architecture

of mutualistic and trophic networks. *Science*, 329(5993), 853–856.

<https://doi.org/10.1126/science.1188321>

Thompson, P. L., Rayfield, B., & Gonzalez, A. (2017). Loss of habitat and connectivity erodes

species diversity, ecosystem functioning, and stability in metacommunity networks.

*Ecography*, 40(1), 98–108. <https://doi.org/10.1111/ecog.02558>

Tischendorf, L., & Fahrig, L. (2000). On the usage and measurement of landscape

connectivity. *Oikos*, 90(1), 7–19. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.900102.x>

Tscharntke, T., & Brandl, R. (2004). Plant insect interactions in fragmented landscapes.

*Annual Review of Entomology*, 49(1), 405–430.

<https://doi.org/10.1146/annurev.ento.49.061802.123339>

Tylianakis, J. M., Tscharntke, T., & Lewis, O. T. (2007). Habitat modification alters the

structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature*, 445(7124), 202–205.

<https://doi.org/10.1038/nature05429>

Urban, D., & Keitt, T. (2001). Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. In *Ecology* (Vol. 82, Issue 5). John Wiley & Sons, Ltd. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[1205:LCAGTP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1205:LCAGTP]2.0.CO;2)

Valladares, G., Cagnolo, L., & Salvo, A. (2012). Forest fragmentation leads to food web contraction. *Oikos*, 121(2), 299–305. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19671.x>

Vallan, D. (2000). Influence of forest fragmentation on amphibian diversity in the nature reserve of Ambohitantely, highland Madagascar. *Biological Conservation*, 96(1), 31–43. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(00\)00041-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00041-0)

Villa-Galaviz, E., Boege, K., & Del-Val, E. (2012). Resilience in Plant-Herbivore Networks during Secondary Succession. *PLoS ONE*, 7(12), e53009. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053009>

von Zeipel, H., Eriksson, O., & Ehrlén, J. (2006). Host plant population size determines cascading effects in a plant-herbivore-parasitoid system. *Basic and Applied Ecology*, 7(3), 191–200. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.06.004>

Warton, D. I., Wright, S. T., & Wang, Y. (2012). Distance-based multivariate analyses confound location and dispersion effects. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(1), 89–101. <https://doi.org/10.1111/J.2041-210X.2011.00127.X/FORMAT/PDF>

Willson, M. F., & Armesto, J. J. (1996). The natural history of Chiloe: on Darwin's trail. In *Revista Chilena de Historia Natural* (Vol. 69).

Woodcock, B. A., & Vanbergen, A. J. (2008). Parasitism of the beech leaf-miner weevil in a woodland: patch size, edge effects and parasitoid species identity. *Insect Conservation and Diversity*, 1(3), 180–188. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2008.00023.x>

## **Capítulo IV: Patrones de herbivoría en el bosque fragmentado de Chiloé.**

### Resumen

A pesar que las interacciones de consumo entre plantas y herbívoros se han estudiado en ambientes de bosques fragmentados en diversos biomas, aún se desconoce qué factores son más influyentes cuando se cuantifica la herbivoría. En este trabajo se investiga de qué manera los factores ecológicos descendentes (en este caso abundancia de depredadores arácnidos y abundancia de insectos herbívoros), o ascendentes (caracteres de las plantas, como altura de los árboles y defensas físicas), y la acción conjunta de ambos factores, moldean los niveles de herbivoría que afectan a las especies vegetales en un ambiente fragmentado y en un ambiente continuo del bosque templado de Chiloé. Para ello, se cuantificó la herbivoría durante las temporadas de primavera-verano de los años 2018-2019 y se registró la identidad y abundancia de insectos herbívoros y sus depredadores arácnidos que habitaban en las mismas especies leñosas donde se evaluó el consumo. Para medir los efectos ascendentes, se catalogó la estatura de todas las plantas con o sin presencia de herbivoría y las defensas físicas presentes, como la dureza y el grosor foliar. Los resultados confirman que cuando se evalúan todos los datos en conjunto, mediante un análisis de modelos de ecuaciones estructurales por partes, los efectos ascendentes fueron los más significativos por su incidencia en la herbivoría sufrida por las especies leñosas en el ambiente fragmentado y de bosque continuo. Así, las defensas físicas de las plantas y su estructura vertical, son elementos que modulan el daño sufrido por herbivoría en el bosque templado de Chiloé, el cual se caracteriza por poseer una alta diversidad vegetal y enfrentar impactos por fragmentación antropogénica.

Palabras claves:

Herbivoría, abundancia de herbívoros, abundancia de arañas, altura de las plantas, defensas físicas contra herbívoros, bosque fragmentado, bosque continuo.

## Introducción

En ambientes boscosos, las plantas se ven afectadas de manera importante por factores antropogénicos (e.g., fragmentación del área de bosque y pérdida de hábitat) y varían en respuesta a numerosas variables bióticas (e.g., diferencias en el ensamble de herbívoros y efectos en cascada) (Del-Val & Boege, 2012). La fragmentación de hábitats se define, por lo general, como un proceso donde "un gran hábitat continuo se transforma en una serie de parches más pequeños, separados unos de otros por una matriz de hábitats cualitativamente diferentes del bosque continuo original" (Fahrig, 2003). A su vez, la herbivoría es la interacción donde los animales consumen tejidos verdes de las plantas (Del-Val & Boege, 2012) con repercusiones negativas sobre la adecuación biológica de estas últimas (Coley & Barone, 1996). La herbivoría por insectos también tiene, en forma simultánea, consecuencias en el ciclo de los nutrientes del bosque y representa una fuerza impulsora en la evolución de la estructura y contenido de nutrientes de muchas especies de plantas (Linhart, 1991). Por otro lado, es conocido el rol que desempeñan los carnívoros cuando afectan la abundancia de herbívoros e indirectamente afectan los atributos de las plantas mediante cascadas tróficas (Schmitz et al., 2000).

La fragmentación de los bosques influye en la herbivoría alterando las comunidades de organismos herbívoros, así como sus depredadores y parasitoides, causando potencialmente cambios en los balances poblacionales de las complejas interacciones multi-tróficas (Del-Val & Boege, 2012). Muchos estudios hacen inferencias funcionales a partir de datos empíricos sobre la riqueza y abundancia poblacional de especies de insectos, sin medir el proceso de herbivoría directamente (Didham et al., 1996). Aunque los estudios sobre las consecuencias de la fragmentación para las interacciones entre especies mutualistas son abundantes (Medel et al.,

2009), un número menor de estudios ha analizado las interacciones antagónicas entre insectos y plantas como la herbivoría, particularmente en un contexto de fragmentación y pérdida de hábitat (Tscharntke & Brandl, 2004). La herbivoría influye no sólo en la dinámica y estructura de los ensambles de plantas y herbívoros, sino también en el establecimiento de plantas individuales y en los procesos demográficos (Coley & Barone, 1996), por lo tanto, tiene el potencial de influir en los procesos de regeneración y en el mantenimiento de la diversidad de los bosques (Janzen, 1970).

#### Consecuencias de la fragmentación para la herbivoría

Como consecuencia de las modificaciones del hábitat sobre la distribución de plantas y herbívoros, se han determinado efectos subsecuentes sobre las interacciones, tales como cambios en la cantidad de tejido vegetal consumido (Rao et al., 2001) y cambios en el comportamiento de los herbívoros (Silva et al., 2013). Sin embargo, los estudios son aún escasos (Arnold & Asquith, 2002; Benítez-Malvido et al., 1999; Benítez-Malvido & Lemus-Albor, 2005; Rao et al., 2001), a pesar de la importancia de estas interacciones para el ciclo de nutrientes y la regeneración de especies de plantas (Dirzo, 1984).

En los bosques tropicales, las plantas sufren altas tasas de consumo por herbívoros, mayores que en los bosques templados, quizás debido a la alta presión de herbivoría, y por consiguiente las plantas tropicales presentan una mayor diversidad de mecanismos físicos, químicos y biológicos de defensa (Coley & Barone, 1996). Se cree que esta diversidad de mecanismos de defensa resulta a su vez en una mayor especificidad de la interacción entre las plantas e insectos herbívoros (Coley, 1998). Sin embargo, no es claro cómo los cambios del paisaje debidos a la fragmentación del hábitat afectan los modos de interacción entre los herbívoros y sus plantas

preferidas como alimento, así como entre los herbívoros y sus enemigos naturales (Del-Val & Boege, 2012).

La herbivoría puede ser afectada por varios factores relevantes asociados con la fragmentación, y a su vez pueden sufrir modificaciones desde un punto de vista descendente (desde los herbívoros) y un punto de vista ascendente (desde las plantas).

Factores descendentes que impacten en la presión de herbivoría serían cambios en la abundancia poblacional de herbívoros, modificadas por el proceso de fragmentación del bosque (Benítez-Malvido et al., 1999). En este caso una mayor luminosidad acompañada por el reemplazo de las especies de interior por plantas de crecimiento rápido más palatables (Crawley, 1997), podrían permitir el desarrollo de poblaciones de herbívoros más densas (Wright, 1983) incrementando los niveles de herbivoría. A su vez, cambios en la abundancia de los enemigos naturales de los herbívoros (Christie & Hochuli, 2005; Elzinga et al., 2005), tendría un efecto significativo en la comunidad vegetal, ya que una disminución de los depredadores de los herbívoros produciría un aumento en los niveles de herbivoría registrados (Dyer & Letourneau, 1999). Los casos más notables de cascadas tróficas provienen de las islas de hábitat remanente generadas luego de la inundación de selvas tropicales para la formación de lagos en Panamá (Lago Gatún). Allí se observó el proceso de relajación de las comunidades biológicas provocado por la pérdida y aislamiento de hábitats. En estos sistemas, los depredadores de mayor tamaño se extinguieron de las islas más pequeñas, liberando del control descendente a las poblaciones de herbívoros (Rao, 2000). Como resultado, los herbívoros aumentaron considerablemente sus poblaciones en islas pequeñas, incrementando los niveles de herbivoría registrados en las plantas más palatables (Rao et al., 2001).

Los estudios que han examinado los efectos ascendentes de la herbivoría incorporan el ambiente lumínico y las variaciones microclimáticas que podrían modificar atributos físicos de la susceptibilidad de las plantas al daño (Coley & Barone, 1996) y sus respectivas defensas contra la herbivoría, debido a un compromiso entre la energía usada en crecer y defenderse (Coley et al., 1985) (Gianoli, sin publicar). Plantas altas son más “aparentes” (visibles o detectables), por lo que es más probable que sean fácilmente localizadas por herbívoros (Bruce et al., 2005; Feeny, 1976). De hecho, se ha mostrado con frecuencia que los herbívoros producen más daño en plantas más altas (conspicuas o aparentes) en comparación con las más pequeñas (e. g., plantas del sotobosque) (Schlinkert et al., 2016). Sin embargo, estudios en el bosque templado chileno, demuestran que en este ambiente esta situación podría diferir siendo los árboles comparativamente más pequeños los más afectados por la herbivoría, lo que sugiere que otros factores además del tamaño de las plantas (como la sombra) pueden afectar en el encuentro de herbívoros y plantas (Gianoli, sin publicar).

En este bosque de Chile, las hojas siempreverdes son extremadamente longevas y, por lo tanto, deben ser resistentes al daño tanto abiótico como biótico. La vida útil promedio de las hojas de las plantas en el bosque templado es de 3,5 años con extremos de 5,3 años (Lusk et al., 2008). Por lo tanto, la combinación de tasas más altas de herbivoría y una vida útil más larga de las hojas seleccionarían una mayor defensa física en las plantas.

A pesar que la teoría predice que la herbivoría puede tener efectos importantes en el crecimiento y supervivencia de las plantas, y por lo tanto, en la dinámica de sus poblaciones (Salgado-Luarte & Gianoli, 2010, 2012), es importante conocer sus respuestas empíricas (Benítez-Malvido et al., 1999). Las consecuencias de la fragmentación de hábitats sobre las tasas de herbivoría en

bosques templados han sido escasamente investigadas en Chile (Simonetti et al., 2007), a pesar de los numerosos estudios del impacto de la herbivoría sobre la dinámica de la comunidad vegetal (Salgado-Luarte & Gianoli, 2010, 2012). Para lograr conservar la biodiversidad de los fragmentos forestales, debe reconocerse la respuesta compleja de las plantas provocada por los cambios en la incidencia de herbivoría. Así, para conocer la respuesta al nivel comunitario de los efectos de la fragmentación del hábitat sobre la herbivoría, es necesario ampliar el número de especies en estudio, incluyendo plantas con diferentes estrategias de vida, así como también investigar las relaciones de los posibles mecanismos que afectarían los niveles de consumo y herbivoría. En este contexto, las visiones de control ascendente y descendente a través de la trama trófica podrían aportar un buen marco introductorio.

