



UNIVERSIDAD DE CHILE -FACULTAD DE CIENCIAS  
-ESCUELA DE PREGRADO

**CARACTERIZACIÓN DE LAS INTERACCIONES PLANTA- HERBÍVORO EN  
UN BOSQUE ESCLERÓFILO DE CHILE CENTRAL: EL CASO DE LOS  
LEPIDÓPTEROS CONSTRUCTORES DE REFUGIOS FOLIARES EN EL  
PNRC**

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los  
requisitos para optar al Título de Bióloga Ambiental

CONSTANZA NICOLE VIDAL MARQUEZ

Director del Seminario de Título: Dr. Antonio López-Carretero

Patrocinante: Dr. Ramiro Bustamante

Santiago, Chile

Julio-2021



## INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TÍTULO

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias, de la Universidad de Chile que el Seminario de Título, presentado por el o (la) candidato (a):

**CONSTANZA NICOLE VIDAL MARQUEZ**

“CARACTERIZACIÓN DE LAS INTERACCIONES PLANTA- HERBÍVORO EN UN BOSQUE ESCLERÓFILO DE CHILE CENTRAL: EL CASO DE LOS LEPIDÓPTEROS CONSTRUCTORES DE REFUGIOS FOLIARES EN EL PNRC”

Ha sido aprobado por la Comisión de Evaluación, en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Biólogo Ambiental

*Dr. Antonio López-Carretero.*

**Director Seminario de Título** \_\_\_\_\_

*Dr. Ramiro Bustamante.*

**Profesor Patrocinante** \_\_\_\_\_

### **COMISIÓN REVISORA Y EVALUADORA**

*Dr. Claudio Veloso.*

**Presidente** \_\_\_\_\_

*Dr. Felipe Hinojosa*

**Corrector** \_\_\_\_\_

Santiago de Chile, Julio 2021

## **AGRADECIMIENTOS**

En primer lugar, agradezco infinitamente el apoyo y cariño entregado por mi madre María y padre Luis a lo largo de mi vida y sobre todo en el camino que elegí seguir.

Gracias a su enorme esfuerzo puedo estar hoy escribiendo estas palabras. A mi hermanita Lissette por su compañía y cariño.

Agradezco también de todo corazón a Antonio López-Carretero director de mi tesis, por ayudarme y ser un gran guía en este seminario. Una persona digna de admirar científica y humanamente.

Al gran grupo de amigos que conocí en la universidad por los bellos y divertidos momentos que nos tocó vivir juntos.

Al laboratorio GEMA, de la Universidad Mayor.

A la administración y al personal de guardaparques de CONAF del Parque Nacional Rio Clarillo, por brindar sus espacios y ayuda durante los 5 meses de realización del trabajo en terreno. A Diego y Marcelo por su ayuda en terreno.

Por último, al proyecto Fondecyt 3190854 por financiar esta investigación.

## INDICE DE CONTENIDOS

Índice de figuras.....	vi
Índice de tablas.....	ix
Resumen.....	x
Abstract.....	xii
<b>I. INTRODUCCION.....</b>	<b>1</b>
<b>1.1 Variación espacio-temporal de la comunidad de herbívoros.....</b>	<b>1</b>
<b>1.2 Interacciones tróficas planta-insecto herbívoro.....</b>	<b>2</b>
<b>1.3 Interacciones no-tróficas herbívoro-artrópodo mediados por las plantas .....</b>	<b>5</b>
<b>1.4 Objetivo general.....</b>	<b>10</b>
<b>1.5 Objetivo específico.....</b>	<b>10</b>
<b>II. METODOLOGIA.....</b>	<b>11</b>
<b>2.1 Área de estudio.....</b>	<b>11</b>
<b>2.2 Sitios de estudio.....</b>	<b>12</b>
<b>2.3 Registro de las interacciones tróficas planta-herbívoro.....</b>	<b>14</b>
<b>2.4 Análisis de datos.....</b>	<b>16</b>
2.4.1 Estructura y composición de herbívoros.....	16
2.4.2 Análisis de diversidad.....	18
2.4.3 Análisis de redes.....	19
<b>2.5 Registro de refugios foliares y sus constructores.....</b>	<b>21</b>
<b>2.6 Provisión de refugio a especies secundarias.....</b>	<b>22</b>
<b>2.7 Comportamiento de construcción oruga del litre.....</b>	<b>23</b>
<b>III. RESULTADOS.....</b>	<b>27</b>
<b>3.1 Abundancia, riqueza y diversidad de la comunidad de herbívoros.....</b>	<b>27</b>
3.1.1 Abundancia.....	27
3.1.2 Riqueza.....	28
3.1.3 Diversidad.....	29

<b>3.2 Variación espacio temporal de la abundancia, riqueza y diversidad de la comunidad de herbívoros.....</b>	<b>31</b>
<b>3.3 Variación espacio temporal de la composición de la comunidad de herbívoros.....</b>	<b>34</b>
3.3.1 Recambio entre laderas.....	34
3.3.2 Recambio temporal.....	35
<b>3.4 Patrones de interacción planta- insecto herbívoro.....</b>	<b>37</b>
3.4.1 Nivel red.....	37
3.4.2 Nivel especie.....	42
<b>3.5 Los herbívoros constructores de refugios foliares del PNRC.....</b>	<b>43</b>
3.5.1. Tipos de refugios foliares construidos en el bosque esclerófilo...43	
<b>3.6 Descripción comportamiento construcción e incidencia de un refugio foliar sobre <i>Lithraea caustica</i>.....</b>	<b>44</b>
3.6.1 Construcción del refugio foliar de la oruga del litre.....	44
3.6.2 Provisión de refugio a ocupantes secundarios en el PNRC...49	
<b>IV. DISCUSION.....</b>	<b>52</b>
<b>4.1 Estructura y composición de insectos herbívoros .....</b>	<b>52</b>
<b>4.2 Variación espacio-temporal de la estructura y composición de herbívoros.....</b>	<b>55</b>
<b>4.3 Orugas constructoras de refugios foliares.....</b>	<b>58</b>
<b>4.4 Interacción planta-herbívoro.....</b>	<b>59</b>
<b>4.5 Los refugios foliares del bosque esclerófilo.....</b>	<b>61</b>
<b>V. CONCLUSIONES.....</b>	<b>64</b>
<b>5.1 Direcciones futuras.....</b>	<b>65</b>
<b>VI. REFERENCIAS.....</b>	<b>67</b>
<b>VII. ANEXOS.....</b>	<b>87</b>

## INDICE DE FIGURAS

- Figura 1:** Distribución global de reportes científicos sobre lepidópteros herbívoros constructores de refugios foliares. Los círculos indican el país donde se llevó a cabo el estudio. Los números al interior de los círculos indican el número total de investigaciones realizadas en dicho país.....8
- Figura 2:** Sitios de estudio representativos de las comunidades vegetales que se desarrollan en a) la ladera de exposición ecuatorial, y b) la ladera de exposición polar del Parque Nacional Río Clarillo .....13
- Figura 3:** Cría de los estadios larvales de las distintas especies de insectos herbívoros encontrados en el PNRC.....16
- Figura 4:** Exclusión de herbívoros constructores y sus refugios foliares en uno de los sitios estudiados en la ladera de exposición ecuatorial del PNRC.....23
- Figura 5:** Fotografías que presenta a los actores del sistema de estudio, *Lithraea caustica* (litre) y la oruga del litre (*Oecophoridae* sp1) y su refugio. a) Estadio temprano de la oruga del litre alimentándose (raspando) el tejido foliar del litre; b) refugio foliar construido y habitado por la oruga del litre en el PNRC.....25
- Figura 6:** Abundancia total de las distintas especies de insectos herbívoros registrados PNRC sobre sus distintas plantas hospederas. Los hospederos de cada herbívoro corresponde a: Oci y Tor\*-*Colliguaja odorífera*, Oec1\*, Oec2\*, Pro, Oci-*Lithraea caustica*, Asp- Hsp *Cryptocarya alba*, Lep2\* y Lep3-P8, Pyr1\*-*Quillaja saponaria*, Cur y Las -*Baccharis sp*, Pyr2\*-*Luma chequen*, Lep4\*-P9, Lep1\* y Noc-*Kanengeckia oblonga*. Los asteriscos (\*) indica las especies constructoras de refugios foliares. La lista con los nombres de cada herbívoro se encuentra en Anexo 2.....28
- Figura 7:** Larva de *Ormiscodes cinamonnea* registrada en el PNRC.....29
- Figura 8:** Variación temporal de la abundancia (a) y riqueza promedio (b) de insectos herbívoros (constructores y de vida libre) del PNRC. El valor de cada muestreo representa el promedio de los ocho sitios estudiados de septiembre de 2020 a enero 2021. Letras diferentes entre muestreos representan diferencias significativas (Wilcoxon ( $p=0,05$ )).....31
- Figura 9:** Variación espacial de la abundancia (a) y riqueza promedio (b) de insectos herbívoros del PNRC. Las barras negras representan insectos herbívoros constructores y de barra grises, herbívoros de vida libre. Ecuatorial = ladera de exposición ecuatorial (n= 4 sitios); Polar = ladera de exposición polar (n= 4 sitios). La línea negra corresponde al segmento que indica el error estándar de la media .....33
- Figura 10:** Escalamiento multidimensional no métrico de los sitios de estudio (n=8) en relación con las especies de insectos herbívoros que los componen. Signos  $\circ$  representan sitios de muestreo, donde LECU1-LECU4 = sitios en ladera con exposición ecuatorial;

LPOL1-LPOL2 = sitios en ladera con exposición polar. Signos + indican las especies sobre las cuales se llevó a cabo la ordenación espacial. Signo \* corresponde a las especies constructoras de refugios foliares. El análisis integro la suma de los 10 muestreos temporales. El código de los insectos herbívoros se pueden observar en Anexo 2.....35

**Figura 11:** Escalamiento multidimensional no métrico de los muestreos temporales (n=4) en relación con la composición de insectos herbívoros que los componen. Signos o representan fechas de muestreo, donde Sept = 11/09/19 y 25/09/19, Oct = 9/10/19 y 30/10/19, Nov = 13/11/19 y 7/11/19, Dic= 12/12/19 y 23/12/19. Signos + indican las especies sobre las cuales se llevó a cabo la ordenación espacial. Signos \* corresponde a las especies constructoras de refugios foliares. El análisis integro la suma de los 10 muestreos temporales. El código de los insectos herbívoros se puede observar en Anexo 2.....36

**Figura 12:** Red global cuantitativa de todas las interacciones planta-insecto herbívoro del bosque esclerófilo del PNRC. Los nodos de la derecha (color rojo) representan especies de insectos herbívoros, mientras que los nodos de la izquierda (color verde) especies de plantas hospederas. Los enlaces entre nodos representan interacciones tróficas planta-herbívoro. El ancho de cada nodo representa la abundancia de plantas y herbívoros, mientras que el grosor de los enlaces representa la frecuencia de una determinada interacción. La red global de interacciones se construyó en base al total de herbívoros registrados durante los 10 muestreos en los 8 sitios de estudio. Herbívoros abreviados con HC= herbívoros constructores de refugios foliares, y H=herbívoros vida libre. Los códigos de las plantas y los insectos herbívoros se pueden observar en Anexo 2.....39

**Figura 13:** Estructura modular de la matriz de interacciones planta-herbívoro del PNRC. Los módulos (recuadros delineados en rojo e identificados con letras distintas), en su interior contienen el grupo o par de especies de plantas (filas) y herbívoros (columnas) que los integran. La intensidad del sombreado azul dentro de los módulos representa la frecuencia de la interacción de una determinada interacción de herbivoría. Los módulos fueron identificados por el algoritmo QuanBiMo. Los códigos de las plantas y herbívoros se pueden observar en Anexo 2 .....41

**Figura 14:** Distintos tipos de refugios foliares construidos por los herbívoros del PNRC, a) refugio tipo “sándwich”, b) refugio tipo “rollo”.....44

**Figura 15:** Proceso de construcción del refugio foliar de la oruga del litre (*Oecophoridae* sp1). A) Especies involucradas: 1. *Lithraea caustica* (litre); 2. oruga del litre (*Oecophoridae* sp1) en estadio inicial; 3. Oruga en estadio tardío, 4- pupa, 5- oruga del litre en estadio adulto. B) Etapa inicial del refugio, que consta de dos cámaras de seda, interna y externa, ambas son el limite a la zona de descanso y alimentación respectivamente. C) Etapa de crecimiento, donde se observa la nueva hoja integrada y la

cámara de protección construida, además de las excretas que se depositan en la cámara externa d) Etapa final, donde la oruga pupa y posteriormente emerge el adulto.....47

**Figura 16:** Fotografías del refugio foliar de la oruga del litre. a) refugio completo en terreno; b) parte interna del refugio; c) pupa de la oruga del litre en la capa de seda interna; d) hojas del refugio consumidas por la oruga.....49

**Figura 17:** Red tripartita de interacción de facilitación herbívoro-artrópodo mediada por plantas. La topología de la red consiste en: i) nodos herbívoros constructor (HC's) (cuadros rojos) que representan distintas especies de herbívoros constructores de refugio; ii) nodos planta hospedera (cuadros verde), las especies de plantas intermediarias de la facilitación; iii) nodos Refugio (círculo amarillo) que representan los refugios foliares producto de la interacción entre un determinado nodo planta y herbívoro constructor(HC); iv) nodos artrópodos (cuadros azules), que corresponden a grupos de artrópodos receptores de la facilitación. Dentro de los cuadros azules, A=arácnidos, G=ortópteros, H=formícidos, E=coleópteros, M=dípteros, y el numero corresponde al número de morfotipo correspondiente por categoría de insecto. Los códigos de las plantas y los herbívoros pueden observarse en el Anexo 2 .....51



## INDICE DE TABLAS

**Tabla 1:** Índices de diversidad de la comunidad de herbívoros en tres escalas espaciales: i) ladera de exposición polar (Polar); ii) la ladera de exposición ecuatorial (Ecuatorial) y ambas laderas en su conjunto (Global). S= riqueza de especies, H= índice de Shannon, D= índice de Simpson.....30

**Tabla 2:** Parámetros descriptores a nivel red global de interacción planta-herbívoro del PNRC. Conectancia (C), superposición de nicho nivel trófico inferior (NTI), nivel trófico superior (NTS), equidad de interacción (EI), modularidad cuantitativa (Q). Los valores  $zQ \geq 2$  se consideraron significativamente modulares.....40

## RESUMEN

La interacción antagónica que involucra a las plantas y sus insectos herbívoros es un proceso ecológico con un gran impacto sobre la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas terrestres. En distintas regiones del planeta, la estructura y composición de la comunidad de herbívoros es espacio-temporalmente variable, y dicha variación parece estar dirigida por la fluctuación de distintos factores bióticos y abióticos que determinan las cualidades foliares de las plantas. Dada la larga historia evolutiva entre plantas y herbívoros, sus patrones de interacción resultan ser altamente selectivos o específicos. Sin embargo, en la naturaleza los herbívoros no solo interactúan directa y exclusivamente con las plantas, sino que pueden establecer interacciones indirectas y no tróficas con otras especies que se desarrollan en la comunidad. Un ejemplo de interacción indirecta positiva involucra a lepidópteros herbívoros inmaduros que mediante la modificación del follaje de sus plantas hospederas construyen refugios, los cuales, al ser abandonados, pueden proveer refugio a distintas especies de artrópodos, influyendo en los patrones locales de diversidad. Hasta el momento, la información sobre los patrones espacio-temporales de las comunidad de herbívoros, y las interacciones tróficas que establecen con las plantas proviene de bosques templados o tropicales, existiendo poco o nulo conocimiento en el bosque esclerófilo chileno. Así mismo, información sobre la historia natural de los herbívoros constructores de refugios foliares, incluyendo su comportamiento de construcción, y el potencial que tiene la interacción indirecta entre herbívoros y artrópodos, en la provisión de refugio está restringido a selvas tropicales mesoamericanas y bosques templados del hemisferio norte. En este trabajo, se estudió la variación espacio-

temporal de la estructura y composición de herbívoros constructores y no-constructores de refugios (vida libre), así como los patrones de interacciones tróficas que estos establecen con las plantas del bosque esclerófilo del Parque Nacional Río Clarillo (PNRC). Así mismo, se describe por primera vez la historia natural del proceso de construcción de refugios foliares en la vegetación del bosque esclerófilo, así como el posible rol de los refugios foliares como proveedores de protección a especies secundarias.

Los hallazgos de esta investigación muestran que la comunidad de herbívoros estuvo dominada principalmente por lepidópteros inmaduros que en gran proporción fueron herbívoros raros o poco frecuentes. Por otro lado, la estructura y composición del ensamble de herbívoros fue espacio-temporalmente dinámica, evidenciando que la abundancia, riqueza y composición de herbívoros fue distinta en los distintos meses de muestreo y en las distintas laderas de exposición solar del PNRC. Dicha comunidad de herbívoros estableció patrones de interacción altamente selectivos y modulares con las plantas hospederas del bosque esclerófilo. Entre estas interacciones altamente específicas, sobresale una oruga especialista de *Lithraea caustica* (litre) constructora de refugios caracterizados por ser los más abundantes, complejos y por proveer refugio a una diversidad de artrópodos. Es por esto, que se reconoce al litre como una especie vegetal de gran importancia no solo para insectos herbívoros, si no para distintos artrópodos de distintos órdenes y gremios que forman parte de la comunidad terrestre del PNRC.

## ABSTRACT

The antagonistic interaction involving plants and their herbivorous insects is an ecological process with a high impact on biodiversity and the functioning of terrestrial ecosystems. In different regions of the planet, the structure and composition of the herbivore community is spatio-temporally variable, and this variation seems to be driven by the fluctuation of different biotic and abiotic factors that determine the foliar qualities of the plants. Given the long evolutionary history between plants and herbivores, their interaction patterns turn out to be highly selective or specific. However, in nature herbivores not only interact directly and exclusively with plants but can establish indirect and non-trophic interactions with others species that develop in the community. An example of positive indirect interaction involves immature herbivorous lepidopterans that by modifying the foliage of their host plants build shelters, which, when abandoned, can provide shelter for different arthropod species, influencing local patterns of diversity. Until now, the information on the spatio-temporal patterns of the herbivore community, and the trophic interactions that they establish with plants comes from temperate or tropical forests, with little or no knowledge in the Chilean sclerophyllous forest. Equally, information on the natural history of foliar shelter-building herbivores, including their construction behavior, and the potential that the indirect interaction between herbivores and arthropods has in the provision of shelter is restricted to Mesoamerican tropical forests and temperate forests of the North Hemisphere. In this work, the spatio-temporal variation of the structure and composition of shelter-building and non-building herbivores (free life) was studied, as well as the patterns of trophic interactions that these establish with the

plants of the sclerophyllous forest of the Río Clarillo National Park (PNRC). Furthermore, the natural history of the construction process of foliar shelters in the sclerophyllous forest vegetation is described for the first time, as well as the possible role of foliar shelters as shelter providers for secondary species.

The findings of this research show that the herbivore community was mainly dominated by immature lepidopterans, which were largely rare or infrequent herbivores. On the other hand, the structure and composition of the herbivore assemblage was spatial-temporally dynamic, showing that the abundance, richness, and composition of herbivores was different in the different months of sampling and on the different slopes of solar exposure of the PNRC. This community of herbivores established highly selective and modular interaction patterns with the host plants of the sclerophyllous forest. Among these highly specific interactions, a specialist shelter-building caterpillar of *Lithraea caustica* (litre) stands out, characterized by being the most abundant, complex and by providing refuge to a diversity of arthropods. Therefore litre is recognized as a plant species of great importance not only for herbivorous insects, but also for different arthropods of different orders and guilds that are part of the terrestrial community of the PNRC.

## I. INTRODUCCIÓN

Las interacciones que establecen las plantas y los insectos herbívoros que las consumen comprenden más del 40% de la biodiversidad terrestre global (Price, 2002), concentrándose principalmente en las regiones tropicales del planeta (Coley y Barone, 1996; Novotny y Basset, 2005; Lewinsohn y col, 2006). La herbivoría representa un proceso clave en el adecuado funcionamiento de los ecosistemas, debido a que es una importante impulsora de los flujos de energía hacia los niveles tróficos superiores (Futuyma y Agrawal, 2009).

### **1.1 Variación espacio-temporal de la comunidad de insectos herbívoros.**

Estudios llevados a cabo en distintos ecosistemas templados y tropicales, indican que la abundancia, riqueza y composición de las comunidades de herbívoros muestran una fuerte variación espacio-temporal (Fernandes y col, 2004; López-Carretero y col, 2010, 2015). Al parecer, dicha variación en el espacio y tiempo es dirigida por la fluctuación de diversos factores abióticos como la temperatura, la humedad (Morison, 1999) y disponibilidad de luz (Denslow y Guzmán, 2000), los que afectan las cualidades nutritivas y resistentes de las plantas de las que dependen los insectos herbívoros (Staley, 2006; Asner, 2009). Dichas variaciones pueden ocurrir entre estaciones y/o en lapsos de pocos meses (Sumerville y col., 2003; Murakami y col., 2008). Por ejemplo, en distintos bosques neotropicales el incremento de la riqueza y recambio de especies está asociado con la temporada de lluvias, periodo en el cual, las hojas presentan una mayor cantidad de agua

y nitrógeno (Janzen, 1993; Filip y col., 1995; Morais, 1999; Trotter y col., 2008; López-Carretero y col., 2010). Por otro lado, la variación del espacio libre de enemigos (depredadores y parásitos) es un factor biótico que ejerce una importante presión sobre la estructura y composición de las comunidades de herbívoros (Richards y Coley, 2006; Thomson y col., 2010).

Desde hace décadas ha existido un gran esfuerzo por conocer, describir e identificar la diversidad de especies como una estrategia de conservación (Mace, 2004). Sin embargo, en la naturaleza las especies no son entidades aisladas, sino que interactúan entre sí de múltiples formas estructurando una compleja red comunitaria. Por lo tanto, uno de los retos actuales para ecólogos y conservacionistas es conocer y conservar interacciones bióticas, las cuales, sustentan la biodiversidad y funcionalidad de los ecosistemas que se encuentran cada vez más amenazados (Thompson, 1997; Bascompte y Jordano, 2007; Dyer y col., 2010). Por ejemplo, las estrategias de conservación para enfrentar la actual crisis de polinizadores (Potts y col., 2010) idealmente deberían incorporar o considerar las interacciones de las plantas hospederas de las que dependen distintos herbívoros inmaduros que posteriormente se convertirán en polinizadores (Johnson y col., 2015; Rader y col., 2016).

## **1.2 Interacciones tróficas planta-insecto herbívoro.**

La interacción trófica entre plantas y herbívoros se considera una relación ecológica antagónica, en la cual, los fitófagos se benefician del consumo del tejido de las plantas, mientras que estas últimas ven perjudicado su desempeño y adecuación biológica (Coley y Barone, 1996; Maron y Kauffman, 2006). Es por esto, que, durante su historia evolutiva, las plantas han desarrollado múltiples mecanismos de resistencia (químicos, mecánicos y bióticos) para hacer frente al ataque de sus consumidores. A su vez, los herbívoros, luchan por neutralizar las defensas adquiridas por las plantas hospederas, adaptándose y especializándose a dichas defensas (Thompson, 1994). Esta “carrera armamentista”, mediada por la trayectoria co-evolutiva de defensa y contra-defensa entre plantas y sus herbívoros ha originado una diversa y altamente especializada relación antagónica (Ehrlich y Raven, 1964; Thompson, 1994; Forister y col., 2015), la cual ha jugado un papel importante en la diversificación, distribución y sucesión de las comunidades de plantas terrestres (Davidson, 1993; Maron y Crone, 2006; Bagchi y col, 2014) y sus herbívoros (Moreira y col, 2016). Por otro lado, los herbívoros, no solo influyen en las dinámicas vegetacionales a través del consumo foliar de las plantas, sino que también a través de la polinización, dado que muchos de ellos en su estado adulto son importantes agentes polinizadores (Irwin, 2010; Revilla y Encinas-Viso, 2015). Por otro lado, también representan una importante fuente de alimento para las comunidades de vertebrados insectívoros con los que cohabitan (Nyffeler y col., 2018).



Recientemente, la aproximación de redes complejas han sido una herramienta útil para representar y estudiar distintas interacciones ecológicas ocurridas a nivel comunidad, proporcionando una visión sobre las asociaciones entre especies de distintos niveles tróficos (Jordano y col., 2003; Bascompte, 2009; Martínez-Falcón y col, 2019). Mediante esta aproximación las interacciones ecológicas pueden ser representadas como grafos bipartitos, que consisten en dos conjuntos de nodos (nivel trófico superior y el nivel trófico inferior) y enlaces que representan sus interacciones (Bascompte y Jordano, 2007). A partir de este tipo de análisis, pueden calcularse diversos parámetros o descriptores de la estructura de las redes de un ensamble completo de especies relacionadas tróficamente. Esta representación bipartita y el posterior análisis estructural ha permitido analizar el papel de las especies en la organización y dinámica de la biodiversidad (Bascompte y Jordano 2007), los procesos evolutivos (Dunne y col., 2002 a) y la resiliencia y resistencia de las comunidades frente a perturbaciones ambientales (Dunne y col., 2002 b).

Inicialmente el estudio de redes ecológicas estuvo enfocado a las interacciones mutualistas planta-animal (Jordano, 1987; Bascompte y col., 2003) y es más recientemente cuando se ha centrado la atención en redes antagónicas, especialmente en redes de interacciones planta-insecto herbívoro (Prado y Lewinsohn, 2004; Lewinsohn y col, 2005, Cagnolo y col., 2011; Villa-Galaviz y col., 2012; López-Carretero y col, 2014). Estos trabajos muestran que las redes de interacción planta-herbívoro son altamente especializadas (selectivas), y en ellas se organizan distintos grupos cohesivos o módulos de especies de plantas y herbívoros que interactúan más estrechamente entre sí que con las especies de otros módulos (Prado y Lewinsohn, 2004; Lewinsohn y col, 2005; Olesen y col., 2007;

López-Carretero y col, 2018; Araujo y Kollar, 2019). Al parecer, estos atributos básicos de las redes antagónicas (alta especialización y modularidad) son producto de la larga “carrera armamentista” que ocurre entre plantas y herbívoros, la cual restringe el consumo de los herbívoros hacia especies vegetales estrechamente relacionadas o que comparten atributos foliares similares (Coley y Barone 1996; Agrawal ,2007; Forister y col, 2015).

Hasta el momento la mayoría de la información acerca de la variación espacio-temporal y sobre la estructura de las redes planta-herbívoro proviene de estudios llevados a cabo en bosques neotropicales (Janzen, 1993; Baset, 1996; Lewinsohn y col., 2006; Araújo y col, 2015; López-Carretero y col., 2018) y bosques templados del hemisferio norte (Sumerville y col, 2003; Murakami y col, 2005; Hirao y col., 2007; Barber y Marquis, 2011; Volf y col, 2017) destacando la escasa información disponible para los ecosistemas mediterráneos, y particularmente, sobre el bosque esclerófilo chileno.

### **1.3. Interacciones no-tróficas herbívoro-artrópodo mediados por las plantas.**

Los insectos herbívoros no solo interactúan trófica y directamente con las plantas, sino con otras especies de organismos, con los que establecen relaciones directas o indirectas, no tróficas (Fukui, 2001; Ohgushi, 2008). Las interacciones indirectas no-tróficas son aquellas que ocurren entre especies separadas temporal y espacialmente, donde no existe una relación consumidor-recurso y están mediadas o transmitidas por una tercera especie (Stachowicz, 2001; Jones y Thornber, 2010).

Es decir, aunque los herbívoros interactúan trófica y directamente con las plantas a través de la herbivoría (relación antagónica +/-), estos pueden establecer relaciones indirectas no

tróficas con otros organismos donde ninguno de estos se ve perjudicado, por ejemplo, a través de la facilitación (Ohgushi, 2008; Kefi y col., 2012). Aunque han sido poco estudiadas, las interacciones indirectas no tróficas son comunes en una amplia variedad de ecosistemas, y juegan un papel importante en la estructuración (Stachowicz, 2001; Kefi y col., 2015) y la biodiversidad de las comunidades ecológicas (Ohgushi, 2005; Goudard y Loreau, 2008).