El propósito del presente estudio fue determinar de qué manera los factores descendentes (abundancia de depredadores arácnidos y abundancia de insectos herbívoros), ascendentes (altura de los árboles y defensas físicas -dureza y grosor foliar-) o la combinación de estos elementos en su conjunto en un escenario de bosque fragmentado, afectan los impactos de herbivoría sufridos por las especies leñosas del bosque de Chiloé.

En este contexto evaluamos tres hipótesis, cada una de ellas en un ambiente de fragmentos de bosque y en un ambiente de bosque continuo: La primera hipótesis sostiene que los factores con mayor influencia en la herbivoría son la abundancia de depredadores arácnidos de los herbívoros y, por tanto, también la abundancia de la población de herbívoros (efectos descendentes, Figura 1, sección en color rojo). La segunda hipótesis sostiene que los factores con mayor influencia en la herbivoría son las propiedades inherentes de las plantas como lo son la altura y las defensas físicas (dureza y grosor foliar) (efectos ascendentes, Figura 1, sección en color azul).

Finalmente, la tercera hipótesis sostiene que los factores con mayor influencia en la herbivoría son los factores ascendentes y descendentes en su conjunto (Figura 1).

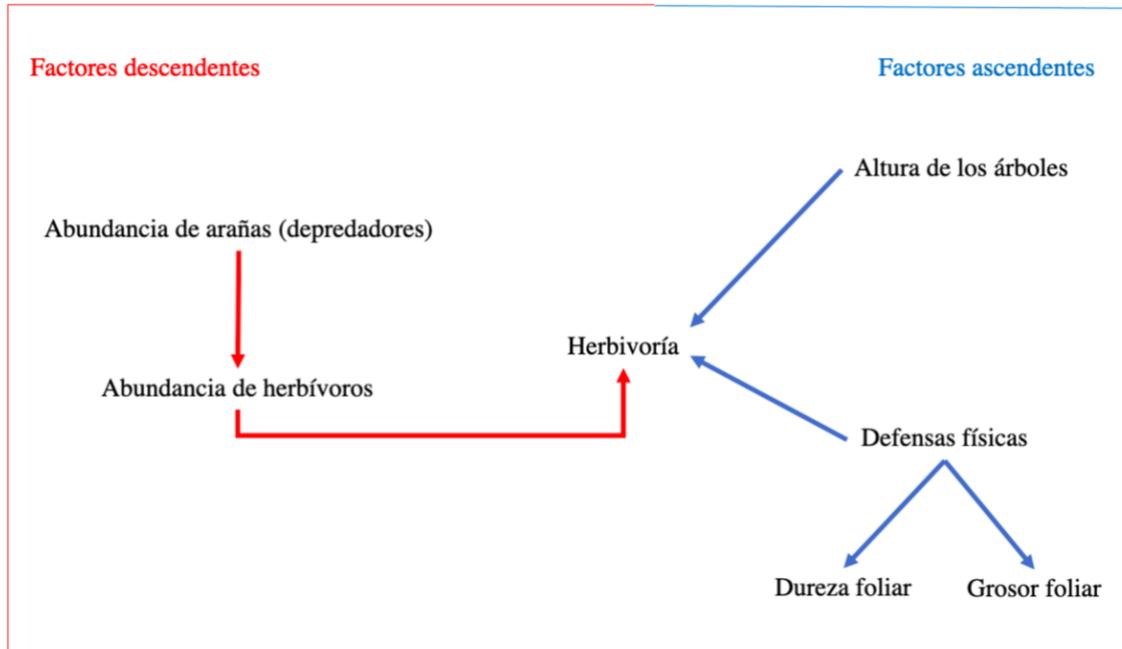


Figura 1: Diagrama de ruta que explora los efectos de los factores que influyen en la herbivoría. Las flechas representan relaciones entre las variables. La sección en color rojo considera los factores descendentes (abundancia de los depredadores arácnidos en el control de la abundancia de herbívoros) y la sección en color azul considera los factores ascendentes (altura de los árboles y las defensas físicas: dureza y grosor foliar) que afectan el nivel de daño.

## Metodología

### Área del estudio

Este estudio se llevó a cabo en la Estación Biológica Senda Darwin (EBSD), de aproximadamente 115 hectáreas, a unos 20 kilómetros al norte de Ancud. Es un área protegida y centro de investigación inmerso en el paisaje rural del norte de la Isla de Chiloé (42°53' S, 73°40' O). En el dosel de los boques siempreverdes de la EBSD, del tipo Nordpatagónico, son frecuentes especies como *Drimys winteri*, *Saxegothaea conspicua*, *Amomyrtus luma*, *Weinmannia trichosperma*, *Nothofagus nitida*, y *Podocarpus nubigenus* y en el sub-dosel y sotobosque se encuentran *Tepulia stipularis*, *Desfontainia fulgens*, *Raukaua laetevirens*, *Caldcluvia paniculata* y la gramínea leñosa *Chusquea quila* (F. Albornoz et al., 2013; Chacón & Armesto, 2006; Perez-Quezada et al., 2018) (Tabla 1).

Tabla 1: Principales especies leñosas arbóreas del área estudio en orden alfabético. Es importante mencionar que las especies muestreadas no presentaron una abundancia equitativa (número de individuos), siendo las especies *Drimys winteri*, *Tepualia stipularis* y *Eucryphia cordifolia* las más representativas.

Especie	Familia	Abundancia
<i>Amomyrtus</i> sp. (Molina) D. Legrand & Kausel	Myrtaceae	18
<i>Caldcluvia paniculata</i> Cav. (D. Don)	Cunoniaceae	20
<i>Drimys winteri</i> J. R. Forst. & G. Forst.	Winteraceae	54
<i>Eucryphia cordifolia</i> Cav.	Cunoniaceae	30
<i>Gevuina avellana</i> Molina	Proteaceae	8

<i>Nothofagus nitida</i> (Phil.) Krasser	Nothofagaceae	10
<i>Podocarpus nubigenus</i> Lindl.	Podocarpaceae	12
<i>Raukaua laetevirens</i> (Gay) Frodin	Araliaceae	9
<i>Saxegothaea conspicua</i> Lindl.	Podocarpaceae	2
<i>Tepualia stipularis</i> (Hook & Arn.) Griseb	Myrtaceae	33
<i>Weinmannia trichosperma</i> Cav.	Cunoniaceae	5

El paisaje actual de la isla ha sido moldeado por el uso generalizado del fuego para despejar terrenos con el fin de crear pastizales y favorecer algunas formas de agricultura o pastoreo durante el siglo pasado, seguido por la recolección de leña (Willson & Armesto, 1996). La vegetación actual es un mosaico de áreas deforestadas, interrumpidas por fragmentos remanentes de bosques lluviosos de hoja ancha perenne (incluyendo Bosque Valdiviano y Nordpatagónico), compuestos por una mezcla de coníferas y angiospermas arbóreas con diferentes tipos de frutos y modos de dispersión de semillas (Jaña et al., 2006). En este sitio de estudio, después de los incendios usados como forma de limpiar el terreno, los fragmentos de bosque abarcan parches desde los 0,03 m<sup>2</sup> hasta los 160 m<sup>2</sup> (F. Albornoz et al., 2013; Jaña et al., 2006). Esta investigación estudió dos ambientes contrastantes dentro del mismo paisaje, el primer ambiente se componía de 20 fragmentos de bosque inmersos en una matriz de matorral arborescente, que variaban en área desde 10 hasta 105 metros<sup>2</sup> (desde ahora considerado el ambiente fragmentado). El segundo ambiente es un bosque continuo adyacente al área de fragmentos de bosque y matorral, que se muestreó en base a alta representación de la diversidad arbórea por medio de 20 cuadrantes desde 5 hasta 52 m<sup>2</sup> distribuidos en el interior del bosque continuo (desde ahora llamado ambiente continuo). El área de cada cuadrante presentó

variabilidad debido a las variaciones espaciales de las especies, por tanto, si había más cercanía entre ellas, el área fue menor. Se consideró la distribución espacial, formas y distancias de aislamiento de los parches en donde se hizo un catastro de los invertebrados herbívoros que se asociaron a estas especies leñosas. Para ello, se realizó un censo arbóreo en cada uno de los parches de vegetación identificados en el paisaje (Albornoz et al., 2013; Perez-Quezada et al., 2018) (Tabla 1).

#### Cuantificación de insectos herbívoros y sus enemigos naturales (arañas)

El estudio de herbívoros se enfocó solamente en insectos, abordando dos técnicas básicas para capturar los individuos herbívoros y sus depredadores arácnidos presentes en las especies arbóreas estudiadas, desde plántulas (individuos leñosos de 50 cm de alto) hasta adultos: 1. El paraguas: es un paño de tela de 1 metro cuadrado, sostenido por dos varillas atravesadas, de modo que la superficie no quede muy tirante sino más bien floja. Se colocó este paño bajo las ramas que se golpearon para hacer caer sobre él los insectos y arácnidos que allí se refugiaron. Cada planta fue golpeada 10 veces con una vara de madera de 5 cm x 5 cm x 200 cm. Los especímenes que cayeron sobre la tela del paraguas se recogieron con una pinza y se conservaron en un frasco de plástico con alcohol (80%). 2. Colecta activa: es una técnica para el caso de herbívoros y sus depredadores que no fueron capturados por el método anterior. Se realizó una búsqueda de insectos herbívoros y arácnidos en hojas, flores, frutos y en la corteza de árboles donde había señales de herbivoría (área foliar removida o afectada por minadores). Los especímenes se colectaron con una pinza y se conservaron en un frasco de plástico con alcohol de manera de preservar los especímenes para su identificación. La identificación de los herbívoros y de sus depredadores se realizó posteriormente a su captura y preservación en etanol

al 80%, en el laboratorio de Ecosistemas terrestres de la Pontificia Universidad Católica de Chile, usando una lupa binocular.

Las especies se clasificaron en gremios o grupos funcionales como defoliador y agallador siguiendo a la guía de campo de Peña (Peña, 1996) y otras monografías disponibles para los invertebrados del área (Angulo et al., 2004), (Beéche, 2018), (Bocaz & Parra, 2005), (Brebí et al., 2011), (Camousseight & Vera, 2011), (Cigliano, 1999), (Elgueta & Arriagada, 1989), (Elgueta & Marvaldi, 2006), (Grant & Rentz, 1966), (Morrone, 1992), (Parra et al., 2010), (Quintero et al., 2014), (Salgado, 1936), (Snelling & Hunt, 1975), (Valdovinos et al., 2010), (Vera & Camousseight, 2006).

Las capturas se concentraron en cuatro muestreos en la temporada primavera verano 2018 - 2019. Es importante aclarar que, se consideró a una especie como herbívora, cuando se observó su presencia en el follaje una especie arbórea, ya sea realizando un consumo directamente y/o cuando había un individuo sobre parte del tronco o follaje que presentaba daño. En el caso de los arácnidos, se le consideró un depredador de insectos herbívoros cuando se observó un consumo directo y/o cuando ambos individuos se encontraban en proximidad (una misma rama del árbol golpeada con el método del paraguas por ejemplo).

#### Cuantificación de la herbivoría

Se cuantificó el daño foliar de los individuos arbóreos que se encontraban cubriendo sobre 1 metro cuadrado de área del follaje (misma área, donde se utilizó la técnica del paraguas). Para determinar el nivel de daño, se estimó el porcentaje de cada hoja que fue removida o dañada por defoliación, minación y/o agallación de un 0 a un 100%. Para cada planta se contabilizaron

incluso aquellas hojas que tenían 0% de daño. Luego se sumó el porcentaje de daño de cada hoja y finalmente se dividió por el número de hojas totales contabilizadas que tomaban disposición sobre el área estudiada.

#### Altura de los árboles

La altura (H) de todos los individuos arbóreos en el área de estudio se registró con una huincha métrica cuando los individuos medían hasta 2 metros de altura, cuando la altura fue mayor, se utilizó la siguiente ecuación:

$$H = (\text{Tan } \theta * b) + a \text{ (ecuación 1)}$$

Ecuación 1: Método para medir la altura de un árbol de más de 2 metros, donde “ $\theta$ ” es el ángulo medido por un clinómetro cuando se observó la cúspide del árbol, “b” es la distancia de la base del árbol con el observador y “a” es la altura desde el suelo hasta el ojo del observador.