Un caso de interacciones indirectas no tróficas es la que inducen insectos herbívoros, mediante la modificación foliar de sus plantas hospederas. Esta interacción se produce al momento de que los refugios construidos durante la etapa inmadura de los herbívoros son abandonados por este en su estado adulto y son re-colonizados por una amplia diversidad de artrópodos (Fukui, 2001; Lill y Marquis, 2007), facilitando indirectamente, refugio y hábitat a otros organismos.

Distintas especies de lepidópteros herbívoros de al menos 24 familias han sido descritos como constructores obligados de refugios foliares (Lill y Marquis 2003, 2004, Cornelissen y col., 2016). Estos refugios son construidos por las orugas atando, doblando, plegando o enrollando las hojas con seda y su forma, complejidad y tamaño varía de acuerdo con las características físicas de las hojas y las restricciones ontogénicas de cada especie (Lind, 2001; Marquis y col., 2002).

Se ha descrito que la construcción de refugios foliares ha evolucionado como una estrategia de las orugas para protegerse de condiciones ambientales adversas, como la

depredación (Eubanks y col.,1997) y algunos factores abióticos estresantes (humedad, radiación solar, viento, temperatura) (Lill y Marquis, 2007; Diniz y col., 2012). Estos lepidópteros constructores de refugios foliares han sido considerados como ingenieros ecosistémicos ya que al alterar la arquitectura y la disposición de las hojas de sus plantas hospedadas, incrementan la heterogeneidad del hábitat y la diversidad de invertebrados que ocurren en una determinada planta (Martinsen y col., 2000; Lill y Marquis, 2003; Wang y col., 2012). Por ejemplo, en bosques templados del hemisferio norte se ha observado que la abundancia de artrópodos en 8 especies distintas del género *Quercus* que presentaron refugios foliares fue 35 veces mayor que con respecto a las especies que no presentaban refugios foliares (Wang y col, 2012).

Luego de una revisión bibliográfica realizada durante este trabajo de tesis, se evidencia que los estudios sobre lepidópteros constructores de refugios foliares están distribuidos por distintos países y regiones biogeográficas del mundo. Sin embargo, sobresale que dichos estudios se concentran principalmente en la región biogeográfica Neártica y Neotropical, principalmente en EUA y Brasil (Figura 1). En menor medida se han desarrollado investigaciones en la región Paleártica (la cual incluye bosques tropicales africanos y asiáticos). Asimismo, hasta el momento existen pocos datos publicados sobre la presencia de constructores de refugios foliares, su historia natural, asociaciones tróficas y su potencial de facilitación a otros organismos en bosques templados del cono sur de Sudamérica (Figura 1), específicamente en el bosque esclerófilo mediterráneo de Chile.



**Figura 1:** Distribución global de reportes científicos sobre lepidópteros herbívoros constructores de refugios foliares. Los círculos indican el país donde se llevó a cabo el estudio. Los números al interior de los círculos indican el número total de investigaciones realizadas en dicho país.

El bosque esclerófilo corresponde a una formación vegetal propia de las zonas mediterráneas y se considera como un punto caliente (“hotspot”) de biodiversidad mundial, con prioridad de conservación, debido a la gran riqueza en especies endémicas (Arroyo y col, 2006), que se encuentran fuertemente amenazadas por la acción humana directa, el cambio climático (altas temperaturas, sequía) (Garreaud y col., 2002), así como por la pérdida y fragmentación del hábitat (Luebert y Plissock, 2006).

Debido a evidente falta de información de insectos herbívoros en general y sobre todo de herbívoros constructores de refugios foliares en el bosque esclerófilo mediterráneo chileno (Figura 1), es que, sería relevante conocer la asociación de estos organismos y la vegetación esclerófila, dado los particulares rasgos foliares de estas plantas (hojas duras,

coriáceas y tenaces) (Turner, 1994). Como es sabido, las características foliares pueden influir significativamente sobre las interacciones planta-insecto herbívoro (Coley y Barone, 1996; Poelman y col., 2008). Por ejemplo, la dureza de las hojas influye en la especificidad hospedera de los fitófagos (Carmona y col., 2011; López-Carretero y col., 2016) así como también sobre la capacidad de manipulación foliar por parte de orugas constructoras de refugios (Marquis y col., 2002; Greeney y col., 2010). Por lo tanto, la vegetación esclerófila puede ser un factor importante que determina la preferencia de los insectos herbívoros, que modula las interacciones comunitarias planta-herbívoro y que promueve la construcción de distintos refugios foliares. Es por esto, que este estudio pretende levantar información para comenzar a comprender como están conformadas y estructuradas las interacciones planta- insecto herbívoro según las variaciones climáticas y foliares del PNRC.

En este contexto, se estudió la variación espacio-temporal de la comunidad de herbívoros constructores de refugios foliares y de vida libre (herbívoros que se alimentan libremente sobre la superficie foliar) presentes en el PNRC, así como los patrones de interacciones directas (tróficas) que establecen el ensamble de herbívoros con las plantas hospederas nativas del bosque esclerófilo. Además, se caracterizó por primera vez la presencia de herbívoros constructores de refugios foliares en el bosque esclerófilo, y el proceso de construcción de estos refugios por parte de una oruga constructora representativa y común del bosque esclerófilo chileno.

#### **1.4 Objetivo general**

El objetivo general del proyecto es describir la variación espacio-temporal de la comunidad de insectos herbívoros, y los patrones de interacción que mantienen con las plantas hospederas del bosque esclerófilo central de Chile, caracterizando la presencia de lepidópteros constructores de refugios foliares y describiendo el comportamiento de construcción de una oruga especialista del árbol *Lithraea caustica*.

#### **1.5. Objetivos específicos**

- 1.-Estudiar la variación espacio-temporal de la estructura y composición de especies de la comunidad de herbívoros constructores de refugios foliares, y de vida libre, en el bosque esclerófilo del Parque Nacional Río Clarillo, Región Metropolitana.
2. Caracterizar los patrones de interacción que mantienen los herbívoros constructores de refugios, y de vida libre, con sus plantas hospederas en el área de estudio.
- 3.-Describir el comportamiento de construcción de refugios foliares de un lepidóptero especialista de *Lithraea caustica*, y su potencial en la provisión de refugio a especies secundarias en el área estudiada.

## II. METODOLOGIA

### 2.1 Área de estudio

El trabajo de campo se llevó a cabo en el Parque Nacional Río Clarillo (33° 46' S, 70° 27' O) (PNRC), el cual se ubica a 45 km. de Santiago, en la comuna de Pirque, Provincia Cordillera, Región Metropolitana. El Parque comprende la totalidad de la cuenca del río Clarillo, presentando elevaciones altitudinales desde los 860 m s.n.m. hasta los 3.057 m s.n.m. El PNRC presenta un clima mediterráneo semi-árido con una marcada estacionalidad (di Castri y Haiek, 1976). Las precipitaciones ocurren en el periodo más frío del año (junio-agosto) alcanzando en promedio los 645 mm, mientras que en los meses más cálidos (diciembre-febrero) es predominante la sequía. La temperatura promedio en invierno es de 7,5 °C y en verano no supera los 22 °C (Niemeyer y col., 2002). Sin embargo, desde el año 2010 hasta la fecha, la zona central de Chile vive una larga y extensa megasequía (CR2, 2015), caracterizada por presentar un déficit pluviométrico que supera el 30%, desarrollándose durante la década históricamente más cálida de Chile central (CR2, 2015). Dichos factores climáticos han sido un agravante en la pérdida de agua desde los sistemas naturales (Garreaud y col, 2017).

La comunidad vegetal dominante en el PNRC es el matorral y bosque esclerófilo (CONAF, 1996). La vegetación se presenta de diversas formas de acuerdo con las distintas posiciones geomorfológicas existentes, así es como los árboles y arbustos perennes dominan las áreas más húmedas en comunidades cerradas asociadas a laderas con exposición polar. Este tipo de bosque más higrófilo está conformado principalmente por



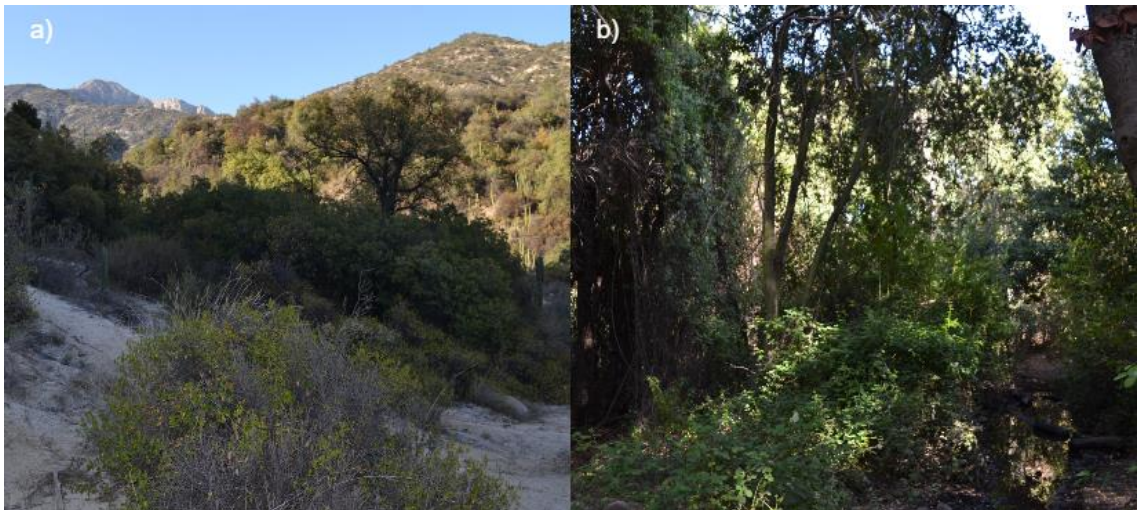
*Persea lingue* (lingue), *Drimys winteri* (canelo), *Luma chequen* (arrayán blanco) y *Cryptocarya alba* (peumo). Por otro lado, asociaciones abiertas de arbustos deciduos y suculentas ocurren en laderas de exposición ecuatorial en las cuales predomina un ambiente más xérico. En estas condiciones, son comunes los bosques de *Lithraea caustica* (litre), *Quillaja saponaria* (quillay), *Kageneckia oblonga* (bollén) y suculentas como *Echinopsis chilensis* (quisco) y chaguales del género *Puya* (Gajardo, 1993; CONAF, 1996).

## **2.2. Sitios de estudio**

Con la finalidad de cubrir los distintos elementos florísticos de la zona de estudio, se eligieron 8 sitios permanentes de muestreo, separados por un mínimo de 1 kilómetro de distancia. Cuatro sitios se establecieron sobre la vegetación que se desarrolla en la ladera de exposición ecuatorial (LECU), y los otros cuatro sitios en la ladera de exposición polar (LPOL) del PNRC (Figura 2).

La vegetación asociada a la ladera de exposición polar (LPOL) se caracteriza por poseer árboles y arbustos perennes que dominan en las áreas húmedas, formando comunidades con una cobertura vegetal continua. Por otro lado, en la ladera de exposición ecuatorial (LECU) la vegetación está dominada por arbustos espinosos y suculentas, que forman comunidades de vegetación abierta con una mayor exposición a la radiación solar (Badano y col, 2005). La diversidad y cobertura vegetal es mayor en la ladera de exposición polar, en comparación con la ladera de exposición ecuatorial (Keeley y Johnson, 1977), lo cual es atribuido a las diferencias micro climáticas entre laderas. Por su parte, la ladera de

exposición ecuatorial se caracteriza por presentar una condición xérica con altas temperaturas, mientras que la ladera de exposición polar presenta una condición más méxicas (Badano y col, 2005). Además, debido a que el clima es más seco en la ladera de exposición ecuatorial, algunas de las especies de plantas que aquí se desarrollan presentan un mayor estrés hídrico, hojas más pequeñas y con un menor contenido de agua, y mayor esclerificación en comparación con las plantas de la ladera de exposición polar (Giliberto y Estay, 1978). En la vegetación de ambas laderas se establecieron distintos puntos de muestreo, como se describe a continuación.



**Figura 2:** Sitios de estudio representativos de las comunidades vegetales que se desarrollan en el PNRC. a) la ladera de exposición ecuatorial, y b) la ladera de exposición polar.

En cada uno de los 8 sitios de estudio (4 sitios por ladera), se establecieron 4 transectos permanentes de 6 x 30 m (total transectos = 32), en los que se realizaron muestreos sistemáticos para identificar interacciones planta-insecto herbívoro (constructor y no-constructor) y también a los herbívoros constructores y sus refugios foliares para

caracterizar el comportamiento de construcción y el posible rol como proveedores de hábitat.

### **2.3. Registro de las interacciones planta-herbívoro**

Durante un período de 5 meses (septiembre de 2019 a enero de 2020) se realizaron diez muestreos quincenales de la comunidad de insectos herbívoros constructores de refugios (HC), y de vida libre (H), así como de sus plantas hospederas asociadas. En cada uno de los transectos, y por un periodo de 20 minutos, las hojas y tallos de árboles y arbustos (excluyéndose hierbas y lianas) mayores de 0,5 m, fueron examinados en busca de insectos herbívoros constructores y no-constructores de refugios foliares. En esta investigación los herbívoros no-constructores (en adelante, llamados herbívoros de vida libre), son aquellos insectos herbívoros que no presentan el comportamiento de construir refugios con las hojas de sus hospederos, sino que las consumen forrajeando libremente sobre la superficie foliar. Por su parte, los herbívoros constructores de refugios foliares son aquellos herbívoros que en su fase larvaria modifican el tejido foliar de sus hospederos creando refugios que habitan durante su desarrollo.

Con el propósito de evitar el registro de interacciones planta-herbívoro falsas, únicamente se registraron aquellos insectos que se encontraron alimentándose del tejido foliar de la planta donde fue hallado y posteriormente confirmado en laboratorio. Para el registro de datos solo se incluyeron insectos folívoros masticadores (excluyendo, florívoros, agallas, chupadores de savia y minadores de hojas).

En cada uno de los transectos de los 8 sitios, se cuantificó el número de individuos de las distintas morfoespecies de herbívoros constructores y de vida libre que se identificó en cada planta, y se llevó a cabo un registro fotográfico de los insectos.

Todos los herbívoros encontrados en estado larval fueron transportados al laboratorio, donde se dispusieron en cámaras de cría (recipientes cerrados de plástico transparente con capacidad de 600 ml) (Figura 3), donde continuamente fueron alimentadas con las mismas plantas donde fueron encontradas en terreno. Las larvas de las distintas morfoespecies se mantuvieron a una temperatura ambiente de aproximadamente 23 °C y con un fotoperíodo de 12:12 L:O. La limpieza y alimentación de las larvas se llevó a cabo cada 72 h, hasta que estas completaron todo su desarrollo larval. Una vez emergidos los individuos adultos, estos se sacrificaron en cámaras letales de acetato de etilo y fueron montados para posteriormente identificarse al nivel taxonómico más fino posible. Las especies de plantas hospederas también se colectaron y preservaron para identificarlas taxonómicamente.



**Figura 3:** Cámaras de cría de los estadios larvales de las distintas especies de insectos herbívoros encontrados en el PNRC.

## **2.4. Análisis de datos**

### **2.4.1. Estructura y composición de la comunidad de herbívoros**

Para estudiar la variación espacio-temporal de la abundancia y riqueza de insectos herbívoros del PNRC se construyeron dos tipos de bases de datos distintas: i) variación espacial, que incluyó la abundancia y riqueza total de herbívoros registrados durante los 5 meses de muestreo en los 4 sitios de la ladera de exposición ecuatorial y polar (n=8) y ii) variación temporal, que integró la abundancia y riqueza total mensual (n=5) de herbívoros registrados en los 8 sitios de estudio (sin diferencias entre laderas). Debido a la baja abundancia y riqueza de herbívoros registrada en los muestreos quincenales, los 10 muestreos quincenales se contrajeron en 5 puntos mensuales de muestreo.

Para examinar diferencias significativas en abundancia y riqueza de insectos herbívoros entre los distintos meses de muestreo se realizó una prueba de muestras pareadas no paramétrica (prueba de Wilcoxon) utilizando el software R (versión 4.0.2).

Por otro lado, para conocer la similitud y el recambio espacio-temporal de la composición de especies de herbívoros, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS). Para conocer el recambio espacial de especies de herbívoros, se utilizó la abundancia total de los herbívoros registrados en cada uno de los 8 sitios de estudio durante los 10 muestreos quincenales. Para el recambio temporal, se trabajó con la abundancia total de herbívoros registrados en los 10 muestreos quincenales en los 8 sitios de muestreo.

El NMDS es una técnica de ordenación multivariada no métrica que utiliza los rangos de los valores de una matriz de similitud para representar las relaciones entre un conjunto de objetos en función de distintas variables en un espacio de pocas dimensiones, de forma que se puedan visualizar e interpretar (Palacio y col., 2020). En la ordenación NMDS, la proximidad entre los objetos (en este caso, sitios y meses de muestreo) indica su similitud, por ende, los sitios más cercanos entre sí en el plano euclidiano son similares en la estructura y composición de especies. Por el contrario, los objetos (sitios y meses de muestreo) que están alejados entre sí, difieren en la composición de especies.

Se utilizó la distancia matricial de Bray-Curtis ya que es una medida robusta de distancia ecológica para los datos de abundancia de especies (Faith y col, 1987), a causa de que utiliza las distancias absolutas, por lo que, las especies raras y poco frecuente tienen pesos relativamente similares a las más comunes. En el NMDS, la función de tensión o estrés

(valores entre 0 y 1) indica que tan bien reflejan las distancias en la configuración de ordenación con respecto a las distancias de la matriz original. La representación de los objetos en el espacio es perfecta con un stress igual a 0 y nula con un stress de 1. Por lo general, valores de stress menores a 0,1 indican que la solución obtenida es una buena representación de los objetos en el espacio reducido. Para llevar a cabo este método se implementaron 500 iteraciones para obtener el valor de tensión más bajo posible. El análisis se ejecutó a través del paquete *vegan* disponible para el software R (versión 4.0.2).

#### **2.4.2 Análisis de diversidad de herbívoros**

Se calcularon índices de biodiversidad de la comunidad de herbívoros categorizada en tres niveles espaciales: i) ladera de exposición ecuatorial (LECU); ii) ladera de exposición polar (LPOL); y iii) global (ambas laderas en conjunto). Para los análisis a nivel ladera (i,ii), se consideró la abundancia y riqueza total de herbívoros registrados en los 5 meses de muestreo de una determinada ladera. Por otro lado, el análisis global, se consideró la abundancia y riqueza total de herbívoros registrada en ambas laderas (y sus respectivos sitios que las componen) y todos los meses muestreados.

Índice de Shannon ( $H'$ ): parámetro que refleja la heterogeneidad de una comunidad sobre la base de dos factores, el número de especies presentes y su abundancia relativa. Conceptualmente es una medida del grado de incertidumbre asociada a la selección aleatoria de un individuo en la comunidad (Pla, 2006). Valores inferiores a 2 se consideran bajos en diversidad y superiores a 3 son altos en diversidad de especies.

Índice de Simpson (D): Corresponde a un índice de dominancia, y representa la probabilidad de que dos individuos, dentro de un hábitat, seleccionados al azar, pertenezcan a la misma especie (Moreno, 2000). El intervalo de valores va de 0 a 1, donde valores cercanos a 1 manifiestan una mayor probabilidad de dominancia de una especie, mientras que valores más cercanos a 0, podrían indicar una mayor diversidad del hábitat.

### **2.4.3. Análisis de redes**

Los registros de las interacciones planta-herbívoro del PNRC se representaron como matrices de interacciones cuantitativas, en donde las filas representaron especies de plantas hospederas, las columnas especies de herbívoros y los valores de cada celda indicaron la frecuencia de una determinada interacción planta-herbívoro. De esta manera, se construyó una matriz global que integró la suma de todos los registros obtenidos durante todos los 10 muestreos (5 meses) de los 8 sitios estudiados. Posteriormente, con esta matriz global, se calcularon índices a nivel red, es decir, parámetros que describen las características estructurales generales de la red de interacciones, por lo tanto, abarcan las especies de la comunidad del nivel trófico inferior (plantas) y superior (herbívoros) (Martínez-Falcon y col., 2019; Dormann y col., 2020). También se calcularon índices a nivel especie, los cuales, permiten describir específicamente a sus participantes, es decir, a un nodo (especie) de un determinado nivel trófico (Dormann y col., 2020)

Los parámetros calculados a nivel red de interacciones fueron la conectancia, la superposición de nicho, la equidad de interacción y modularidad cuantitativa. La conectancia indica la fracción de interacciones registradas, en relación con el número total



de interacciones posibles (Dunne, 2002), siendo un indicador de cuan densamente conectada (o saturada) es la red de interacciones estudiada. La superposición de nicho (NO) es la similitud promedio en los patrones de interacciones entre especies del mismo nivel trófico, calculada por el índice de Horn y donde el 0 indica diferenciación total del uso de nichos, y valores cercanos a 1 indican una superposición perfecta de nichos. La equidad de interacción (EI) (o uniformidad de la interacción) cuantifica cuán uniforme es la distribución de las interacciones entre las especies en la red. Este parámetro se calcula de manera similar al índice de uniformidad de Shannon, pero no toma en cuenta la ausencia de interacciones. Sus valores que van desde 0 (red no uniforme) a 1 (red uniforme). Una red no uniforme es aquella con una alta asimetría en la distribución de las frecuencias de interacción (Tylianakis y col., 2007). La modularidad cuantitativa ( $Q$ ) (Dormann y Strauss, 2014) indica en qué medida las interacciones de las especies en la red están organizadas en módulos. Los módulos o compartimentos representan grupos de especies que interactúan más frecuente entre ellas, que con las especies de otros módulos (Olesen, 2007; Dormann y Strauss, 2014), es decir especies de herbívoros que hospedan diferentes subconjuntos de plantas. Este parámetro se calculó con el algoritmo *QuanBiMo* (Dormann y Strauss, 2014). Dicho algoritmo permite calcular específicamente las interacciones de los módulos en redes bipartitas ponderadas, basándose en una representación jerárquica de los pesos de los enlaces de especies y la asignación óptima a los módulos (Dormann y Strauss, 2014). Los valores de  $Q$  varían de 0 a 1, donde los valores cercanos a 1 indican una alta modularidad en los patrones de interacción de la red bipartita. Sin embargo, dado que el valor absoluto de  $Q$  depende del tamaño de la red, el número de interacciones y la intensidad de muestreo (Dormann y Strauss, 2014), se utilizó

una comparación con modelos nulos (diferencia con respecto al azar) (Vázquez y Aizen 2003; Dormann y col. 2009) en 100 aleatorizaciones de matrices para evaluar la significancia de Q. El valor de Q de cada matriz se transformó en un z-score, es decir, se estandarizaron puntuaciones de Q a z: ZQ (que representan el número de desviaciones estándar que un registro de interacción está por encima de la media de 100 redes aleatorias). Valores  $zQ \geq 2$  se consideran significativamente modulares (Dormann y Strauss, 2014).

Todos los índices mencionados anteriormente fueron calculados a través del paquete *bipartite* (Dormann y col. 2020) y el software R (versión 4.0.2).

El parámetro calculado a nivel especie fue la intensidad específica (*species strength*). Este descriptor es una extensión cuantitativa del grado, es decir el número total de interacciones por especie (Dormann y col., 2011). Dicho parámetro se calculó exclusivamente para el nivel trófico inferior (plantas hospederas), con la finalidad de conocer la importancia trófica que una determinada especie de planta posee para el ensamble de insectos herbívoros de la red (Bascompte y col., 2006, Vázquez y col., 2007, Dorman y col., 2009). Este índice se calculó como la suma de los valores de la fuerza de la interacción (*interaction strength*) de esa planta sobre todos los herbívoros que conforman la red (Bascompte y col., 2006). La fuerza de interacción se calculó a partir del número de registros de interacción trófica entre planta y herbívoro, dividido por la suma de los eventos de alimentación registrados para ambas especies. Las especies hospederas con valores altos de intensidad específica, son las más relevantes (desde el punto de vista trófico) para el ensamble de herbívoros que integran la red antagónica.

## **2.5. Registro de refugios foliares y sus constructores**

En los mismos sitios, transectos y plantas donde se llevó a cabo el registro de las interacciones planta-herbívoro se examinó minuciosamente la presencia de refugios foliares construidos por insectos herbívoros. Una vez identificada la presencia de un refugio foliar en una determinada especie hospedera, este se revisó cuidadosamente con el fin de confirmar la presencia del insecto herbívoro constructor en su interior. Se descartaron los refugios foliares construidos por artrópodos no herbívoros (arañas u hormigas). Posteriormente, cada uno de los refugios foliares, y su herbívoro constructor al interior, fueron marcados y enjaulados en terreno con una bolsa de tul transparente (Figura 4), para facilitar la captura del herbívoro adulto al momento de emerger y abandonar su refugio foliar.



**Figura 4:** Exclusión de herbívoros constructores y sus refugios foliares en uno de los sitios estudiados en la ladera de exposición ecuatorial del PNRC.

## **2.6. Provisión de refugio a ocupantes secundarios**

Una vez emergido el herbívoro adulto de los refugios identificados anteriormente (Figura 4), este fue capturado para su posterior identificación taxonómica. Las bolsas de tul se removieron de la porción de la planta donde se encontraba el refugio foliar y su herbívoro constructor, de tal manera que el acceso al refugio esté disponible para la comunidad de artrópodos. Cada 15 días se revisaron los refugios foliares abandonados, previamente marcados, y mediante aspiradores entomológicos y otras técnicas que no estropearon la arquitectura del refugio, se colectaron todos los artrópodos (excluyéndose micro artrópodos) que los estuviesen ocupando secundariamente. Las muestras de los refugios foliares se preservaron en alcohol al 70 % para su posterior identificación taxonómica.

## **2.7. Comportamiento de construcción: la oruga del litre**

Para caracterizar el comportamiento de construcción y la arquitectura de los refugios foliares se eligió la interacción que establece el herbívoro constructor *Oecophoridae* sp1 con el árbol *Lithraea caustica* (litre) en el PNRC. De acuerdo con registros preliminares de esta investigación, la oruga del litre (*Oecophoridae* sp1) se alimenta exclusivamente de hojas de litre, con las que construye refugios foliares donde completa su desarrollo larval. La elección de esta interacción planta-herbívoro constructor se basó en dos criterios. Primero, según datos preliminares, los refugios construidos por *Oecophoridae* sp1 sobre litre fueron los más abundantes en todos los sitios de muestreo. En segundo lugar, *Lithraea caustica* es un árbol representativo y común en las distintas asociaciones vegetales del bosque esclerófilo del PNRC. Todo lo anterior, permitió estudiar esta interacción planta-constructor en los distintos ambientes del área estudiada.

Para caracterizar el comportamiento de construcción del refugio se realizó un seguimiento a aproximadamente 55 refugios activos y cada 15 días desde noviembre del 2019 a enero del 2020 se registraron los siguientes atributos de los refugios foliares abandonados por *Oecophoridae* sp1: i) número de hojas involucradas en la construcción del refugio; ii) talla del refugio, la cual se obtuvo midiendo el largo y el ancho del refugio foliar., iii) características de las estructuras internas (presencia de redes de seda, excrementos, etc).

Además, varios refugios foliares encontrados fuera de los transectos de muestreo fueron extraídos de las plantas para examinarlos detalladamente e ilustrar el proceso detrás de su construcción.

La oruga del litre *Oecophoridae* sp1 pertenece a la familia *Oecophoridae* (Lepidoptera: Gelechioidea) (Figura 5 a), y los integrantes de este grupo muestran una amplia distribución mundial (Beéche, 2017). Datos preliminares indican que el desarrollo larval de esta polilla dura aproximadamente 3 meses (septiembre-noviembre 2019) en condiciones de laboratorio. Por otro lado, los machos de este grupo se caracterizan por presentar el gnathos fusionado lateralmente al tegumen, sin articulación y cubierto dorsalmente por espínulas o dientes (Urta, 2018). En Chile, la familia *Oecophoridae* está representada por 77 especies descritas y distribuidas entre las regiones de Coquimbo y Los Lagos, principalmente en zonas con vegetación natural (Urta y col., 2020). Además, *Oecophoridae* es una de las familias de microlepidópteros conocidas comúnmente por ser constructoras de refugios foliares (Cappuccino, 1993). Las larvas de esta polilla raspan y consumen la epidermis adaxial y los tejidos del mesófilo del haz de la hoja del litre, dejando intactas las capas del mesófilo y epidermis inferior (Magalhães y col. 2012) (Figura 5 b).