#### Medición de la dureza foliar

Se recogieron tres hojas al azar de cada individuo de todas las especies arbóreas (N=11 especies). Para representar a cada especie se usaron los valores promedio de las mediciones. Los valores de la dureza foliar se estimaron mediante un penetrómetro digital con un soporte manual marca IMADA, el cual indicó la fuerza necesaria que se debe ejercer para perforar la lámina foliar o la del folíolo en el caso de hojas compuestas. Las mediciones se realizaron en hojas maduras, en la zona media ubicada entre el borde de la lámina y la nervadura central.

#### Medición del grosor foliar

Se recogieron 3 hojas al azar de cada individuo de todas las especies arbóreas (N= 11 especies). Los valores del grosor foliar se obtuvieron utilizando un medidor de grosor foliar manual marca Fowler, el cual indica en milímetros el espesor de cada lamina foliar o foliolo en el caso de las hojas compuestas. Las mediciones se realizaron en hojas maduras en el borde de la lámina.

Las defensas químicas no fueron cuantificadas debido a que estudios en sitios con biodiversidad similar a esta investigación, demostraron que el grosor de las hojas fue el único rasgo significativamente asociado con la herbivoría, excluyendo otros rasgos como las defensas químicas mediadas por el contenido foliar de alcaloides y fenoles (Guerra et al., 2010) (Gianoli, sin publicar).

#### Modelo de ecuaciones estructurales por partes (piecewise SEM)

A modo de integrar en un solo análisis los resultados individuales de cada hipótesis en cada ambiente estudiado, se realizó un modelado de ecuaciones estructurales por partes (Shipley, 2000) para estimar qué factores influyen más fuertemente en la herbivoría, cuando se presentan en poblaciones vegetales. Se vincularon variables que influyen de manera directa e indirecta sobre la herbivoría en un solo modelo, el cual consideró defensas físicas, altura de las plantas, abundancia de arañas e insectos herbívoros. Así, aspiramos a tener una conexión explícita entre nuestros datos y las hipótesis. Este modelo se realizó en el programa RStudio (RStudio Cloud) con el paquete piecewiseSEM, en el cual cada conjunto de relaciones se estimó de forma independiente. Este proceso realizó regresiones lineales simples o múltiples para cada variable respuesta, cada una de las cuales se evaluó por separado y luego se combinaron para generar inferencias sobre las hipótesis en cada ambiente. Para seleccionar que modelo era el más

adecuado se utilizó el Criterio de Información de Akaike corregido (AICc) y posteriormente se seleccionó el modelo que tuvo el valor de AICc más bajo.

## Resultados

### Ambiente de fragmentos de bosque

Los individuos muestreados en los fragmentos de bosque variaron en su porcentaje de daño foliar entre 0% y 25%, donde la mediana de los daños foliares observados fue de 5% (Anexo 1).

En el caso de la altura de las plantas, los individuos examinados presentaron un amplio rango desde 0,6 metros (*G. avellana*) hasta 13,9 metros (*D. winteri*) (Anexo 1).

En general, las defensas físicas en su conjunto (dureza y grosor foliar) presentaron grandes variaciones intra e interespecíficas en las especies de plantas, siendo destacable la dureza foliar de la especie *P. nubigenus* con el valor más alto (34,39 Newton) y el más bajo que correspondió a *W. trichosperma* (5,2 Newton). En cuanto al grosor foliar, la especie *E. cordifolia* presentó el valor más alto (0,7 milímetros) y *R. laetevirens* el más bajo (0,23 milímetros) (Anexo 1, diferencias no significativas).

### Ambiente de bosque continuo

Los individuos muestreados en el bosque continuo variaron en su porcentaje de daño foliar entre 0 y 25%, donde la mediana de los daños foliares observados fue de 5% (Anexo 1).

En el caso de la altura de las plantas, los individuos examinados presentaron un amplio rango desde 0,6 metros (*P. nubigenus*) hasta 13,3 metros (*D. winteri*) (Anexo 1).

En general, las defensas físicas en su conjunto (dureza y grosor foliar) presentaron grandes variaciones intra e interespecíficas en las especies de plantas, siendo destacable la dureza foliar de la especie *P. nubigenus* con el valor más alto (36,75 Newton) y el más bajo que correspondió a *C. paniculata* (2,72 Newton). En cuanto al grosor foliar, la especie *E. cordifolia* presentó el

valor más alto (0,62 milímetros) y *T. stipularis* el más bajo (0,19 milímetros) (Anexo 1, diferencias no significativas).

En cada uno de los ambientes, los insectos herbívoros y sus depredadores (arácnidos) presentaron una relación de 1:3 en abundancia, lo que quiere decir que por cada individuo herbívoro, se encontraron tres depredadores arácnidos presentes (Anexo 1).

Con estos parámetros se procedió a construir un modelo de ecuaciones estructurales por partes para indagar qué variables que determinan la fuerza de la herbivoría, los efectos ascendentes (altura de las plantas y defensas físicas – dureza y grosor foliar-), los efectos descendentes (abundancia de depredadores arácnidos y abundancia de insectos que afectan a los herbívoros), o la suma de estos factores en su conjunto (Figura 1) en cada uno de los ambientes investigados. Cada una de las rutas de análisis que conforman las hipótesis de estudio, aportaron con un valor distinto al modelo general. En este caso el valor de las defensas físicas fueron las que presentaron las estimaciones más altas en cada uno de los ambientes (Figura 2 y 3).

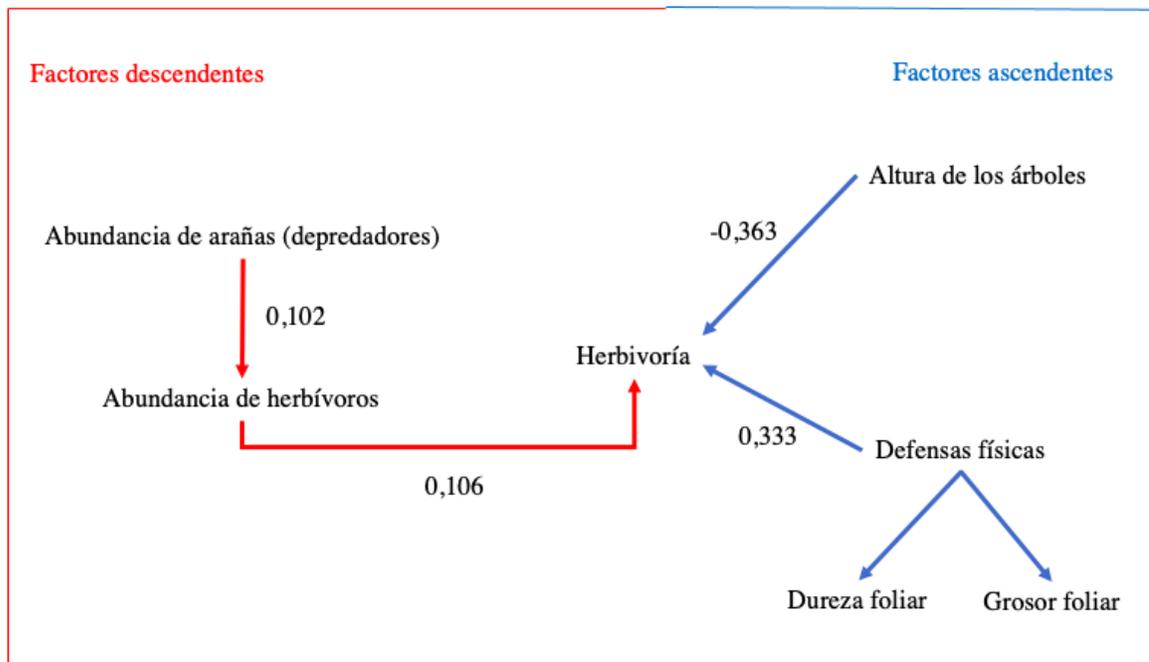


Figura 2: Diagrama de ruta para el modelo de ecuaciones estructurales por partes en el ambiente de fragmentos de bosque, que explora los efectos de los factores que influyen en la herbivoría en el bosque de la EBSD. Las flechas representan relaciones entre las variables y el número indica el valor relativo con que cada variable contribuye al modelo general.

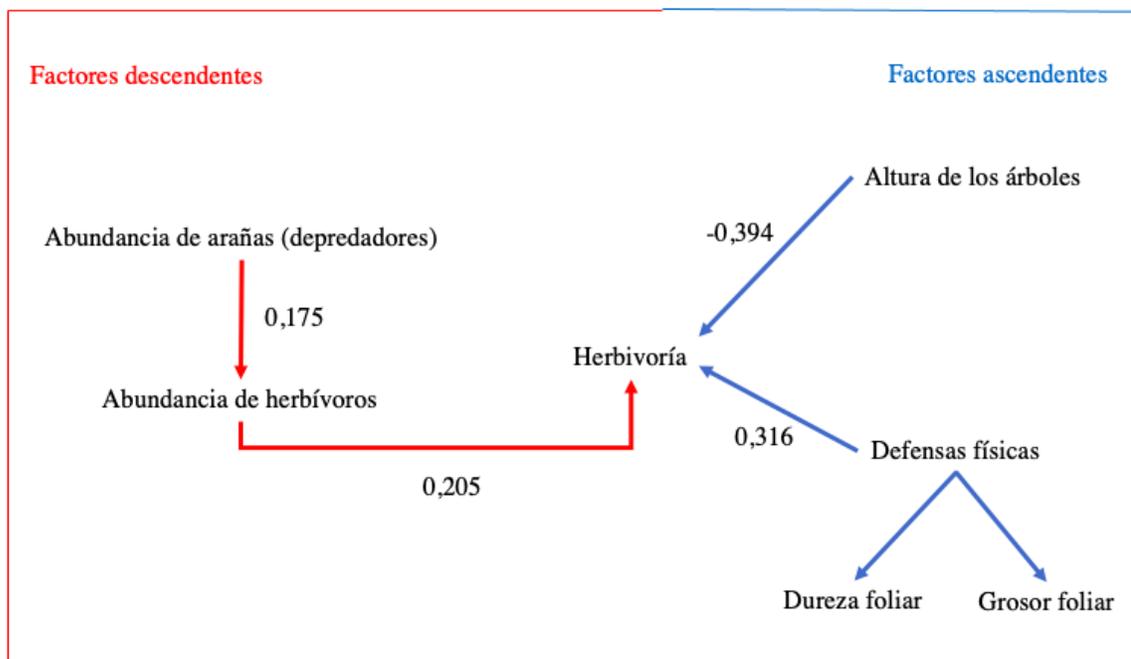


Figura 3: Diagrama de ruta para el modelo de ecuaciones estructurales por partes en el ambiente de bosque continuo, que explora los efectos de los factores que influyen en la herbivoría en el bosque de la EBSD. Las flechas representan relaciones entre las variables y el número indica el valor relativo con que cada variable contribuye al modelo general.

De este modo, la hipótesis con mayor sustento estadístico se obtuvo para el modelo que consideró la altura de los árboles y las defensas físicas (dureza y grosor foliar) -efectos ascendentes- como principales determinantes de los niveles de herbivoría foliar registrados en cada uno de los ambientes (Tabla 2 y 3), esto se vio reflejado en los valores del Criterio de Información de Akaike corregido (AICc) de las hipótesis ascendente frente a los otras dos (descendente y ambas combinadas).

Tabla 2: Sustento estadístico de las hipótesis mediante los valores de AICc en el ambiente de fragmentos de bosque.

AICc	Hipótesis
6,255	Ascendente
74,420	Descendente
114,614	Ascendentes + Descendentes

Tabla 3: Sustento estadístico de las hipótesis mediante los valores de AICc en el ambiente de bosque continuo.

AICc	Hipótesis
6,253	Ascendente
35,458	Descendente
83,416	Ascendentes + Descendentes

## Discusión

Los insectos herbívoros están entre los principales factores determinantes de la ecología y la evolución de las plantas (Agrawal, Hastings, et al., 2012). Nuestra investigación demostró que en este sistema de estudio, un bosque templado fragmentado por impacto humano, los patrones de consumo de los herbívoros son explicados en mayor medida por las defensas físicas y la altura de las plantas más que por la variación en los rasgos descendentes de la presión de depredación de los herbívoros y sus enemigos naturales.

Era de esperar que en ambientes de bosque continuo, fuera la hipótesis descendente la que cobrara mayor relevancia, esto debido a que ambientes continuos pueden albergar más especies e individuos de insectos herbívoros que aumentarían los niveles de herbivoría registrados (Didham et al., 1996). Sin embargo, en este ambiente la hipótesis de control ascendente fue la que cobro mayor importancia al igual que en el ambiente de fragmentos de bosque. Es aquí donde se comprende que el tamaño de los árboles y las defensas físicas juegan un rol significativo al momento de hacerle frente a la interacción de consumo, donde una posible explicación sería que plantas más pequeñas, independientemente del ambiente, reciben más herbivoría (Boege & Marquis, 2006) al ser más palatables por presentar menos defensas físicas que plantas adultas (Barton & Koricheva, 2010).

En el presente estudio, la escala espacial (metros) dentro de la cual se midieron las variables que afectan a la herbivoría, fue pequeña en relación con los rangos de vuelo de los insectos herbívoros que son un grupo muy diverso que cubre una amplia gama de estrategias de alimentación y capacidades de movimiento y que presentan diferencias en su capacidad de percepción de la escala espacial de sus hábitats (van Nouhuys, 2005). Estudios que cubren una

pequeña extensión espacial del hábitat, pueden ser apropiados para estudiar herbívoros que pasan toda su vida en una sola planta o se mueven sólo unos pocos metros (Peña, 1996). Así, luego de esta investigación, queda pendiente realizar estudios a mayor escala espacial entre diversas localidades, ampliando el área de análisis lo que incluiría una gran extensión espacial de fragmentos de bosque y de bosque continuo. Estos estudios tendrán más probabilidades de detectar efectos de perturbaciones del ambientes sobre los procesos de herbivoría (Rossetti et al., 2017).

La herbivoría foliar, tal como se midió aquí, no es causada por una sola especie de herbívoro. Se ha observado que los herbívoros generalistas proliferan principalmente en los bordes de bosques, en tanto que los especialistas aumentan en proporción en el interior (Wirth et al., 2008). Esto, generalmente se debe a cambios en la comunidad de plantas en los bordes del bosque, que pueden diluir la presencia de plantas hospederas preferidas (Simonetti et al., 2007). La baja incidencia de herbivoría en el bosque de Chiloé aquí registrada, está de hecho dentro del rango conocido de los registros de herbivoría documentados en la literatura a nivel global, donde el porcentaje de consumo atribuido a insectos herbívoros en bosques templados se ha estimado en 7,1% (Coley & Barone, 1996), mientras que a nivel local en nuestro país, la incidencia de herbivoría oscila entre un 0,91 y 18,8% (Simonetti et al., 2007). Además, debemos tener en cuenta que todas las plantas arbóreas evaluadas en el presente estudio son consideradas “aparentes” (es decir, grandes individuos arbóreos, fáciles de encontrar para insectos) con tejido leñoso permanente, frecuentes en el paisaje, de follaje perenne y hojas longevas, con una inversión en defensa suficiente para hacer frente a la herbivoría generalista y no evadirla. Por tanto, se puede postular que estas especies de plantas poseen defensas cuantitativas y permanentes, como se caracteriza a los compuestos con lignina, celulosa, resinas, fenoles o

taninos (que no fueron cuantificados en esta investigación), además poseen entre sus defensas polímeros reductores de digestibilidad que son efectivos tanto ante herbívoros generalistas como especialistas (Feeny, 1976; Rhoades & Cates, 1976). En consecuencia, las tasas de herbivoría suelen ser menor en este ambiente boscoso templado que en ambientes tropicales donde las especies vegetales sufren considerables pérdidas por daño foliar y remoción de sus tejidos (Coley & Barone, 1996).

En virtud de lo anterior, se estima que los patrones de daño aquí evaluados son consecuencia de los rasgos del ciclo de vida de las plántulas y también de los cambios estructurales foliares, pues a medida que las plántulas envejecen, el daño se acumula en las hojas (Coley, 1980; Coley & Barone, 1996) y muchas de estas hojas que sufren herbivoría suelen ser consumidas por completo en etapas tempranas (brote) (observaciones de campo). Esto trae consecuencias para la adecuación biológica de la planta y para la persistencia de la población en el área. A su vez, el bienestar de las especies arbóreas dependerá del equilibrio con otras interacciones negativas como ataque de patógenos (por ejemplo, *D. winteri* es atacado por hongos foliares), competencia; e interacciones mutualistas (Smith-Ramírez et al., 2014; Smith-Ramírez & Armesto, 1998) puesto que estas últimas interacciones pueden ser aún más sensibles a la fragmentación que las interacciones antagónicas (Magrach et al., 2014).

Una nueva arista que queda pendiente por evaluar es si las defensas físicas de las plantas juegan un papel frente a un compromiso en la inversión nutritiva de la hoja en este sistema de estudio (bosque templado del sur de Chile). Esto, con el fin de tener aún más clara la visión de todos los componentes que influyen en la herbivoría y las relaciones comunitarias entre las plantas y los herbívoros en ambientes que han sido degradados durante cientos de años (Armesto et al., 1998).

Recapitulando ¿Cuál sería entonces la importancia de las diferentes variables que controlan la herbivoría en este sistema de estudio? Nuestros datos indican que, en menor medida, la herbivoría estaría determinada por la baja abundancia de herbívoros y la alta abundancia de sus depredadores arácnidos que, aunque no explican por si solos la herbivoría sufrida, de todos modos sus efectos son bastante prominentes en el nivel de consumo foliar (Del-Val & Boege, 2012). En mayor medida, las defensas físicas y la estructura vertical de las plantas, son elementos relevantes que aportan a la resistencia en esta interacción de consumo (Coley & Barone, 1996) en cada uno de los ambientes estudiados.

## Conclusión

La fragmentación de los bosques por impacto humano, puede afectar directamente la abundancia de recursos para los consumidores (herbívoros y depredadores) y las respuestas numéricas de las poblaciones. Además, la fragmentación puede afectar el movimiento y el comportamiento de búsqueda de los insectos, el microclima y la estructura de la vegetación (Didham et al., 2012; Wirth et al., 2008), lo cual puede alterar el consumo de plantas, sin cambiar directamente la abundancia de recursos o de los consumidores (Martinson & Fagan, 2014). Este estudio presenta resultados sobre el consumo de recursos a través de más de un nivel trófico en un bosque fragmentado de Chiloé, permitiéndonos visualizar el control descendente y ascendente, un control no registrado anteriormente en su conjunto en el bosque templado de Chiloé ni en otro bosque de Chile (Chacón & Armesto, 2006; De La Vega & Grez, 2008; Del-Val & Armesto, 2010; Figueroa & Castro, 2000; Guerra et al., 2010; Salgado-Luarte & Gianoli, 2010, 2011; Simonetti et al., 2007).

Considerando que la incidencia de herbivoría observada en este escenario concuerda con los valores observados con anterioridad en bosques templados de especies siempreverdes de hojas anchas (Chacón & Armesto, 2006; Figueroa & Castro, 2000; Simonetti et al., 2007), lo que resta por conocer es si esa proporción baja (pero esperada) de herbivoría se traduce en los mismos efectos en la adecuación biológica de las plántulas y en su biodiversidad, como los registrados en otros ambientes (Coley, 1980).

En conclusión, el estudio presentado subrayó la complejidad de las consecuencias de la fragmentación, no solamente a través de los patrones de herbivoría observados, sino también en la comprensión de los mecanismos subyacentes responsables de tales patrones como las

variaciones en la abundancia de herbívoros y sus depredadores arácnidos, así como el desarrollo independiente de las defensas físicas y la estructura vertical de la vegetación estudiada.

Anexo 1: Tabla de datos utilizada para evaluar el modelo de ecuaciones estructurales por parte, donde se indica: individuos de las especies arbóreas de estudio, el ambiente de trabajo (Ambiente de fragmentos de bosque -fragmentos-o bosque continuo -bosque-) la altura de los árboles en metros, la dureza foliar en Newton, el grosor foliar en milímetros, la abundancia de arácnidos medida como el número de individuos arácnidos por individuo arbóreo de estudio, la herbivoría medida como el porcentaje de hoja removida promedio por individuo arbóreo y la abundancia de herbívoros medida como el número de individuos de herbívoros por individuo arbóreo de estudio.

Individuos de las especies arbóreas de estudio	Ambiente	Altura árbol	Dureza foliar	Grosor foliar	Abundancia de arácnidos	Herbivoría	Abundancia de herbívoros
Amomyrtus sp. 1	Fragmento	1,12	12,56	0,65	3	20	1
Amomyrtus sp. 2	Fragmento	5,4	18,26	0,53	21	5	0
Amomyrtus sp. 3	Fragmento	5,47	10,8	0,53	2	5	2
Amomyrtus sp. 4	Fragmento	7,27	14,75	0,53	13	15	2
Amomyrtus sp. 5	Fragmento	1,1	15,02	0,37	4	25	0
Amomyrtus sp. 6	Bosque	1,91	11,28	0,32	7	20	2
Amomyrtus sp. 7	Bosque	1,15	8,86	0,26	7	20	0

Amomyrtus sp. 8	Bosque	1,35	5,83	0,28	7	25	2
Amomyrtus sp. 9	Bosque	1,2	8,78	0,27	4	15	2
Amomyrtus sp. 10	Bosque	1,47	9,13	0,24	4	15	2
Amomyrtus sp. 11	Bosque	1,8	10,74	0,31	1	15	0
Amomyrtus sp. 12	Bosque	1,6	9,6	0,35	2	20	3
Amomyrtus sp. 13	Bosque	2,1	21,77	0,34	7	15	4
Amomyrtus sp. 14	Bosque	1,46	10,18	0,37	8	25	4
Amomyrtus sp. 15	Bosque	2,3	9,47	0,3	12	5	0
Amomyrtus sp. 16	Bosque	2,56	13,91	0,38	0	5	0
Amomyrtus sp. 17	Bosque	1	12,54	0,49	2	10	0
Amomyrtus sp. 18	Bosque	0,97	8,84	0,36	3	20	2
C. paniculata 1	Bosque	1,5	3,48	0,41	10	20	6
C. paniculata 2	Bosque	5,18	3,69	0,33	10	5	0
C. paniculata 3	Bosque	1,15	3,57	0,42	9	25	1
C. paniculata 4	Bosque	1,8	3,79	0,39	0	5	0
C. paniculata 5	Bosque	1,2	3,14	0,38	1	5	0

C. paniculata 6	Bosque	1,85	3,15	0,39	8	20	2
C. paniculata 7	Bosque	3	2,72	0,35	7	10	7
C. paniculata 8	Bosque	2,5	3,25	SD	15	5	4
C. paniculata 9	Bosque	2	3	0,39	3	15	1
C. paniculata 10	Bosque	2	4,38	0,41	3	20	2
C. paniculata 11	Bosque	1,05	3,4	0,37	2	20	4
C. paniculata 12	Bosque	3	5,6	0,44	2	15	3
C. paniculata 13	Bosque	3	3,25	0,37	6	5	2
C. paniculata 14	Bosque	3,08	4,13	0,44	2	5	0
C. paniculata 15	Bosque	1,7	3,64	0,38	5	25	4
C. paniculata 16	Bosque	2	3,72	0,41	6	15	4
C. paniculata 17	Bosque	1,49	3,23	0,49	4	5	0
C. paniculata 18	Bosque	2,4	5,18	0,39	6	10	2
C. paniculata 19	Bosque	1,85	3,72	0,33	3	10	3
C. paniculata 20	Bosque	2,5	4,01	0,32	14	10	4
D. winteri 1	Fragmento	8,73	8,28	0,47	11	10	8