**Figura 5:** Fotografías que presenta a los actores del sistema de estudio, *Lithraea caustica* (litre) y la oruga del litre (*Oecophoridae* sp1) y su refugio. a) Estadio temprano de la oruga del litre alimentándose (raspando) el tejido foliar del litre; b) refugio foliar construido y habitado por la oruga del litre en el PNRC.

El hospedero de la oruga del litre, *Lithraea caustica* (Mol.) Hook. et Arn., (litre) (Figura 6 b) es un árbol siempreverde endémico de Chile, perteneciente a la familia Anacardiaceae que puede alcanzar hasta 6 metros de altura. Esta especie presenta hojas perennes, simples, coriáceas y con marcado contraste entre la nervadura amarilla y la lámina verde de su hoja. *Lithraea caustica* es una especie dioica, con flores pequeñas amarillas y pentámeras. Su fruto consiste en una drupa lenticular (Niemeyer y col, 2002). El litre se distribuye entre las provincias de Coquimbo y del Biobío en Chile, desde el nivel del mar hasta los 1.500 m s.n.m. Esta especie es común en los bosques y matorrales esclerófilos de Chile mediterráneo y se encuentra con frecuencia asociado a quillay (*Quillaja saponaria*) y peumo (*Cryptocarya alba*) en los ambientes cálidos y húmedos de la zona mediterránea (Donoso, 1982). Algunas asociaciones tróficas entre el litre e insectos herbívoros ya han sido descritas. Principalmente se ha registrado interacciones con coleópteros fitófagos (Briones y Jerez, 2004), como, por ejemplo, coleópteros del género *Procalus* (Grez, 1988), y también lepidópteros minadores de hojas (Mundaca y col., 2013).

Finalmente, dadas las restricciones generadas por la actual pandemia del SARS-CoV-2, y la consecuente imposibilidad de reunirse con especialistas, parte de los insectos herbívoros, así como de otros artrópodos y plantas, están en proceso de ser identificados a un nivel de resolución taxonómica más fina.

### III. RESULTADOS

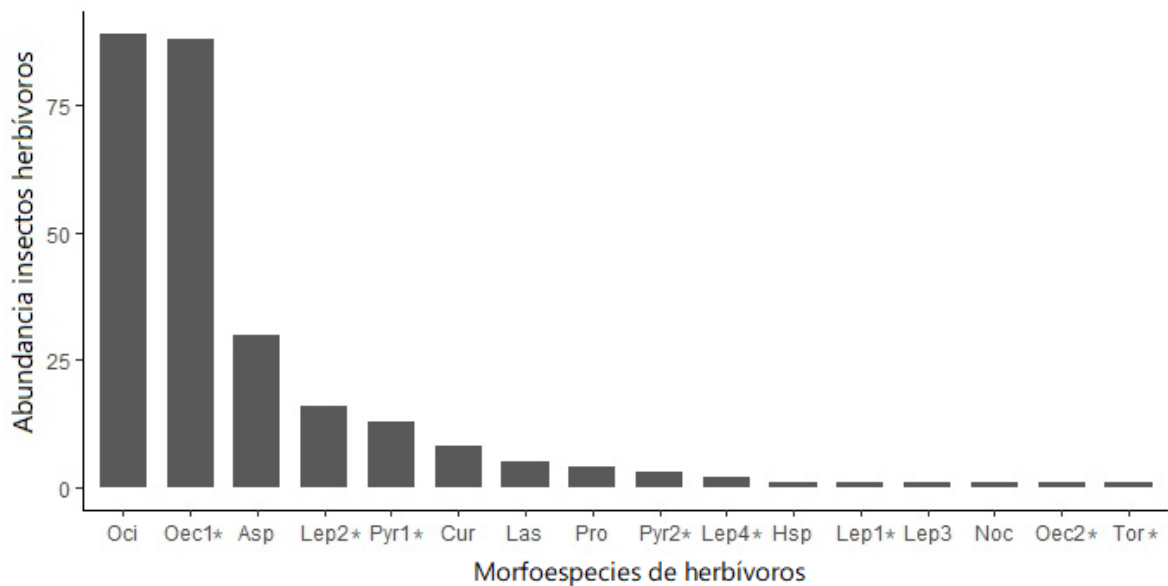
#### 3.1. Abundancia, riqueza y diversidad global de la comunidad de herbívoros

##### 3.1.1. Abundancia

Durante los 5 meses de muestreos se registraron un total 264 individuos pertenecientes a 16 morfoespecies de insectos herbívoros asociados tróficamente con un total de 9 especies de árboles y arbustos nativos del bosque esclerófilo (Anexo 2). El 95,5% (n= 252) de los individuos herbívoros correspondieron al orden Lepidóptera (14 morfoespecies) y el restante 4,55% (n=12) al orden Coleóptera. Por otro lado, 52,6% (n= 139) del total de individuos registrados correspondieron a insectos herbívoros de vida libre y el 47,3% restante (n =125) herbívoros constructores de refugios foliares.

De acuerdo con la Figura 6, el lepidóptero de vida libre *Ormiscodes cinnamomea* (Oci) (n=89) (Figura 7), y la polilla constructora de refugios Oecophoridae sp1 (Oec1) (n=88), son los herbívoros dominantes en términos de su abundancia sobre el hospedero *Colliguaja odorífera* y *Lithraea caustica* respectivamente, ambas conformando el 67% del total de los individuos registrados. El 33% de los individuos restante se distribuyó en 14 distintas morfoespecies sobre 6 hospederos y representaron menos de la mitad de los individuos que las especies dominantes.





**Figura 6:** Abundancia total de las distintas especies de insectos herbívoros registrados PNRC sobre sus distintas plantas hospederas. Los hospederos de cada herbívoro corresponde a: Oci y Tor\* -*Colliguaja odorífera*, Oec1\*, Oec2\*, Pro, Oci -*Lithraea caustica*, Asp - Hsp *Cryptocarya alba*, Lep2\* y Lep3 - P8, Pyr1\* - *Quillaja saponaria*, Cur y Las - *Baccharis sp*, Pyr2\* - *Luma chequen*, Lep4\* - P9, Lep1\* y Noc - *Kanegeckia oblonga*. Los asteriscos (\*) indica las especies constructoras de refugios foliares. La lista con los nombres de cada herbívoro se encuentra en Anexo 2.

### 3.1.2. Riqueza

En cuanto a la riqueza específica, el 50% del total de morfoespecies documentadas (n = 8) correspondieron a herbívoros de vida libre, y el otro 50% a herbívoros constructores de refugios foliares (n= 8). Todos los herbívoros constructores de refugios foliares pertenecieron exclusivamente a estados inmaduros del orden Lepidóptera (orugas).



**Figura 7:** Larva de *Ormiscoles cinamonnea* registrada en el PNRC.

Por otra parte, durante los 5 meses muestreados se documentó una importante cantidad de especies raras de herbívoros (Figura 7), es decir, especies cuya presencia cuenta con solo un individuo en los datos muestrales (Jiménez-Valverde, 2000). Del total de 16 morfoespecies encontradas, 6 de estas (37,5%) se presentaron en la categoría de raras: Lepidoptera sp1 (Lep1), Tortricidae sp (Tor), Noctuidae sp (Noc), *Hylesia sp* (Hsp), Lasiocampidae sp (Las), Oecophoridae sp2 (Oec2).

### **3.1.3. Diversidad de herbívoros**

Los índices de diversidad calculados a nivel global, exponen una comunidad de insectos herbívoros poco diversa ( $H=1,75$ ), con especies altamente dominantes ( $S=0,75$ ) (Tabla 1). Dichas especies dominantes corresponden a Oecophoridae sp1(Oec1) y *Ormiscoles cinammonea* (Oci) (Figura 7).

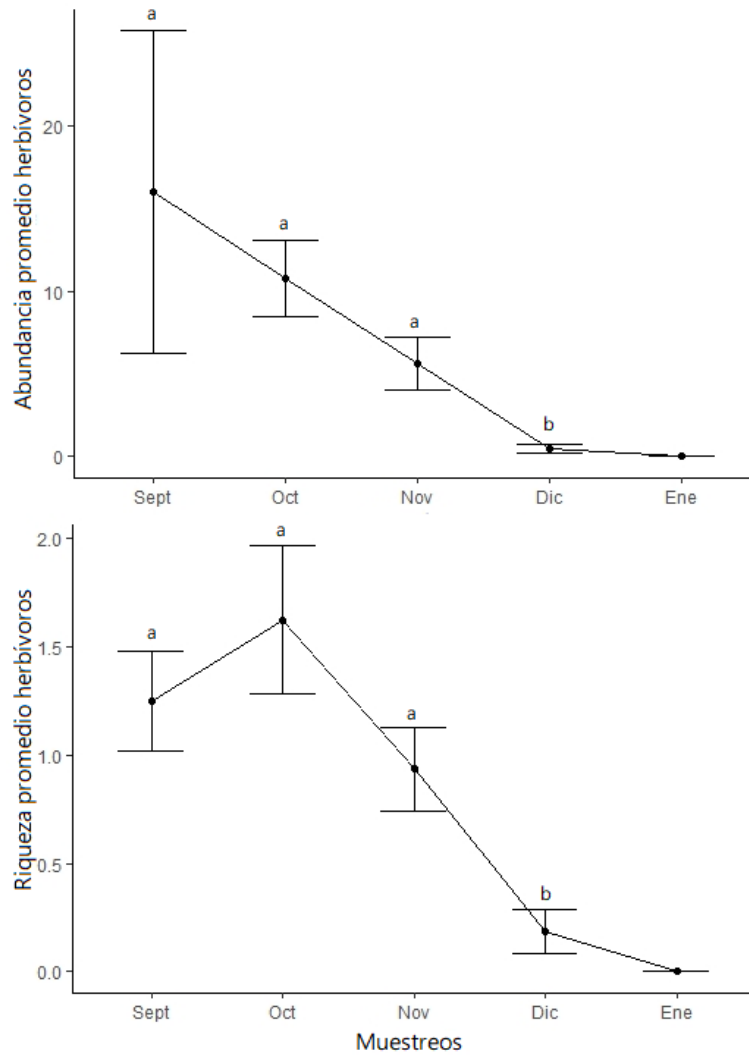
Con respecto a las distintas laderas estudiadas, la diversidad de insectos herbívoros ( $H_{polar} = 1,441$  ;  $H_{ecuatorial} = 1,443$ ) así como la dominancia ( $D_{polar} = 0,671$  ;

Decuatorial = 0,631) (Tabla 1) tendieron a ser similares. Ambas fueron poco diversas y con presencia de especies dominantes.

Tabla 1 : Índices de diversidad de la comunidad de herbívoros en tres escalas espaciales: i) ladera de exposición polar (Polar); ii) la ladera de exposición ecuatorial (Ecuatorial) y ambas laderas en su conjunto (Global). S= riqueza de especies, H= índice de Shannon, D= índice de Simpson.

	Riqueza	Shannon(H)	Simpson(D)
Global	16	1.757	0.754
Polar	10	1.441	0.671
Ecuatorial	10	1.443	0.631

### 3.2. Variación espacio temporal de la abundancia, riqueza y diversidad de la comunidad de herbívoros

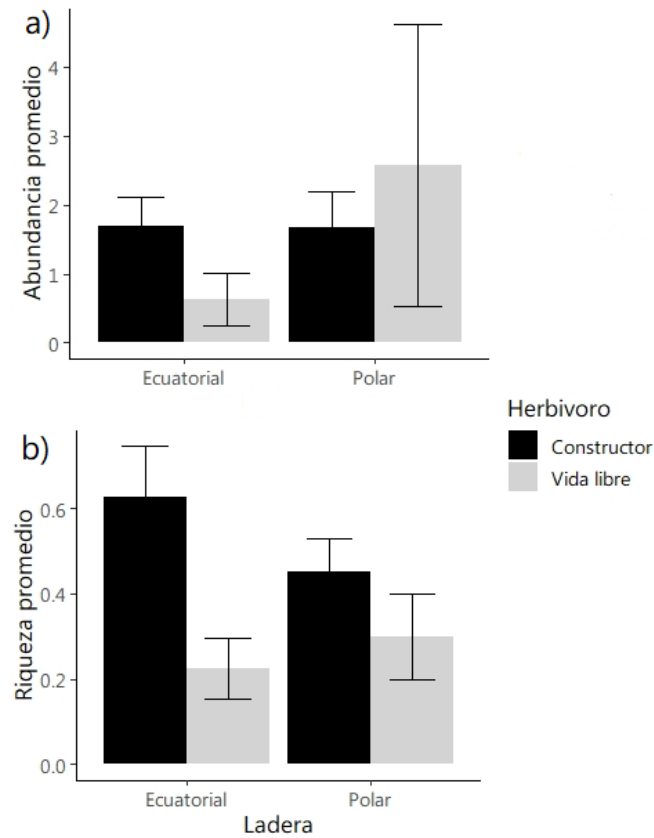


**Figura 8:** Variación temporal de la abundancia (a) y riqueza promedio (b) de insectos herbívoros (constructores y de vida libre) del PNRC. El valor de cada muestreo representa el promedio de los ocho sitios estudiados de septiembre de 2020 a enero 2021. Letras diferentes entre muestreos representan diferencias significativas (Wilcoxon ( $p=0,05$ )).

En general, la abundancia promedio de herbívoros en los 3 primeros meses de muestreo (sept-nov) no difirieron significativamente entre ellos (p-valor, sept-oct = 0,49); sept-nov = 0,52; oct-nov=0,11) y mostraron valores más altos en comparación con la abundancia promedio de diciembre (dic) (p-valor, sept-dic = 0,001, oct-dic= 0,009, nov-dic=0,003). En el mes de enero (ene) no se registraron insectos herbívoros consumiendo plantas en los sitios estudiados (Figura 8 a).

La riqueza promedio de herbívoros de los 3 primeros meses (sept-oct-nov) no mostró diferencias significativas (p-valor, sept-oct=0,45; sept-nov=0,83; oct-nov=0,59), sin embargo, fueron significativamente mayores, en comparación con el mes de diciembre (p-valor, sept-dic=0,002, oct-dic= 0,009, nov-dic=0,007). No se registraron nuevos registros de morfoespecies para los muestreos de enero (Figura 8 b)

Específicamente, se observó que la abundancia y riqueza de los herbívoros constructores de refugios foliares no variaron significativamente durante los primeros 3 meses de muestreo, pero si se observaron diferencias significativas entre los primeros 3 meses de muestreo y el mes de diciembre (dic) (p-valor abundancia, sept-dic=0,002, oct-dic= 0,003, nov-dic=0,007) (p-valor riqueza, sept-dic=0,002, oct-dic= 0,01, nov-dic=0,03) (Anexo 3). Tampoco se observaron herbívoros constructores de refugios en los muestreos de enero.