D. winteri 2	Fragmento	11,14	8,86	0,42	3	15	4
D. winteri 3	Fragmento	1,75	8,79	0,51	3	15	5
D. winteri 4	Fragmento	3,68	8,15	0,46	7	10	3
D. winteri 5	Fragmento	3,97	8,92	0,49	9	15	6
D. winteri 6	Fragmento	9,53	8,19	0,47	4	10	7
D. winteri 7	Fragmento	2,2	7,45	0,5	7	15	6
D. winteri 8	Fragmento	0,85	6,9	0,58	4	25	1
D. winteri 9	Fragmento	2	8,61	0,49	10	20	5
D. winteri 10	Fragmento	2,3	8,33	0,5	6	20	5
D. winteri 11	Fragmento	1,5	7,86	0,52	2	20	1
D. winteri 12	Fragmento	8,01	8,25	0,53	12	5	1
D. winteri 13	Fragmento	7,67	8,2	0,55	5	5	4
D. winteri 14	Fragmento	5,46	9,28	0,47	6	5	5
D. winteri 15	Fragmento	7,95	8,01	0,45	4	10	3
D. winteri 16	Fragmento	6,66	7,79	0,55	6	5	4
D. winteri 17	Fragmento	2,5	9,04	0,44	4	20	2

D. winteri 18	Fragmento	6,13	7,87	0,42	10	10	4
D. winteri 19	Fragmento	1,8	7,97	0,51	7	25	6
D. winteri 20	Fragmento	5,62	7,97	0,43	10	5	2
D. winteri 21	Fragmento	12,61	8,25	0,39	11	5	5
D. winteri 22	Fragmento	6,90	8,46	0,44	9	5	5
D. winteri 23	Fragmento	9,08	8,64	0,53	14	10	3
D. winteri 24	Fragmento	13,92	8,98	0,54	16	5	9
D. winteri 25	Fragmento	7,70	8,91	0,48	10	10	9
D. winteri 26	Fragmento	11,63	8,81	0,48	9	5	9
D. winteri 27	Fragmento	1,13	8,39	0,46	4	25	1
D. winteri 28	Fragmento	6,41	8,06	0,41	3	5	5
D. winteri 29	Fragmento	4,80	9,89	0,46	12	5	1
D. winteri 30	Fragmento	3,99	7,94	0,47	5	5	5
D. winteri 31	Fragmento	5,99	8,86	0,46	6	10	16
D. winteri 32	Fragmento	11,65	7,95	0,47	12	5	8
D. winteri 33	Fragmento	4,25	8,54	0,41	2	5	1

D. winteri 34	Fragmento	7,69	8,09	0,43	5	5	3
D. winteri 35	Fragmento	5,43	8,43	0,46	8	10	5
D. winteri 36	Fragmento	8,38	7,66	0,49	5	5	3
D. winteri 37	Fragmento	1,37	8	0,43	3	25	0
D. winteri 38	Bosque	1,9	6,88	0,32	3	25	4
D. winteri 39	Bosque	0,69	7,72	0,31	0	15	0
D. winteri 40	Bosque	0,95	8,02	0,3	0	0	0
D. winteri 41	Bosque	2,58	7,54	0,42	5	25	2
D. winteri 42	Bosque	1,15	7,8	0,42	1	20	1
D. winteri 43	Bosque	2,15	7,73	0,41	4	15	10
D. winteri 44	Bosque	3,9	8,03	0,41	10	5	2
D. winteri 45	Bosque	7,85	9,25	0,51	6	5	1
D. winteri 46	Bosque	1,5	7,87	0,38	3	20	1
D. winteri 47	Bosque	1,05	6,17	0,41	1	15	2
D. winteri 48	Bosque	13,31	9,59	0,36	6	5	13
D. winteri 49	Bosque	1,34	8,29	SD	0	15	0

D. winteri 50	Bosque	2,5	8,74	0,49	8	15	1
D. winteri 51	Bosque	3,93	8,24	0,42	10	5	2
D. winteri 52	Bosque	3,34	9,66	0,44	10	5	2
D. winteri 53	Bosque	1,2	8,7	0,53	1	15	0
D. winteri 54	Bosque	1,27	8,04	0,4	0	10	0
E. cordifolia 1	Fragmento	2,3	16,12	0,42	3	5	0
E. cordifolia 2	Fragmento	1,1	13,53	0,65	8	5	2
E. cordifolia 3	Fragmento	1,8	8,47	0,68	15	10	0
E. cordifolia 4	Fragmento	1,1	6,4	0,4	5	10	3
E. cordifolia 5	Fragmento	0,95	9,29	0,45	4	20	0
E. cordifolia 6	Fragmento	8,36	9,62	0,56	14	5	4
E. cordifolia 7	Fragmento	0,82	16	0,43	2	20	4
E. cordifolia 8	Fragmento	5,70	15,92	0,54	16	10	13
E. cordifolia 9	Fragmento	1,1	10,34	0,42	3	5	0
E. cordifolia 10	Fragmento	5,4	11,51	0,53	21	5	7
E. cordifolia 11	Fragmento	5,16	19,25	0,69	17	5	2

E. cordifolia 12	Fragmento	3,41	9,18	0,67	15	0	2
E. cordifolia 13	Fragmento	2,0	14,33	0,58	10	5	0
E. cordifolia 14	Fragmento	1,16	11,53	0,48	7	25	1
E. cordifolia 15	Fragmento	2,5	10,2	0,6	10	15	2
E. cordifolia 16	Fragmento	1	5,4	0,46	2	20	0
E. cordifolia 17	Fragmento	4,53	18,12	0,46	13	5	5
E. cordifolia 18	Fragmento	5,26	9,62	0,5	6	5	1
E. cordifolia 19	Fragmento	7,30	11,98	0,7	7	10	3
E. cordifolia 20	Bosque	0,69	5,39	0,31	5	10	0
E. cordifolia 21	Bosque	5,58	16,19	0,5	14	5	3
E. cordifolia 22	Bosque	5,41	7,29	0,55	13	5	3
E. cordifolia 23	Bosque	3,41	8,17	0,4	12	5	3
E. cordifolia 24	Bosque	0,97	7,97	0,53	1	15	1
E. cordifolia 25	Bosque	5,08	11,53	0,5	10	5	2
E. cordifolia 26	Bosque	1,9	11,04	0,26	10	10	1
E. cordifolia 27	Bosque	2	7,11	0,36	15	10	1

E. cordifolia 28	Bosque	2,74	14,76	0,62	10	5	3
E. cordifolia 29	Bosque	4,31	16,55	0,48	13	5	0
E. cordifolia 30	Bosque	3,66	10,28	0,57	9	5	1
G. avellana 1	Fragmento	1,57	6,87	0,49	5	10	2
G. avellana 2	Fragmento	1,5	8,05	0,53	23	15	2
G. avellana 3	Fragmento	0,63	8,89	0,47	4	15	1
G. avellana 4	Fragmento	0,62	8,79	0,44	4	20	0
G. avellana 5	Fragmento	3,02	8,61	0,6	13	5	2
G. avellana 6	Fragmento	4,01	9,25	0,58	16	10	1
G. avellana 7	Fragmento	3,29	9,06	0,57	8	5	1
G. avellana 8	Bosque	1	7,41	0,29	5	25	3
N. nitida 1	Fragmento	10,23	13,95	0,53	13	5	4
N. nitida 2	Fragmento	6,06	15,49	0,6	11	10	2
N. nitida 3	Fragmento	8,13	13,17	0,47	12	5	1
N. nitida 4	Fragmento	5,37	12,2	0,37	17	10	4
N. nitida 5	Bosque	1,3	8,32	0,3	1	10	0

N. nitida 6	Bosque	2	9,73	0,36	4	20	4
N. nitida 7	Bosque	1,26	7,45	0,35	2	10	1
N. nitida 8	Bosque	1,6	10,4	0,29	1	10	1
N. nitida 9	Bosque	1,32	8,73	0,34	3	10	0
N. nitida 10	Bosque	1,6	11,11	0,35	8	10	3
P. nubigenus 1	Fragmento	1	34,39	0,6233	3	0	0
P. nubigenus 2	Bosque	1,38	16,06	0,4	7	0	2
P. nubigenus 3	Bosque	0,6	22,3	0,36	5	5	0
P. nubigenus 4	Bosque	4	15,2	0,4	13	0	4
P. nubigenus 5	Bosque	1,2	22,22	0,38	4	5	3
P. nubigenus 6	Bosque	3,27	32,77	0,52	9	0	0
P. nubigenus 7	Bosque	3,12	32,41	0,55	14	0	1
P. nubigenus 8	Bosque	2,2	32,28	0,49	7	5	3
P. nubigenus 9	Bosque	1,3	20,57	0,42	4	5	1
P. nubigenus 10	Bosque	2,60	21,78	SD	10	0	4
P. nubigenus 11	Bosque	2	36,75	0,52	6	0	4

P. nubigenus 12	Bosque	2	29,25	0,55	13	0	3
R. laetevirens 1	Fragmento	3,29	8,49	0,3	9	5	7
R. laetevirens 2	Fragmento	1,3	8,17	0,35	0	0	0
R. laetevirens 3	Fragmento	1,6	6,76	0,29	3	0	2
R. laetevirens 4	Fragmento	2,2	8,38	0,29	6	0	3
R. laetevirens 5	Fragmento	2,8	6,76	0,26	14	5	3
R. laetevirens 6	Fragmento	1,09	8,12	0,32	4	5	1
R. laetevirens 7	Fragmento	3	7,13	0,23	6	5	9
R. laetevirens 8	Fragmento	1,9	6,9	0,27	10	0	8
R. laetevirens 9	Bosque	1,7	7,5	0,26	0	5	0
S. conspicua 1	Fragmento	2,4	17,2833	0,3966	7	0	1
S. conspicua 2	Fragmento	1,8	9,6233	0,2766	13	0	3
T. stipularis 1	Fragmento	2,6	15,81	0,41	16	0	0
T. stipularis 2	Fragmento	3,01	12,14	0,39	11	0	4
T. stipularis 3	Fragmento	2,82	9,67	0,37	9	5	6
T. stipularis 4	Fragmento	1,9	14,87	0,47	10	0	1

T. stipularis 5	Fragmento	5,50	7,85	0,56	18	0	4
T. stipularis 6	Fragmento	5,27	5,77	0,43	20	0	3
T. stipularis 7	Fragmento	1,9	10,74	0,32	19	5	3
T. stipularis 8	Fragmento	4,20	14,17	0,38	12	5	4
T. stipularis 9	Fragmento	1,9	14	0,38	16	5	1
T. stipularis 10	Fragmento	1,08	7,59	0,52	1	0	1
T. stipularis 11	Fragmento	3,74	9,19	0,32	17	5	0
T. stipularis 12	Fragmento	5,33	13,49	0,4	20	0	0
T. stipularis 13	Fragmento	3,07	11,38	0,39	12	0	0
T. stipularis 14	Bosque	4,65	10,93	0,33	11	5	3
T. stipularis 15	Bosque	3,10	20,06	0,37	11	0	2
T. stipularis 16	Bosque	4,36	6,33	0,21	10	0	0
T. stipularis 17	Bosque	1,8	6,94	0,25	7	5	4
T. stipularis 18	Bosque	1,19	7,9	0,19	4	0	6
T. stipularis 19	Bosque	1,55	9,69	0,3	8	5	1
T. stipularis 20	Bosque	2	9,57	0,46	12	5	1

T. stipularis 21	Bosque	1,8	9,57	0,34	4	0	0
T. stipularis 22	Bosque	3	8,8	0,26	13	0	2
T. stipularis 23	Bosque	4,87	8,76	0,33	10	0	1
T. stipularis 24	Bosque	12,68	12,96	0,4	11	0	2
T. stipularis 25	Bosque	3,85	10,2	0,35	13	5	6
T. stipularis 26	Bosque	2,4	8,06	0,33	6	5	2
T. stipularis 27	Bosque	6,28	11,06	0,4	5	0	1
T. stipularis 28	Bosque	12,34	19,25	0,3	4	0	4
T. stipularis 29	Bosque	1,32	12,05	0,3	7	5	5
T. stipularis 30	Bosque	1,2	15,09	0,32	4	5	1
T. stipularis 31	Bosque	1,52	7,31	0,38	10	5	4
T. stipularis 32	Fragmento	2,2	5,14	0,33	12	0	2
T. stipularis 33	Bosque	3,29	10,74	0,41	5	0	6
W. trichosperma 1	Bosque	2,5	5,2	0,6	7	5	1
W. trichosperma 2	Bosque	1,83	4,48	0,27	1	5	3
W. trichosperma 3	Bosque	2,68	3,71	0,59	6	0	0

W. trichosperma 4	Fragmento	1,03	3,52	SD	6	5	2
W. trichosperma 5	Bosque	1,54	7,09	0,34	2	5	1

## Bibliografía

- Agrawal, A. A., Hastings, A. P., Johnson, M. T. J., Maron, J. L., & Salminen, J. P. (2012). Insect herbivores drive real-time ecological and evolutionary change in plant populations. *Science*, *338*(6103), 113–116. <https://doi.org/10.1126/science.1225977>
- Albornoz, F., Gaxiola, A., Seaman, B. J., Pugnaire, F. I., & Armesto, J. J. (2013). Nucleation-driven regeneration promotes post-fire recovery in a Chilean temperate forest. *Plant Ecology*, *214*(5), 765–776. <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0206-x>
- Angulo, A. O., Lemaire, C., & Olivares, T. S. (2004). Catálogo crítico e ilustrado de las especies de la familia Saturniidae en Chile (Lepidoptera: Saturniidae). *Gayana (Concepción)*, *68*(1), 20–42. <https://doi.org/10.4067/s0717-65382004000100003>
- Armesto, J. J., Rozzi, R., Smith-Ramírez, C., & Arroyo, M. T. K. (1998). Conservation Targets in South American Temperate Forests. *Science*, *282*(5392), 1271–1272. <https://doi.org/10.1126/science.282.5392.1271>
- Arnold, A. E., & Asquith, N. M. (2002). Herbivory in a fragmented tropical forest: Patterns from islands at Lago Gatún, Panama. *Biodiversity and Conservation*, *11*(9), 1663–1680. <https://doi.org/10.1023/A:1016888000369>
- Barton, K. E., & Koricheva, J. (2010). The ontogeny of plant defense and herbivory: Characterizing general patterns using meta-analysis. *The American Naturalist*, *175*(4), 481–493. <https://doi.org/10.1086/650722>
- Beéche, M. A. (2018). Nueva especie de Doina Clarke (Lepidoptera: Depressariidae) del sur de Chile A new species of Doina Clarke (Lepidoptera: Depressariidae) from southern Chile.