**Figura 9:** Variación espacial de la abundancia (a) y riqueza promedio (b) de insectos herbívoros del PNRC. Las barras negras representan insectos herbívoros constructores y de barra grises, herbívoros de vida libre. Ecuatorial = ladera de exposición ecuatorial (n= 4 sitios); Polar = ladera de exposición ecuatorial (n= 4 sitios). La línea negra corresponde al segmento que indica el error estándar de la media.

Dado el bajo tamaño de muestreo para encontrar diferencias significativas de abundancia y riqueza de insectos herbívoros entre las distintas laderas de exposición solar, es que la Figura 9 solo pretende dar a conocer el patrón general o tendencia de abundancia y riqueza de herbívoros.

En general, la abundancia y riqueza promedio de herbívoros constructores tendió a ser mayor en la ladera de exposición ecuatorial, en comparación con la ladera de exposición

polar (Figura 9), sin embargo, en términos de abundancia de herbívoros constructores parece no existir diferencia entre ambos ambientes (Figura 9 a). Por el contrario, la abundancia de herbívoros de vida libre en la ladera de exposición polar tendió a ser mayor que la registrada en la ladera de exposición ecuatorial, observándose una gran variación en la abundancia de los insectos de vida libre en los cuatro sitios pertenecientes a la ladera de exposición polar (Figura 9 a).

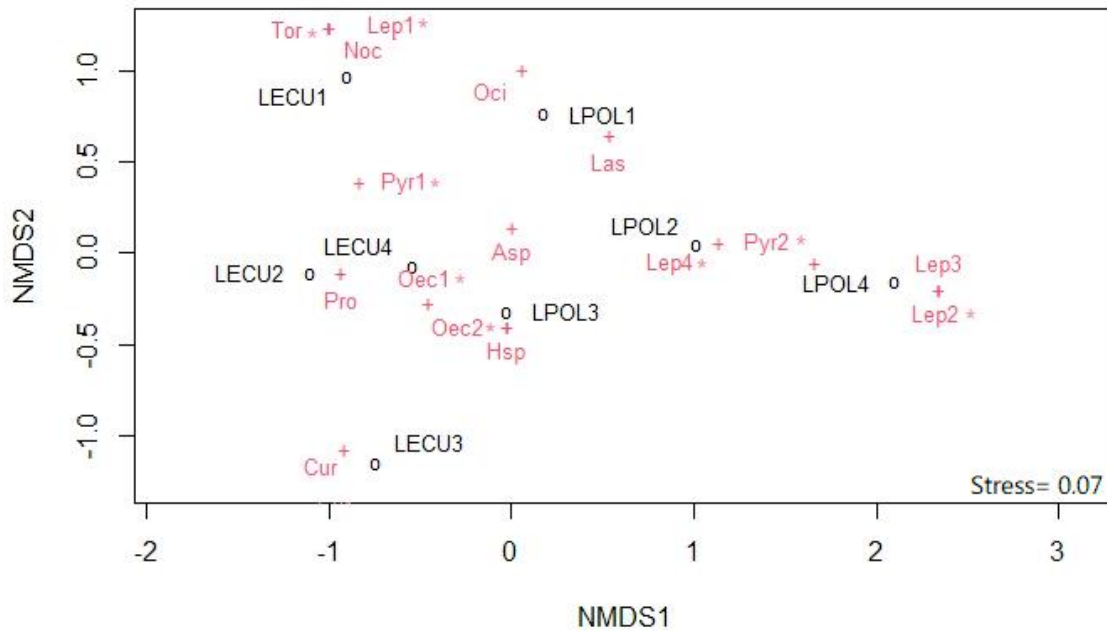
Por otro lado, en ambas laderas, la riqueza de herbívoros constructores tendió a ser mayor en comparación a los de vida libre. Por su parte, en la ladera de exposición polar la riqueza de herbívoros de vida libre tendió a mostrar valores promedio similares (Figura 9 b).

### **3. 3 Recambio de la comunidad de insectos herbívoros (constructores y no constructores)**

#### **3.3.1 Recambio entre laderas**

Los resultados mostraron un fuerte recambio de las especies de herbívoros entre laderas, y en menor grado (aunque evidente) entre los sitios de un mismo hábitat (ladera) (Figura 10). En la diagonal superior del NMDS se puede apreciar un primer subgrupo integrado por los sitios de la ladera de exposición ecuatorial (LECU). Por otro lado, en la diagonal inferior se define un segundo subgrupo integrado por a los sitios de la ladera de exposición polar (LPOL). En general, los sitios de la ladera con exposición ecuatorial (LECU) poseen una mayor similitud en las especies de que comparten, en comparación con los sitios correspondientes a la ladera con exposición polar (LPOL) (Figura 10).

De esta manera, se puede observar (de izquierda a derecha) un reemplazo espacial de especies de herbívoros desde los sitios pertenecientes a la ladera de exposición ecuatorial (LECU) hacia los sitios de la ladera de exposición polar (LPOL).



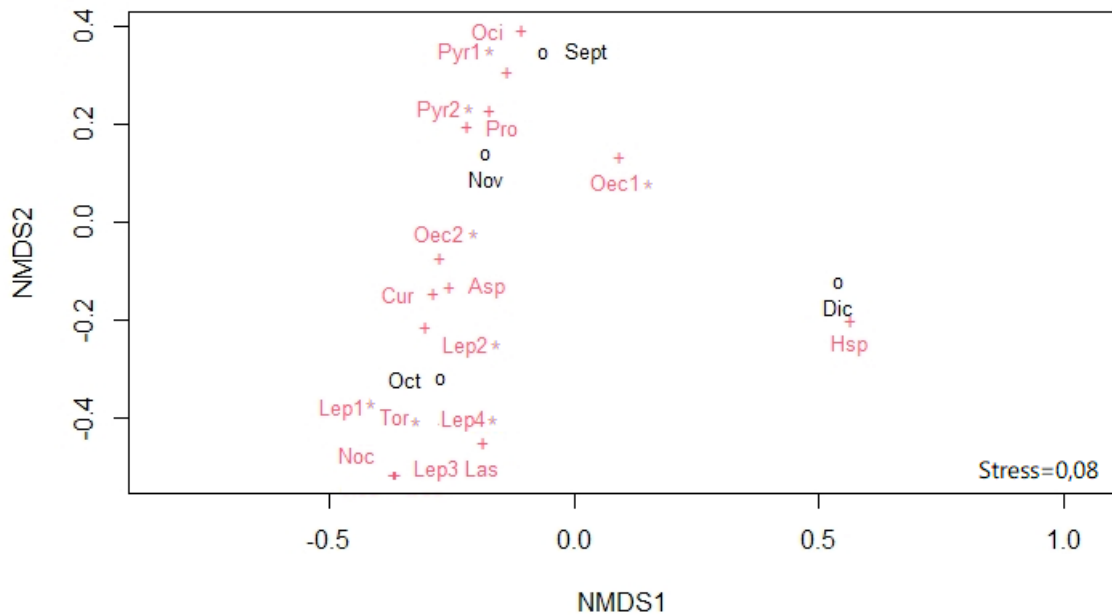
**Figura 10:** Escalamiento multidimensional no métrico de los sitios de estudio (n=8) en relación con las especies de insectos herbívoros que los componen. Signos  $\circ$  representan sitios de muestreo, donde LECU1-LEC4 = sitios en ladera con exposición ecuatorial; LPOL1-LPOL2 = sitios en ladera con exposición polar. Signos + indican las especies sobre las cuales se llevó a cabo la ordenación espacial. Signo \* corresponde a las especies constructoras de refugios foliares. El análisis integró la suma de los 10 muestreos temporales. El código de los insectos herbívoros se puede observar en Anexo 2.

Por otro lado, la composición de herbívoros constructoras y de vida libre entre laderas está bien diferenciada, presentándose una mayor cantidad de especies constructoras en los distintos sitios de la ladera de exposición ecuatorial (LECU). La ladera de exposición polar



mantuvo un mayor número de especies exclusivas y de vida libre, sobresaliendo LPOL4 como el sitio con la más alta disimilitud faunística en todos los sitios estudiados. La composición faunística de LPOL3 mostró una importante similitud con los sitios de la ladera de exposición ecuatorial, especialmente con LECU4 (Figura 10).

### 3.3.2 Recambio temporal



**Figura 11:** Escalamiento multidimensional no métrico de los muestreos temporales (n=4) en relación con la composición de insectos herbívoros que los componen. Signos  $\circ$  representan fechas de muestreo, donde Sept = 11/09/19 y 25/09/19, Oct = 9/10/19 y 30/10/19, Nov = 13/11/19 y 7/11/19, Dic= 12/12/19 y 23/12/19. Signos + indican las especies sobre las cuales se llevó a cabo la ordenación espacial. Signos \* corresponde a las especies constructoras de refugios foliares. El análisis integró la suma de los 10 muestreos temporales. El código de los insectos herbívoros se puede observar en Anexo 2.

El análisis de ordenación (NMDS) mostró claras diferencias en la composición temporal de los insectos herbívoros (constructores y de vida libre) del PNRC (Figura 11). Así mismo, se determinó un fuerte reemplazo temporal de herbívoros entre los meses que conforman la primavera (sept-oct-nov) y entre el mes de diciembre (inicios de verano) y los muestreos de septiembre, octubre y noviembre (primavera).

En general mediante la ordenación se pudo observar la conformación de tres diferentes subgrupos de especies de herbívoros. El primer subgrupo estuvo definido por las especies de herbívoros registradas en los meses de septiembre (sept) y noviembre (nov). Por su parte, el segundo subgrupo de especies estuvo definido por el mes de octubre (oct), el cual estuvo integrado por una gran cantidad de especies constructoras y de vida libre exclusivas en contraste con los demás muestreos.

Cabe destacar que especies constructoras de refugios foliares solo se registraron de septiembre a noviembre (primavera), siendo el mes de diciembre (finales de primavera e inicios de verano) donde no se detectaron más especies constructoras. El mes de diciembre (dic) estuvo conformado principalmente por especies exclusivas, por lo tanto, fue el periodo de muestreo más disímil, fáusticamente hablando (Figura 11).

### 3.4. Patrones de interacción planta-insecto herbívoro

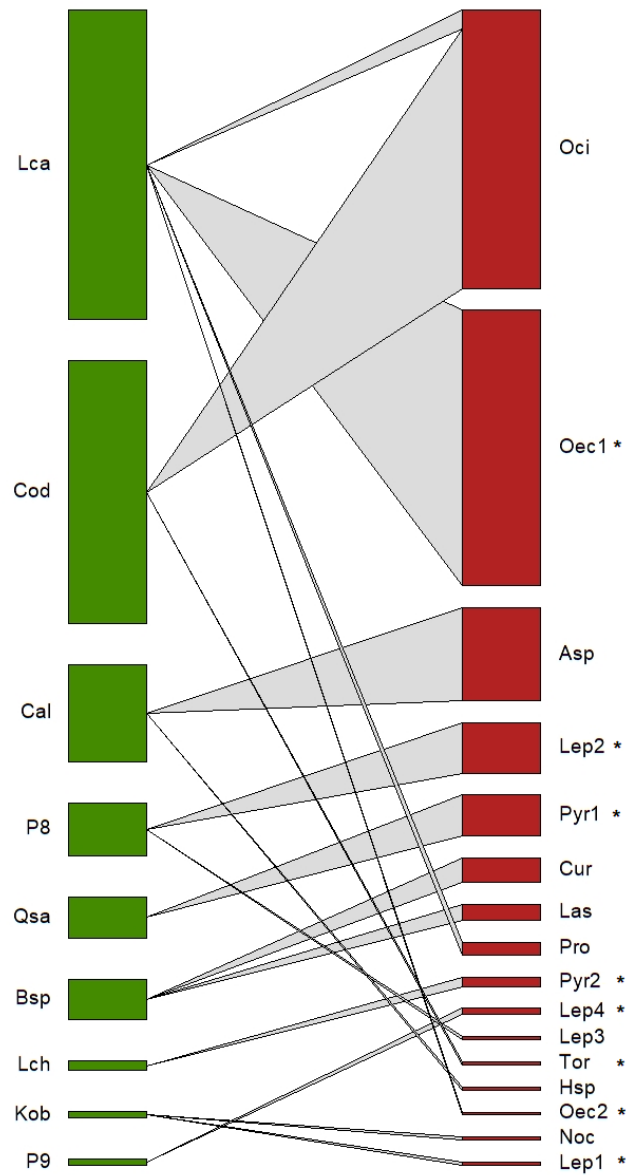
#### 3.4.1 Nivel red

La red de interacciones estuvo compuesta por 16 especies de insectos herbívoros y 9 especies de plantas hospederas registradas en el PNRC (Figura 12). En la red bipartita global se puede observar que el 94% de los herbívoros se alimentan exclusivamente de 1 especie hospedera. El 6% restante estuvo compuesto excepcionalmente por el herbívoro de vida libre *Ormiscodes cinammonia* (Oci) que se alimentó de dos especies de árboles: *Lithraea caustica* (Lca) y *Colliguaja odorifera* (Cod) (Figura 12).

Dos especies hospederas, *Lithraea caustica* (Lca) y *Colliguaja odorifera* (Cod), concentraron el 71,2 % del total de herbívoros documentados. Específicamente, *L. caustica* y *C. odorifera* hospedaron al 37,5 % (n=99) y 33,7 % (n=89), respectivamente, de todos los individuos herbívoros registrados en el área de estudio. La mayor parte de la proporción de los herbívoros hospedados por ambas plantas fueron Oecophoridae sp1 (Oec1) y *Ormiscodes cinnamomea* (Oci).

Por otra parte, *Luma chequen* (Lch), *Kageneckia oblonga* (Kob) y la morfoespecie P9, fueron las especies que se encontraron hospedando solo a un individuo.

El 33,3% de las especies hospederas interactuaron exclusivamente con herbívoros constructores, el 22,2% exclusivamente con herbívoros de vida libre, y el restante 44,4% de las plantas con ambos grupos funcionales de insectos herbívoros.



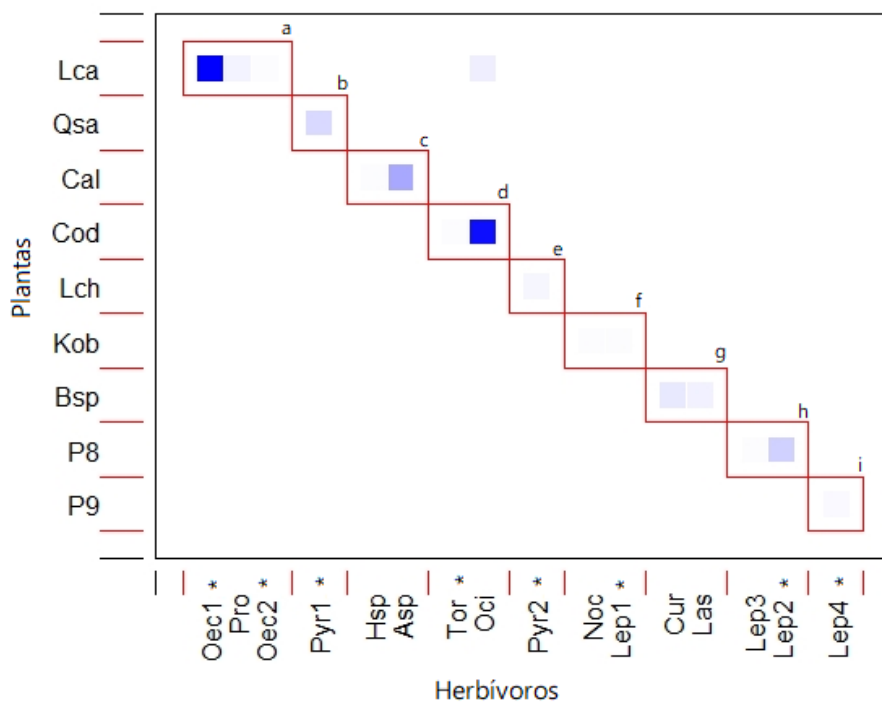
**Figura 12:** a) Red global cuantitativa de todas las interacciones planta-insecto herbívoro del bosque esclerófilo del PNRC. Los nodos de la derecha (color rojo) representan especies de insectos herbívoros, mientras que los nodos de la izquierda (color verde) especies de plantas hospederas. Los enlaces entre nodos representan interacciones tróficas planta-herbívoro. El ancho de cada nodo representa la abundancia de plantas y herbívoros, mientras que el grosor de los enlaces representa la frecuencia de una determinada interacción. La red global de interacciones se construyó en base al total de herbívoros registrados durante los 10 muestreos en los 8 sitios de estudio. Signos \* corresponde a las

especies constructoras de refugios foliares. Los códigos de las plantas y los insectos herbívoros se pueden observar en Anexo 2 .

La red global de interacciones planta-herbívoro se caracterizó por mostrar una baja conectancia ( $C= 0,11$ ), equidad de interacciones ( $EI= 0,37$ ) y superposición de nicho en el nivel trófico superior ( $NTS= 0,06$ ) (Tabla 2). El análisis de modularidad indicó que la red trófica posee un alta ( $Q=0,71$ ) y significativa modularidad ( $zQ=31,45 >2$ ) (Tabla 2), confirmando una estructura compartimentada.

**Tabla 2:** Parámetros descriptores a nivel de red global de interacción planta-herbívoro del PNRC. Conectancia (C), superposición de nicho nivel trófico inferior (NTI), nivel trófico superior (NTS), equidad de interacción (EI), modularidad cuantitativa (Q). Los valores  $zQ \geq 2$  se consideraron significativamente modulares.

Parámetros a nivel red	Red P-H
C	0,11
NTI	0,001
NTS	0,06
EI	0,37
Q	0,71
zQ	31,45



**Figura 13:** Estructura modular de la matriz de interacciones planta-herbívoro del PNRC. Los módulos (recuadros delineados en rojo e identificados con letras distintas), en su interior contienen el grupo o par de especies de plantas (filas) y herbívoros (columnas) que los integran. La intensidad del sombreado azul dentro de los módulos representa la frecuencia de la interacción de una determinada interacción de herbivoría. Los módulos fueron identificados por el algoritmo QuanBiMo. Signos \* corresponde a las especies constructoras de refugios foliares. Los códigos de las plantas y herbívoros se pueden observar en Anexo 2.

La conformación más común (55%) de los módulos consta de 1 especies de plantas y dos especies de herbívoros (módulos c, d, f, g, h, Figura 13), seguido por los módulos integrados por 1 especie de herbívoro y 1 especie de planta (33.3 %9 (módulos b, e, i, Figura 12). La conformación menos frecuente (11%) fue de 1 especie de planta hospedera *Lithraea caustica* (Lca) y 3 especies de herbívoros (módulo a, figura 13). Se observa que en todos los módulos solo existe una especie de planta involucrada tróficamente con uno o más herbívoros.

Dentro de la estructura modular, se detectaron 2 compartimentos compuestos por especies cercanamente emparentadas. En primer lugar, el módulo “a” estuvo integrado por dos especies de lepidópteros de la familia Oecophoridae (Oec 1 y 2) interactuando con *Lithraea caustica* (Lca), y en segundo lugar el módulo “c” estuvo constituido por *Hylesia sp* (Hsp) y *Automeris sp* (Asp) interactuando con *Cryptocarya alba* (Cal).

### **3.4.2 Nivel especie**

*Lithraea caustica* (Lca) fue el árbol hospedero que mostró el valor más alto de intensidad específica (*specie strenght*) (IE=3,06), es decir, corresponde a la planta con la mayor relevancia trófica para la comunidad de herbívoros. Seguida por las especies *Cryptocarya alba* (Cal), *Kageneckia oblonga* (Kob), *Baccharis sp* (Bsp), P8 (IE=2) y *Colliguaja odorifera* (Cod) (IE=1,93). Los valores más bajos de intensidad específica los obtuvieron *Quillaja saponaria* (Qsa), *Luma chequen* (Lch) y P9 (IE=1), especies hospederas de las cuales depende solo una especie de herbívoro.

### **3.5. Los herbívoros constructores de refugios foliares del PNRC**

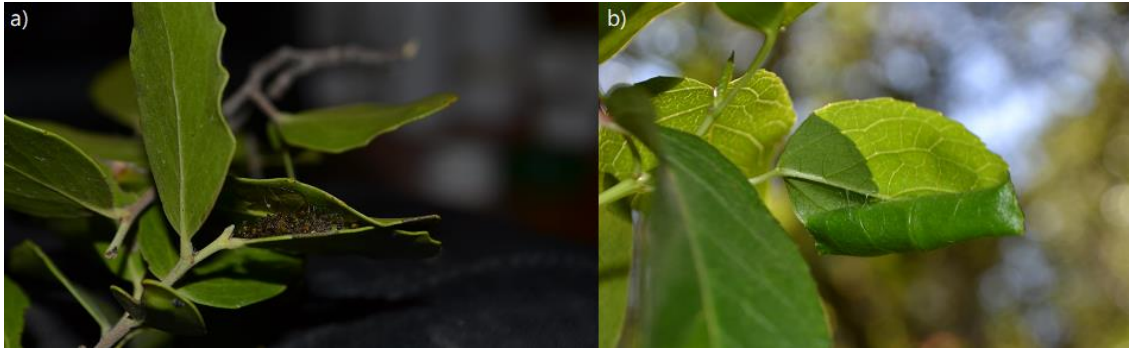
El 70 % de los refugios foliares encontrados en el PNRC correspondieron a los que construyó la larva Oecophoridae sp1 (Oec1) con el follaje de *Lithraea caustica*. Por otro lado, el 22 % de los refugios registrados fueron elaborados por los lepidópteros Pyralidae sp1 (Pyr1) y Lepidoptera sp 2 (Lep2) sobre *Quillaja saponaria* (Qsa) y la planta P8, respectivamente (Figura 16). El restante 8% de los refugios registrados, fueron construidos por morfo-especies de herbívoros poco frecuentes, como por ejemplo los refugios construidos por los lepidópteros Pyralidae sp2 (Pyr2) en *Luma chequen*, Lepidoptera sp1 (Lep1) en *Kanageckia oblonga*, Tortricidae sp (Tor) en *Colliguaja odorífera*, Lepidoptera sp4 (Lep 4) en P9 y Oecophoridae sp2 (Oec2) en *Lithraea caustica* (Figura 16).

#### **3.5.1. Tipos de refugios foliares construidos en el bosque esclerófilo**

En general, en el bosque esclerófilo se pudieron reconocer 3 tipos de refugios foliares en relación con su arquitectura: tipo “rollo”, tipo “sándwich”, tipo “complejo”. El refugio tipo rollo se originó a partir del enrollamiento de la porción de solo una hoja (Figura 14 b), comúnmente desde el ápice y fue construido por Tortricidae sp en *Colliguaja odorífera*, Lepidoptera sp1 en *Kanageckia oblonga* y Lepidoptera sp4 en P9.

El patrón arquitectónico del refugio tipo “sándwich” consiste en dos hojas unidas paralelamente con hebras de seda por los bordes, formando una estructura plana en forma de sándwich (Figura 14 a). Fue construido por Pyralidae sp1 sobre *Quillaja saponaria* y también por Pyralidae sp2 sobre *Luma chequen*.





**Figura 14:** Refugios foliares comunes contruidos por los herbívoros del PNRC, a) refugio tipo “sándwich”, b) refugio tipo “rollo”.

Refugio tipo complejo: Este tipo de refugio fue construido por la oruga del litre (*Oecophoridae* sp1) sobre *Lithraea caustica*, fue el más abundante y se compone de varias hojas superpuestas que su interior presentan distintas capas de seda, como a continuación se describe.

### **3.6. Descripción comportamiento construcción e incidencia de un refugio foliar sobre *Lithraea caustica***

#### **3.6.1. Construcción del refugio foliar de la oruga del litre**

La oruga del litre construye un complejo refugio foliar con el follaje de *Lithraea caustica* (Figura 15 a-1). Según observaciones en terreno, la construcción de refugios por parte de la oruga del litre se puede dividir en tres distintas etapas: etapa inicial del refugio, etapa de crecimiento del refugio, y la fase final del refugio foliar.

### *Etapa inicial: establecimiento de la cámara de protección interna*

En la etapa inicial del refugio (Figura 15 b) la oruga en su estadio inicial (Figura 15 a-2) construye una cámara de protección sobre la superficie de 1 sola hoja del litre. Para la elaboración de la cámara de protección la oruga teje dos capas de seda paralelas a la superficie foliar, separadas entre sí, de distinta densidad y extensión: la capa interior y exterior de seda (Figura 15 b). La capa interior consiste en una red de seda densa y compacta, frecuentemente alineada al nervio principal de la hoja y de un tamaño similar a la talla de la larva. Por su parte, la capa exterior se constituye de una red de seda menos densa que posee un tamaño variable pudiendo extenderse desde un margen de la hoja a otro, aun así, siempre cubriendo la capa interior. Así, la disposición de ambas capas de seda en conjunto origina dos espacios o habitáculos interconectados que cumplen distintas funciones para la oruga en desarrollo: i) la zona descanso-pupación y ii) la zona de alimentación (Figura 15 b).

*Zona de descanso.* Habitáculo delimitado por la superficie foliar del litre y la capa interior de seda, que es utilizada por la oruga como una zona de descanso y resguardo cuando no está alimentándose. Observaciones en terreno indican que este habitáculo también es utilizado como sitio para pupar, por lo tanto, la función de esta cámara perdura hasta la emergencia de la polilla adulta.

*Zona de alimentación.* Habitáculo o espacio delimitado por la superficie foliar y la capa exterior de seda, incluyendo la capa interna. Es en este espacio protegido, es donde la oruga puede alimentarse y desplazarse mientras que el tejido foliar sea suficiente, probablemente tenga la función de ser un lugar seguro para alimentarse. Por otro lado, en

la zona de alimentación la oruga del litre deposita y acumula sus excrementos, los cuales, suelen adherirse a las hebras de seda que conforman la cámara externa.

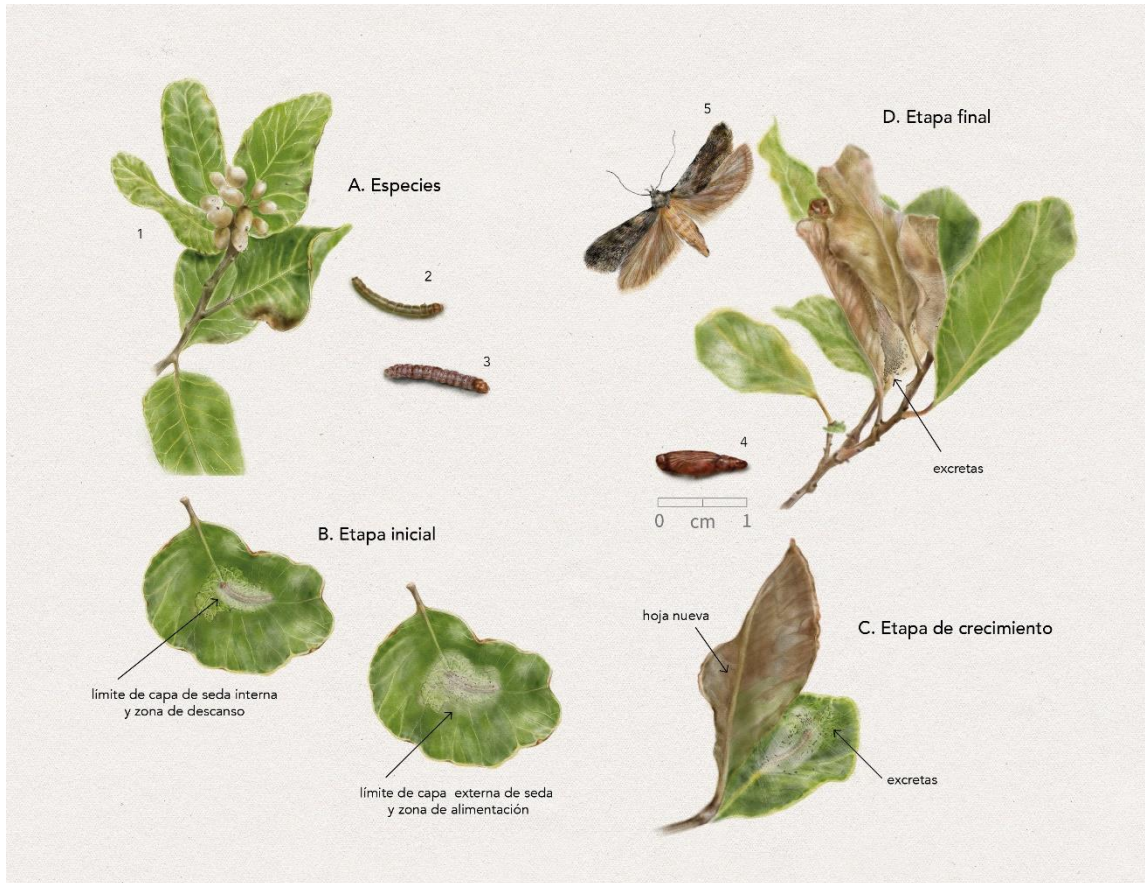
*Etapas de crecimiento: incorporación de nuevas hojas*

Una vez que la oruga consume el tejido foliar que también le sirve de sustrato para su refugio, se desplaza hacia una nueva hoja donde construye una nueva cámara de protección (Figura 15 c). Es decir, conforme avanza el desarrollo larval y sus requerimientos alimenticios, la oruga del litre va incorporando más hojas nuevas sobre la hoja donde se estableció inicialmente. Para la incorporación de hojas nuevas al refugio, la oruga ata hojas contiguas sin cortarlas ni doblarlas con hebras de seda, formando una cámara abierta de hojas superpuestas (Figura 15 c y d). Al interior de estas hojas se encuentra una cámara de protección activa, además de las abandonadas.