In *Revista Chilena de Entomología* (Vol. 44, Issue 2). [www.biotaxa.org/rce](http://www.biotaxa.org/rce)

- Benítez-Malvido, J., García-Guzmán, G., & Kossmann-Ferraz, I. D. (1999). Leaf-fungal incidence and herbivory on tree seedlings in tropical rainforest fragments: An experimental study. *Biological Conservation*, *91*(2–3), 143–150. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00090-7](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00090-7)
- Benítez-Malvido, J., & Lemus-Albor, A. (2005). The Seedling Community of Tropical Rain Forest Edges and Its Interaction with Herbivores and Pathogens1. *Biotropica*, *37*(2), 301–313. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00031.x>
- Bocaz, P. A., & Parra, L. E. (2005). Revisión y bionomía del género *Syncirsodes* Butler 1882 (Lepidoptera: Geometridae). *Revista Chilena de Historia Natural*, *78*(1), 89–111. <https://doi.org/10.4067/s0716-078x2005000100007>
- Boege, K., & Marquis, R. (2006). Plant quality and predation risk mediated by plant ontogeny: consequences for herbivores and plants. *Oikos*, *115*(3), 559–572. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.15076.x>
- Brebi, P., Aguilera, A., Ojeda, N., & Rebolledo, R. (2011). New registers of phytophagous insects associated with canelo in La Araucanía. *Idesia*, *29*(2), 99–104. <https://doi.org/10.4067/s0718-34292011000200013>
- Bruce, T. J. A., Wadhams, L. J., & Woodcock, C. M. (2005). Insect host location: A volatile situation. *Trends in Plant Science*, *10*(6), 269–274. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2005.04.003>
- Camousseight, A., & Vera, A. (2011). Redescrición de *splendidonemia splendida*

(Phasmatodea: heteronemiidae), con la descripción de la hembra y el huevo. *Revista Chilena de Entomología*, 36, 5–13.

Chacón, P., & Armesto, J. J. (2006). Do carbon-based defences reduce foliar damage? Habitat-related effects on tree seedling performance in a temperate rainforest of Chiloé Island, Chile. *Oecologia*, 146(4), 555–565. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0244-8>

Christie, F., & Hochuli, D. (2005). Elevated levels of herbivory in urban landscapes: are declines in tree health more than an edge effect? *Ecology and Society*, 10(1), 1–9.

Cigliano, M. M. (1999). On the Status of *Tropidostethus Philippi* and *Elysiacris Rehn* (Orthoptera, Tristiridae). *Journal of Orthoptera Research*, 8, 53. <https://doi.org/10.2307/3503426>

Coley, P. (1980). Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. *Nature*, 284(5756), 545–546. <https://doi.org/10.1038/284545a0>

Coley, P. (1998). Possible effects of climate change on plant/herbivore interactions in moist tropical forests. *Climatic Change*, 39(2–3), 455–472. <https://doi.org/10.1023/a:1005307620024>

Coley, P., & Barone, J. A. (1996). Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27(1), 305–335. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.305>

Coley, P., Bryant, J. P., & Chapin, F. S. (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230(4728), 895–899. <https://doi.org/10.1126/science.230.4728.895>

- Crawley, M. (1997). Plant-herbivore dynamics. In *Plant Ecology* (Second).
- De La Vega, X., & Grez, A. (2008). Composición, riqueza de especies y abundancia de insectos defoliadores de actividad nocturna asociados a *Aristotelia chilensis* (maqui) en el bosque maulino fragmentado. *Revista Chilena de Historia Natural*, *81*(2), 221–238. <https://doi.org/10.4067/s0716-078x2008000200006>
- Del-Val, E., & Armesto, J. J. (2010). Seedling Mortality and Herbivory Damage in Subtropical and Temperate Populations: Testing the Hypothesis of Higher Herbivore Pressure Toward the Tropics. *Biotropica*, *42*(2), 174–179. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00554.x>
- Del-Val, E., & Boege, K. (2012). *Ecología y evolución de las interacciones bióticas*. Universidad Nacional de México.
- Didham, R. K., Ghazoul, J., Stork, N. E., & Davis, A. J. (1996). Insects in fragmented forests: A functional approach. *Trends in Ecology and Evolution*, *11*(6), 255–260. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)20047-3](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)20047-3)
- Didham, R. K., Kapos, V., & Ewers, R. M. (2012). Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research. *Oikos*, *121*(2), 161–170. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20273.x>
- Dirzo, R. (1984). Insect-Plant Interactions: Some Ecophysiological Consequences of Herbivory. In *Physiological ecology of plants of the wet tropics* (pp. 209–224). Springer, Dordrecht. [https://doi.org/10.1007/978-94-009-7299-5\\_15](https://doi.org/10.1007/978-94-009-7299-5_15)
- Dyer, L. A., & Letourneau, D. K. (1999). Relative strengths of top-down and bottom-up forces

- in a tropical forest community. *Oecologia*, *119*(2), 265–274.  
<https://doi.org/10.1007/s004420050785>
- Elgueta, M., & Arriagada, G. (1989). Estado actual del conocimiento de los coleópteros de Chile (Insecta: Coleóptera). *Revista Chilena de Entomología*, *17*, 5–60.
- Elgueta, M., & Marvaldi, A. (2006). Lista sistemática de las especies de Curculionoidea (Insecta: Coleoptera) presentes en Chile, con su sinonimia. *Boletín Del Museo Nacional de Historia Natural*, *55*, 113–153. <https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/100312>
- Elzinga, J. A., Turin, H., Van Damme, J. M. M., & Biere, A. (2005). Plant population size and isolation affect herbivory of *Silene latifolia* by the specialist herbivore *Hadena bicruris* and parasitism of the herbivore by parasitoids. *Oecologia*, *144*(3), 416–426.  
<https://doi.org/10.1007/s00442-005-0096-2>
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *34*(1), 487–515.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Feeny, P. (1976). Plant Apparency and Chemical Defense. In *Biochemical Interaction Between Plants and Insects* (pp. 1–40). Springer US. [https://doi.org/10.1007/978-1-4684-2646-5\\_1](https://doi.org/10.1007/978-1-4684-2646-5_1)
- Figuroa, J., & Castro, S. (2000). Efecto de herbívoros y patógenos en la sobrevivencia y crecimiento de plántulas en un fragmento del bosque templado húmedo de Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, *73*(1), 163–173.  
<https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20000617351>
- Grant, H., & Rentz, D. (1966). The Katydid Genus *Platylyra*. *Pan-Pacific Entomologist*, *2*, 81–

88.

- Guerra, P. C., Becerra, J., & Gianoli, E. (2010). Explaining differential herbivory in sun and shade: The case of *Aristotelia chilensis* saplings. *Arthropod-Plant Interactions*, 4(4), 229–235. <https://doi.org/10.1007/s11829-010-9099-y>
- Jaña, R., Celis-Diez, J. L., Gutiérrez, A. G., Cornelius, C., & Armesto, J. J. (2006). Diversidad en bosques fragmentados de Chiloé ¿son todos los fragmentos iguales? In *Biodiversidad en ambientes fragmentados de Chile: patrones y procesos diferentes escalas* (pp. 159–189).
- Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *The American Naturalist*, 104(940), 501–528. <https://doi.org/10.1086/282687>
- Linhart, Y. B. (1991). Disease, parasitism and herbivory: Multidimensional challenges in plant evolution. In *Trends in Ecology and Evolution* (Vol. 6, Issue 12, pp. 392–396). Elsevier Current Trends. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(91\)90160-Y](https://doi.org/10.1016/0169-5347(91)90160-Y)
- Lusk, C. H., Falster, D. S., Jara-Vergara, C. K., Jimenez-Castillo, M., & Saldaña-Mendoza, A. (2008). Ontogenetic variation in light requirements of juvenile rainforest evergreens. *Functional Ecology*, 22(3), 454–459. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2435.2008.01384.X>
- Magrath, A., Laurance, W. F., Larrinaga, A. R., & Santamaria, L. (2014). Meta-Analysis of the Effects of Forest Fragmentation on Interspecific Interactions. *Conservation Biology*, 28(5), 1342–1348. <https://doi.org/10.1111/cobi.12304>
- Martinson, H. M., & Fagan, W. F. (2014). Trophic disruption: a meta-analysis of how habitat fragmentation affects resource consumption in terrestrial arthropod systems. *Ecology*

*Letters*, 17(9), 1178–1189. <https://doi.org/10.1111/ele.12305>

- Medel, R., Aizen, M., & Zamora, R. (2009). *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*.
- Morrone, J. (1992). Revisión de las especies de *Listroderes* Schoenherr del grupo nodifer (Coleóptera, Curculionidae). *Boletín Del Museo Nacional de Historia Natural*, 43, 117–130.
- Parra, L. E., Villagrán-Mella, R., Hernández, E. A., & Hernández, C. E. (2010). Phylogeny of the genus *Psilaspilates* (Butler 1893) (Lepidoptera: Geometridae) and description of a new species for Fray Jorge relict forest, Chile. *Gayana*, 74(2), 94–101. <https://doi.org/10.4067/s0717-65382010000200003>
- Peña, L. E. (1996). *Introducción a los insectos de Chile* (6a ed.). Editorial Universitaria.
- Perez-Quezada, J. F., Celis-Diez, J. L., Brito, C. E., Gaxiola, A., Nuñez-Avila, M., Pugnaire, F. I., & Armesto, J. J. (2018). Carbon fluxes from a temperate rainforest site in southern South America reveal a very sensitive sink. *Ecosphere*, 9(4), e02193. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2193>
- Quintero, C., Garibaldi, L. A., Grez, A., Polidori, C., & Nieves-Aldrey, J. L. (2014). Galls of the temperate forest of Southern South America: Argentina and Chile. In *Neotropical Insect Galls* (pp. 429–463). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-8783-3\\_21](https://doi.org/10.1007/978-94-017-8783-3_21)
- Rao, M. (2000). Variation in leaf-cutter ant (*Atta* sp.) densities in forest isolates: the potential role of predation. *Journal of Tropical Ecology*, 16(2), 209–225.

<https://doi.org/10.1017/S026646740000136X>

Rao, M., Terborgh, J., & Nuñez, P. (2001). Increased Herbivory in Forest Isolates: Implications for Plant Community Structure and Composition. *Conservation Biology*, 15(3), 624–633. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2001.015003624.x>

Rhoades, D. F., & Cates, R. G. (1976). Toward a General Theory of Plant Antiherbivore Chemistry. In *Biochemical Interaction Between Plants and Insects* (pp. 168–213). Springer US. [https://doi.org/10.1007/978-1-4684-2646-5\\_4](https://doi.org/10.1007/978-1-4684-2646-5_4)

Rossetti, M. R., Tschardtke, T., Aguilar, R., & Batáry, P. (2017). Responses of insect herbivores and herbivory to habitat fragmentation: a hierarchical meta-analysis. *Ecology Letters*, 20(2), 264–272. <https://doi.org/10.1111/ele.12723>

Salgado-Luarte, C., & Gianoli, E. (2010). Herbivory on Temperate Rainforest Seedlings in Sun and Shade: Resistance, Tolerance and Habitat Distribution. *PLoS ONE*, 5(7), e11460. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011460>

Salgado-Luarte, C., & Gianoli, E. (2011). Herbivory may modify functional responses to shade in seedlings of a light-demanding tree species. *Functional Ecology*, 25(3), 492–499. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01763.x>

Salgado-Luarte, C., & Gianoli, E. (2012). Herbivores Modify Selection on Plant Functional Traits in a Temperate Rainforest Understory. *The American Naturalist*, 180(2), E42–E53. <https://doi.org/10.1086/666612>

Salgado, J. (1936). Una especie nueva del género *Nemadiopsis* jeannel. *Boletín de La Sociedad Entomológica Aragonesa*, 49, 91–102.

- Schlinkert, H., Westphal, C., Clough, Y., Grass, I., Helmerichs, J., & Tschardtke, T. (2016). Plant size affects mutualistic and antagonistic interactions and reproductive success across 21 Brassicaceae species. *Ecosphere*, 7(12), e01529. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1529>
- Schmitz, O. J., Hambäck, P. A., & Beckerman, A. P. (2000). Trophic Cascades in Terrestrial Systems: A Review of the Effects of Carnivore Removals on Plants. *The American Naturalist*, 155(2), 141–153.
- Shipley, B. (2000). A New Inferential Test for Path Models Based on Directed Acyclic Graphs. *Structural Equation Modeling*, 7(2), 206–218. [https://doi.org/10.1207/S15328007SEM0702\\_4](https://doi.org/10.1207/S15328007SEM0702_4)
- Silva, P. S. D., Bieber, A. G. D., Knoch, T. A., Tabarelli, M., Leal, I. R., & Wirth, R. (2013). Foraging in highly dynamic environments: leaf-cutting ants adjust foraging trail networks to pioneer plant availability. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 147(2), 110–119. <https://doi.org/10.1111/eea.12050>
- Simonetti, J. A., Grez, A., Celis-Diez, J. L., & Bustamante, R. (2007). Herbivory and seedling performance in a fragmented temperate forest of Chile. *Acta Oecologica*, 32(3), 312–318. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2007.06.001>
- Smith-Ramírez, C., & Armesto, J. J. (1998). Nectarivoría y polinización por aves en *Embothrium coccineum* (Proteaceae) en el bosque templado del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 71(1), 51–63.
- Smith-Ramírez, C., Ramos-Jiliberto, R., Valdovinos, F. S., Martínez, P., Castillo, J. A., & Armesto, J. J. (2014). Decadal trends in the pollinator assemblage of *Eucryphia cordifolia*

- in Chilean rainforests. *Oecologia*, 176(1), 157–169. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3000-0>
- Snelling, R., & Hunt, J. (1975). The ants of Chile. *Revista Chilena de Entomología*, 9, 63–129.
- Tscharntke, T., & Brandl, R. (2004). Plant insect interactions in fragmented landscapes. *Annual Review of Entomology*, 49(1), 405–430. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.49.061802.123339>
- Valdovinos, C., Kiessling, A., Mardones, M., Moya, C., Oyanedel, A., Salvo, J., Olmos, V., & Parra, Ó. (2010). Distribución de macroinvertebrados (Plecoptera y Aeglidae) en ecosistemas fluviales de la Patagonia Chilena: ¿muestran señales biológicas de la evolución geomorfológica postglacial? *Revista Chilena de Historia Natural*, 83(2), 267–287. <https://doi.org/10.4067/s0716-078x2010000200008>
- van Nouhuys, S. (2005). Effects of habitat fragmentation at different trophic levels in insect communities. *Annales Zoologici Fennici*, 42, 433–447. <https://www.jstor.org/stable/23735888?seq=1>
- Vera, A., & Camousseight, A. (2006). Estado de conocimiento de los plecopteros de Chile. *Gayana*, 70(1), 57–64. <https://doi.org/10.4067/s0717-65382006000100010>
- Willson, M. F., & Armesto, J. J. (1996). The natural history of Chiloe: on Darwin's trail. In *Revista Chilena de Historia Natural* (Vol. 69).
- Wirth, R., Meyer, S. T., Leal, I. R., & Tabarelli, M. (2008). Plant Herbivore Interactions at the Forest Edge. In *Progress in botany* (pp. 423–448). Springer, Berlin, Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-72954-9\\_17](https://doi.org/10.1007/978-3-540-72954-9_17)

Wright, D. H. (1983). Species-Energy Theory: An Extension of Species-Area Theory. *Oikos*, 41(3), 496. <https://doi.org/10.2307/3544109>

## **Conclusiones generales**

Esta tesis contribuye al conocimiento de un área compleja de la ecología de comunidades como lo es la interacción de consumo foliar entre insectos herbívoros y plantas leñosas, en un ambiente de bosque fragmentado perteneciente a un ecosistema templado, que ha sido reducido a menos de un tercio desde el comienzo de la colonización europea (Armesto et al., 1998). Se abordaron distintas áreas espaciales en una época primaveral, donde la metodología a escala de individuo, género y familia permitió tener una visión complementaria de quienes son los organismos que producen daño en las especies vegetales y promueven las defensas en distintos niveles de ontogenia de la planta.

Respecto a las preguntas e hipótesis que guiaron los capítulos, podemos sostener que la interacción planta-herbívoro es muy frágil ante las perturbaciones del ambiente como la fragmentación del hábitat y cambios de la continuidad del hábitat. Tales impactos deben ser considerados en los planes de conservación, más que el área en sí, para sostener a los ensambles de herbívoros en el tiempo. Además, una de las preguntas que permanecía inexplorada en cuanto a los factores que afectaban a la herbivoría, se ha resuelto. Esta tesis demuestra que es la altura de la planta (correlacionada con su ontogenia) y las defensas físicas son los factores que más influyen en el daño foliar que generan los insectos herbívoros.

En este punto es importante considerar que la herbivoría es una de las interacciones que menos se ha estudiado en ecología de comunidades, tanto en Chile como en la literatura internacional (Medel et al., 2009), especialmente cuando se compara el número de estudios publicados con los trabajos sobre polinización (Medel et al., 2009). Este aspecto parece ser más relevante cuando los insectos herbívoros que producen el daño no son vistos como plagas para los cultivos,

que es donde se centra la mayor cantidad de investigaciones de esta interacción (Martinson & Fagan, 2014). La herbivoría tiene relevancia, aunque no se refleje en un consumo de tejido foliar mayor al 25%. Para entender sus consecuencias, es necesario comprender los compromisos que debe resolver una planta cuando sus recursos son escasos y parte de sus tejidos están expuestos al ataque de herbívoros (Coley et al., 1985). En este punto se esperaría que una planta que desarrolle defensas, sufra menos herbivoría debido a que los herbívoros no la encuentran palatable, y a lo largo del tiempo, el consumo disminuya a menos que se produzca un proceso de coevolución (Coley et al., 1985; Page, 2003).

Desde principios de este siglo se tenía conocimiento que los procesos comunitarios entre y plantas y animales herbívoros en el bosque templado de Chiloé estaban mediados por insectos, pues otros herbívoros de mayor tamaño como roedores o el ciervo enano pudú eran escasos (Figueroa & Castro, 2000). Los insectos herbívoros que permanecían sin un registro de identidad, han demostrado ser un grupo poco diverso, liderado mayoritariamente por coleópteros, hemípteros y dípteros que en su conjunto son frecuentemente generalistas en su consumo y muestran una dominancia distinta a la exhibida por los órdenes presentes, por ejemplo, en el bosque maulino de Chile (coleóptera, lepidóptera y ortóptera) (De La Vega & Grez, 2008).

Esta investigación de tesis ha dado importancia a un grupo de invertebrados que a nivel mundial han disminuido drásticamente (insectos herbívoros) (Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019). Como aún estamos empezando a conocer cuáles son los ensamblajes completos de animales que habitan en el bosque templado de Chiloé, este estudio complementa a otros trabajos que ya habían reportado la diversidad de taxa a otros niveles comunitarios, como estudios en polinizadores,

nectívoros y frugívoros (Smith-Ramírez et al., 2014; Smith-Ramírez & Armesto, 1994, 1998). De este modo, una visión más completa del ecosistema con sus integrantes más significativos ya comienza a vislumbrarse.

Las perturbaciones humanas que han afectado hace más un siglo la región donde se encuentra la Estación Biológica Senda Darwin, particularmente los incendios, han producido modificaciones en las trayectorias sucesionales de las comunidades arbóreas y sus especies interactuantes (Carmona et al., 2010) (Albornoz et al., 2013). En el tiempo que la EBSD ha llegado a ser un área protegida, desde 1996, las especies que habitan esta área han tenido la capacidad de reponerse y recuperar sus coberturas y sus interacciones. Sin embargo, la gran mayoría de las especies no tienen esta opción. Muchas de ellas habitan en lugares que se encuentran expuestos cada vez más a impactos antropogénicos, y, por tanto, se espera que vean en desmedro sus relaciones con el ambiente que las sostiene, y presenten funciones y servicios ecosistémicos deteriorados en calidad a largo plazo (Del-Val & Boege, 2012).

Al ser uno de los primeros estudios que describen las especies herbívoras y su estructura de red en este ambiente de bosque, una idea a futuro es incorporar estos datos de redes planta-herbívoro dentro de una macrored que incluya varios niveles tróficos y e interacciones que dan forma a la comunidad del bosque templado, como datos de polinizadores, nectívoros, frugívoros, depredadores y descomponedores. De este modo, se completaría la visión de como fluye la materia y la energía en este ecosistema, lo cual puede ayudar a enfrentar los efectos de cambio global.

## Bibliografía

- Aguayo, J., Alvarado, A., Baldini, A., Cerda, L., Emanuelli, P., Kirkendall, L., & Sartori, A. (2008). *Manual de plagas y enfermedades del bosque nativo en Chile*.
- Aizen, M., Vázquez, D., & Smith-Ramírez, C. (2002). Historia natural y conservación de los mutualismos planta-animal del bosque templado de Sudamérica austral. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75(1), 79–97. <https://doi.org/10.4067/s0716-078x2002000100008>
- Albornoz, F., Gaxiola, A., Seaman, B. J., Pugnaire, F. I., & Armesto, J. J. (2013). Nucleation-driven regeneration promotes post-fire recovery in a Chilean temperate forest. *Plant Ecology*, 214(5), 765–776. <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0206-x>
- Amico, G. C., & Aizen, M. (2005). Dispersión de semillas por aves en un bosque templado de Sudamérica austral: ¿quién dispersa a quién? *Ecología Austral*, 15(1), 089–100. [http://ojs.ecologiaaustral.com.ar/index.php/Ecologia\\_Austral/article/view/1478](http://ojs.ecologiaaustral.com.ar/index.php/Ecologia_Austral/article/view/1478)
- Angulo, A. O., Lemaire, C., & Olivares, T. S. (2004). Catálogo crítico e ilustrado de las especies de la familia Saturniidae en Chile (Lepidoptera: Saturniidae). *Gayana (Concepción)*, 68(1), 20–42. <https://doi.org/10.4067/s0717-65382004000100003>
- Armesto, J. J., Rozzi, R., Smith-Ramírez, C., & Arroyo, M. T. K. (1998). Conservation Targets in South American Temperate Forests. *Science*, 282(5392), 1271–1272. <https://doi.org/10.1126/science.282.5392.1271>
- Armesto, J. J., Smith-Ramírez, C., Carmona, M. R., Celis-Diez, J. L., Díaz, I. A., Gaxiola, A., Gutiérrez, A. G., Núñez-Avila, M., Pérez, C., & Rozzi, R. (2009). Old-Growth

- Temperate Rainforests of South America: Conservation, Plant–Animal Interactions, and Baseline Biogeochemical Processes. In *Old Growth Forest* (pp. 367–390). Springer, Berlin, Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-92706-8\\_16](https://doi.org/10.1007/978-3-540-92706-8_16)
- Ashworth, A. C., & Hoganson, J. W. (1987). Coleoptera Bioassociations Along an Elevational Gradient in the Lake Region of Southern Chile, and Comments on the Postglacial Development of the Fauna. *Annals of the Entomological Society of America*, 80(6), 865–895. <https://doi.org/10.1093/aesa/80.6.865>
- Bascompte, J. (2010). Structure and dynamics of ecological networks. *Science*, 329(5993), 765–766. <https://doi.org/10.1126/science.1194255>
- Brebi, P., Aguilera, A., Ojeda, N., & Rebolledo, R. (2011). New registers of phytophagous insects associated with canelo in La Araucania. *Idesia*, 29(2), 99–104. <https://doi.org/10.4067/s0718-34292011000200013>
- Cameron, E. K., Sundqvist, M. K., Keith, S. A., CaraDonna, P. J., Mousing, E. A., Nilsson, K. A., Metcalfe, D. B., & Classen, A. T. (2019). Uneven global distribution of food web studies under climate change. *Ecosphere*, 10(3), e02645. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2645>
- Carmona, M. R., Aravena, J. C., Bustamante-Sánchez, M. A., Celis-Diez, J. L., Charrier, A., Díaz, I. A., Díaz-Forestier, J., Díaz, M. F., Gaxiola, A., Gutiérrez, A. G., Hernandez-Pellicer, C., Ippi, S., Jaña, R., Jara-Arancio, P., Jimenez, J., Manushevich, D., Necochea, P., Nuñez-Avila, M., Papic, C., ... Armesto, J. J. (2010). Senda Darwin Biological Station: Long-term ecological research at the interface between science and society.

*Revista Chilena de Historia Natural*, 83(1), 113–142. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2010000100007>

Cebrian, J. (2004). Role of first-order consumers in ecosystem carbon flow. *Ecology Letters*, 7(3), 232–240. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00574.x>

Chacón, P., & Armesto, J. J. (2006). Do carbon-based defences reduce foliar damage? Habitat-related effects on tree seedling performance in a temperate rainforest of Chiloé Island, Chile. *Oecologia*, 146(4), 555–565. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0244-8>

Coley, P., & Barone, J. A. (1996). Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27(1), 305–335. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.305>

Coley, P., Bryant, J. P., & Chapin, F. S. (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230(4728), 895–899. <https://doi.org/10.1126/science.230.4728.895>

Crawley, M. (1989). Insect herbivores and plant population dynamics. *Annual Review of Entomology*, 34, 531–564. [www.annualreviews.org](http://www.annualreviews.org)

Crawley, M. (1997). Plant-herbivore dynamics. In *Plant Ecology* (Second).

De La Vega, X., & Grez, A. (2008). Composición, riqueza de especies y abundancia de insectos defoliadores de actividad nocturna asociados a *Aristotelia chilensis* (maqui) en el bosque maulino fragmentado. *Revista Chilena de Historia Natural*, 81(2), 221–238. <https://doi.org/10.4067/s0716-078x2008000200006>

De Santo, T. L., Willson, M. F., Sieving, K. E., & Armesto, J. J. (2002). Nesting Biology of

- Tapaculos (Rhinocryptidae) in Fragmented South-Temperate Rainforests of Chile. *The Condor*, 104(3), 482–495. <https://doi.org/10.1093/condor/104.3.482>
- Del-Val, E., & Armesto, J. J. (2010). Seedling Mortality and Herbivory Damage in Subtropical and Temperate Populations: Testing the Hypothesis of Higher Herbivore Pressure Toward the Tropics. *Biotropica*, 42(2), 174–179. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00554.x>
- Del-Val, E., & Boege, K. (2012). *Ecología y evolución de las interacciones bióticas*. Universidad Nacional de México.
- Diekötter, T., Haynes, K. J., Mazeffa, D., & Crist, T. O. (2007). Direct and indirect effects of habitat area and matrix composition on species interactions among flower-visiting insects. *Oikos*, 116(9), 1588–1598. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15963.x>
- Dirzo, R., & Raven, P. H. (2003). Global State of Biodiversity and Loss. *Annual Review of Environment and Resources*, 28(1), 137–167. <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.28.050302.105532>
- Edwards, G. R., & Crawley, M. (1999). Herbivores, seed banks and seedling recruitment in mesic grassland. *Journal of Ecology*, 87(3), 423–435. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1999.00363.x>
- Evans, M. J., Banks, S. C., Driscoll, D. A., Hicks, A. J., Melbourne, B. A., & Davies, K. F. (2017). Short- and long-term effects of habitat fragmentation differ but are predicted by response to the matrix. *Ecology*, 98(3), 807–819. <https://doi.org/10.1002/ecy.1704>
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of*

*Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 487–515.

<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>

Fahrig, L. (2017). Ecological Responses to Habitat Fragmentation Per Se. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48(1), 1–23. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022612>

Figueroa, J., & Castro, S. (2000). Efecto de herbívoros y patógenos en la sobrevivencia y crecimiento de plántulas en un fragmento del bosque templado húmedo de Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 73(1), 163–173. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20000617351>

Fischer, J., & Lindenmayer, D. B. (2007). Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 16(3), 265–280. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00287.x>

Golden, D. M., & Crist, T. O. (1999). Experimental effects of habitat fragmentation on old-field canopy insects: Community, guild and species responses. *Oecologia*, 118(3), 371–380. <https://doi.org/10.1007/s004420050738>

Grez, A., & Galetto, L. (2011). Grez, A., & Galetto, L. (2011). Fragmentación del paisaje en América Latina: ¿en qué estamos. In *Conservación biológica: perspectivas desde América Latina* (pp. 63–78).

Hagen, M., Kissling, W. D., Rasmussen, C., De Aguiar, M. A. M., Brown, L., Carstensen, D. W., Alves-Dos-Santos, I., Dupont, Y. L., Edwards, F. K., Genini, J., Guimarães, P. R., Jenkins, G. B., Jordano, P., Kaiser-Bunbury, C. N., Ledger, M. E., Maia, K. P., Marquitti,

- F. M. D., Mclaughlin, Ó., Morellato, L. P. C., ... Olesen, J. M. (2012). Biodiversity, Species Interactions and Ecological Networks in a Fragmented World. *Advances in Ecological Research*, 46, 89–210. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-396992-7.00002-2>
- Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *The American Naturalist*, 104(940), 501–528. <https://doi.org/10.1086/282687>
- Jordano, P., Bascompte, J., & Olesen, J. M. (2002). Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters*, 6(1), 69–81. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00403.x>
- Lara, A., Solari, M. E., Prieto, M. del R., & Peña, M. P. (2012). Reconstrucción de la cobertura de la vegetación y uso del suelo hacia 1550 y sus cambios a 2007 en la ecorregión de los bosques valdivianos lluviosos de Chile (35° - 43° 30' s). *Bosque*, 33(1), 13–23. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002012000100002>
- López-Barrera, F. (2004). Estructura y función en bordes de bosques. *Ecosistemas*, 13(1). <http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=166>
- López-Carretero, A., Díaz-Castelazo, C., Boege, K., & Rico-Gray, V. (2014). Evaluating the Spatio-Temporal Factors that Structure Network Parameters of Plant-Herbivore Interactions. *PLoS ONE*, 9(10), e110430. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0110430>
- Martinson, H. M., & Fagan, W. F. (2014). Trophic disruption: a meta-analysis of how habitat fragmentation affects resource consumption in terrestrial arthropod systems. *Ecology Letters*, 17(9), 1178–1189. <https://doi.org/10.1111/ele.12305>
- Medel, R., Aizen, M., & Zamora, R. (2009). *Ecología y evolución de interacciones planta-*

*animal.*

- Metcalf, D. B., Asner, G. P., Martin, R. E., Silva Espejo, J. E., Huasco, W. H., Farfán Amézquita, F. F., Carranza-Jimenez, L., Galiano Cabrera, D. F., Baca, L. D., Sinca, F., Huaraca Quispe, L. P., Taype, I. A., Mora, L. E., Dávila, A. R., Solórzano, M. M., Puma Vilca, B. L., Laupa Román, J. M., Guerra, P. C., Revilla, N. S., ... Malhi, Y. (2014). Herbivory makes major contributions to ecosystem carbon and nutrient cycling in tropical forests. *Ecology Letters*, *17*(3), 324–332. <https://doi.org/10.1111/ele.12233>
- Page, R. D. M. (2003). *Tangled trees : phylogeny, cospeciation, and coevolution*. University of Chicago Press.
- Peña, L. E. (1996). *Introducción a los insectos de Chile* (6a ed.). Editorial Universitaria.
- Price, P. W. (2002). Resource-driven terrestrial interaction webs. *Ecological Research*, *17*(2), 241–247. <https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2002.00483.x>
- Ramos-Jiliberto, R., Albornoz, A., Valdovinos, F. S., Smith-Ramírez, C., Arim, M., Armesto, J. J., & Marquet, P. A. (2009). A network analysis of plant-pollinator interactions in temperate rain forests of Chiloé Island, Chile. *Oecologia*, *160*(4), 697–706. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1344-7>
- Salgado-Luarte, C., & Gianoli, E. (2010). Herbivory on Temperate Rainforest Seedlings in Sun and Shade: Resistance, Tolerance and Habitat Distribution. *PLoS ONE*, *5*(7), e11460. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011460>
- Salgado-Luarte, C., & Gianoli, E. (2011). Herbivory may modify functional responses to shade in seedlings of a light-demanding tree species. *Functional Ecology*, *25*(3), 492–

499. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01763.x>

Salgado-Luarte, C., & Gianoli, E. (2012). Herbivores Modify Selection on Plant Functional Traits in a Temperate Rainforest Understory. *The American Naturalist*, *180*(2), E42–E53. <https://doi.org/10.1086/666612>

Sánchez-Bayo, F., & Wyckhuys, K. A. G. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation*, *232*, 8–27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>

Simonetti, J. A., Grez, A., Celis-Diez, J. L., & Bustamante, R. (2007). Herbivory and seedling performance in a fragmented temperate forest of Chile. *Acta Oecologica*, *32*(3), 312–318. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2007.06.001>

Smith-Ramírez, C., & Armesto, J. J. (1994). Flowering and Fruiting Patterns in the Temperate Rainforest of Chiloe, Chile--Ecologies and Climatic Constraints. *The Journal of Ecology*, *82*(2), 353. <https://doi.org/10.2307/2261303>

Smith-Ramírez, C., & Armesto, J. J. (1998). Nectarivoría y polinización por aves en *Embothrium coccineum* (Proteaceae) en el bosque templado del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, *71*(1), 51–63.

Smith-Ramírez, C., Ramos-Jiliberto, R., Valdovinos, F. S., Martínez, P., Castillo, J. A., & Armesto, J. J. (2014). Decadal trends in the pollinator assemblage of *Eucryphia cordifolia* in Chilean rainforests. *Oecologia*, *176*(1), 157–169. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3000-0>

Thompson, R. M., Brose, U., Dunne, J., Hall, R. O., Hladysz, S., Kitching, R. L., Martinez, N.

- D., Rantala, H., Romanuk, T. N., Stouffer, D. B., & Tylianakis, J. M. (2012). Food webs: Reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 27(12), 689–697. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.08.005>
- Tylianakis, J. M., Tscharntke, T., & Lewis, O. T. (2007). Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature*, 445(7124), 202–205. <https://doi.org/10.1038/nature05429>
- Valladares, G., Cagnolo, L., & Salvo, A. (2012). Forest fragmentation leads to food web contraction. *Oikos*, 121(2), 299–305. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19671.x>
- Vitousek, P. M. (1994). Beyond Global Warming: Ecology and Global Change. *Ecology*, 75(7), 1861–1876. <https://doi.org/10.2307/1941591>
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., & Melillo, J. M. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277(5325), 494–499. <https://doi.org/10.1126/science.277.5325.494>
- Willson, M. F., De Santo, T. L., Sabag, C., & Armesto, J. J. (1994). Avian Communities of Fragmented South-Temperate Rainforests in Chile. *Conservation Biology*, 8(2), 508–520. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1994.08020508.x>
- Zavala, A., Elgueta, M., Abarzúa, J., Aguilera, A., Quiroz, A., & Rebolledo, R. (2011). Diversity and distribution of the *Aegorhinus* genus in the La Araucanía Region of Chile, with special reference to *A. superciliosus* and *A. nodipennis*. *International Journal of Agriculture and Natural Resources*, 38(3), 367–377. <http://ijanr.cl/index.php/ijanr/article/view/100/57>