Las cámaras activas corresponden a las cámaras de protección usada por la oruga como sitio de alimentación y descanso. Por su parte las cámaras inactivas, corresponden a cámaras de protección abandonadas por la oruga probablemente luego de desplazarse hacia una nueva hoja. Según las observaciones de terreno, tanto las cámaras activas e inactivas se mantuvieron a través de las distintas fases del crecimiento del refugio y luego de que la oruga emergiera del refugio en su fase adulta.

Las observaciones de los refugios indicaron que muchas de las hojas que se integraron al refugio no se utilizaron exclusivamente para construir cámaras de protección, sino que varias de estas brindaron soporte y protección al refugio completo, sin ser consumidas por la larva (Figura 15 d). Por lo tanto, conforme avanza el desarrollo larval y los

requerimientos foliares, los refugios de la oruga del litre aumentan en complejidad y tamaño, presentando así, una variación temporal en cuanto a su estructura tanto externa como interna. Dicha variación se presentó únicamente en los refugios de la oruga del litre.



**Figura 15:** Proceso de construcción del refugio foliar de la oruga del litre (*Oecophoridae* sp1). A) Especies involucradas: 1. *Lithraea caustica* (litre); 2. oruga del litre (*Oecophoridae* sp1) en estadio inicial; 3. Oruga en estadio tardío, 4- pupa, 5- oruga del litre en estadio adulto. B) Etapa inicial del refugio, que consta de dos cámaras de seda, interna y externa, ambas son el límite a la zona de descanso y alimentación respectivamente. C) Etapa de crecimiento, donde se observa la nueva hoja integrada y la cámara de protección construida, además de las excretas que se depositan en la cámara externa d) Etapa final, donde la oruga pupa y posteriormente emerge el adulto. (Ilustración: Pilar Salazar Littin).

Etapa final: pupación y abandono del refugio

En su etapa final (Figura 15 d) el refugio consta de hasta 10 hojas unidas y entrelazadas, presentándose una importante heterogeneidad espacial interna, que consta de varias hebras de seda y excrementos producto de la repetida creación y abandono de las distintas cámaras de protección, que son parte estructural del complejo refugio de la oruga del litre en su forma activa e inactiva.

En promedio el número de hojas que conformaron la estructura final en ambas laderas fue  $6 \pm 1,97$ . Por otra parte, la talla de estos refugios alcanzó en promedio los  $5,80 \pm 1,61$  cm de largo y  $3,32 \pm 1,35$  cm de ancho. Muchos de los refugios observados en primavera se mantuvieron hasta la llegada del verano, incluso pudiendo durar hasta 1 año (observaciones personales).



**Figura 16.** Representación de las distintas fases y estructuras del refugio foliar que construye la oruga *Oecophoridae* sp1 con las hojas de *Lithraea caustica*, a) refugio completo en terreno, b) parte interna del refugio, c) pupa de la oruga del litre bajo la capa de seda interna, d) hojas del refugio consumidas por la oruga.

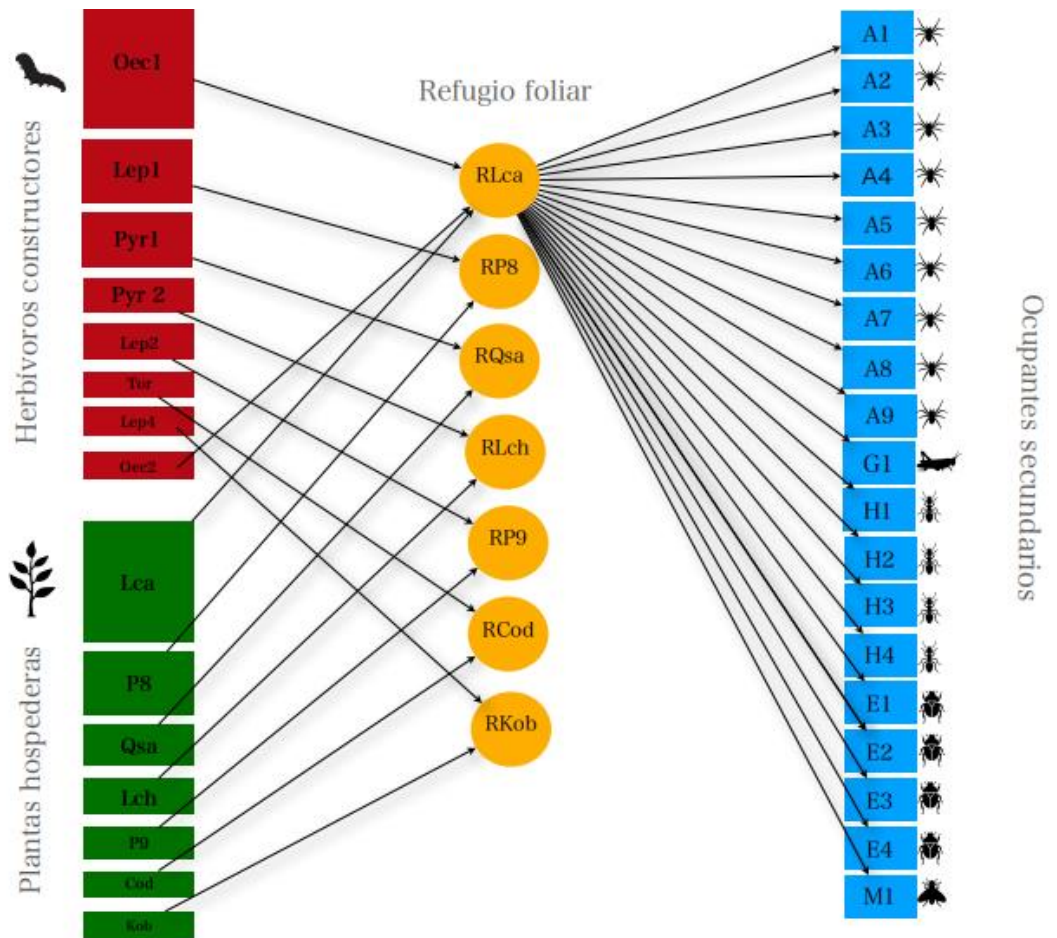
### 3.6.2 Provisión de refugio a ocupantes secundarios en el PNRC

La red tripartita oruga-planta-ocupante secundario estuvo integrada por 8 especies de lepidópteros herbívoros que construyen distintos tipos de refugios foliares sobre las hojas de 7 especies de plantas del PNRC. Estas interacciones fueron poco abundantes y bastante específicas, ya que, todos los herbívoros constructores de refugios fueron monófagos (Figura 16).

Los únicos refugios foliares que fueron recolonizados por artrópodos fueron los provenientes de la interacción entre oruga del litre (*Oecophoridae* sp1) y el árbol *Lithraea caustica*. Al interior de los refugios abandonados por la oruga del litre se encontraron una o dos especies de artrópodos de distintos gremios y ordenes por refugio (Figura 16), por lo tanto, fueron poco abundantes.

Del total de refugios abandonados (n=58), el 36,2 % de ellos (n=21) fueron ocupados por un total de 38 individuos de artrópodos, pertenecientes a 19 morfoespecies de 5 distintos órdenes. El 57,9 % de los individuos fueron de la clase Arachnidae (n=22) y el 42,1 % a la clase Insecta (n=16). Estos ocupantes secundarios se registraron desde principios de noviembre hasta enero del 2020, donde predominaron los arácnidos con una proporción del 57,9%(n=22) seguido por ortópteros con 15,8%(n=6), formícidos 13,2% (n=5), coleópteros 10,5% (n=4), y dípteros 2,6% (n=1).

En cuanto a la variación espacial, el 62,2% de los ocupantes secundarios de los refugios foliares abandonados se registraron en la ladera de exposición ecuatorial (LECU) y el 37,8% en la ladera de exposición polar (LPOL). Por otro lado, el 91,8% de los individuos que ocuparon secundariamente estos refugios se registraron entre noviembre de 2019 a enero de 2020.



**Figura 17:** Red tripartita de interacción planta-herbívoro-artrópodo mediada por la construcción de refugios foliares. La topología de la red consiste en: i) nodos herbívoros constructor (HC's) (cuadros rojos) que representan distintas especies de herbívoros constructores de refugio; ii) nodos planta hospedera (cuadros verde), las especies de plantas intermediarias en la provisión de refugio; iii) nodos Refugio (círculo amarillo) que representan los refugios foliares producto de la interacción entre un determinado nodo planta y herbívoro constructor(HC); iv) nodos artrópodos (cuadros azules), que corresponden a grupos de artrópodos receptores de refugio. Dentro de los cuadros azules, A=arácnido, G=ortóptero, H=formícido, E=coleóptero, M=díptero, y el número corresponde al número de morfotipo correspondiente por categoría de artrópodo. Los códigos de las plantas y los herbívoros pueden observarse en Anexo 2.



## IV. DISCUSION

### 4.1. Estructura y composición de la comunidad de insectos herbívoros.

La comunidad de insectos herbívoros del bosque esclerófilo del PNRC estuvo compuesta por 16 morfoespecies, las que fueron principalmente estados larvarios de Lepidóptera. Sobresale el hecho de que una gran proporción de las morfoespecies que ensamblan la comunidad de estos herbívoros son “raras” y/o poco frecuentes (40%), tal y como ha sido documentado en diversos ecosistemas templados y tropicales del planeta (Novotny, 1993; Price y col., 2002; Borges y col., 2008; Ramírez- Hernández y col., 2014). Esta alta proporción de especies de herbívoros raros ha sido reportada en diversos ecosistemas templados y tropicales del planeta (Novotny, 1993; Price y col., 2002; Borges y col., 2008; Ramírez- Hernández y col., 2014), y su presencia puede deberse a que están asociados a plantas hospederas poco abundantes o por limitaciones logísticas en terreno que no permiten caracterizar integralmente a la comunidad de estos insectos (Novotny y Basset, 2000). Sin embargo, distintas especies de herbívoros pueden ser realmente raras y, aunque están involucradas en interacciones poco frecuentes, forman una parte sustancial del ensamble de herbívoros (Kunin y Gaston, 1993).

Por otro lado, el ensamble de herbívoros estuvo dominado por dos especies de lepidópteros: la oruga polífaga y de vida libre *Ormiscodes cinammonea* (Saturniidae) y la oruga monófaga y constructora de refugios foliares Oecophoridae sp1 (oruga del litre). La oruga del litre se alimenta exclusivamente de hojas de *Lithraea caustica*, con las que además construye los refugios foliares más grandes, complejos y abundantes del PNRC.

Por su parte, la oruga generalista *O. cinammonea* es un lepidóptero nativo de Chile que en su estado inmaduro fue el de mayor talla que se documentó en este estudio. Esta oruga, durante su desarrollo larval despliega un comportamiento gregario (Benítez-Mora y Olivares, 2006) y se alimenta con el follaje de seis especies de árboles nativos provenientes de distintas familias: boldo (*Peumus boldus*), coihue (*Notofagus dombeyi*), litre (*Lithraea caustica*), molle (*Schinus latifolius*), peumo (*Cryptocarya alba*) y roble (*Notofagus obliqua*) (Ugarte, 2015). Sin embargo, en el presente trabajo, *O. cinammonea* se observó alimentándose no solo del follaje del litre, sino también del árbol *Colliguaja odorifera* (colliguay), por lo que este último es un posible nuevo registro hospedero para este satúrnido.

En general, los resultados sugieren que la riqueza y diversidad de herbívoros del bosque esclerófilo es inferior que la reportada en otros bosques templados y tropicales (Basset, 1996; Novotny y Basset, 2000; Jeffries y col., 2006), lo que puede deberse a la variación en la disponibilidad de recursos para los herbívoros y las características foliares entre los distintos biomas estudiados (Pearse y Hipp, 2012). En primer lugar, la alta diversidad de plantas, riqueza de microhábitats y estrategias anti-herbívoro en los bosques tropicales promueven una comunidad de herbívoros más diversa (Lewinsonh y Roslin, 2008; Becerra, 2015), en comparación con otras latitudes. En segundo lugar, los rasgos foliares de las especies esclerófilas, como el bajo potencial nutricional y la alta resistencia mecánica son un mecanismo de resistencia que afectan negativamente el desempeño, la distribución y la riqueza de herbívoros (Turner, 1994, Peeters, 2002). Por ende, la mayor riqueza vegetal de otros biomas y también los rasgos foliares resistentes de la vegetación

esclerófila pueden haber explicado la menor riqueza y diversidad de insectos herbívoros en este estudio.

Sin embargo, realizar comparaciones sobre la diversidad de insectos herbívoros entre distintas investigaciones es difícil, dadas las distintas técnicas e intensidades de muestreo que caracterizan dichas investigaciones. Mientras el presente estudio se enfocó exclusivamente a estudiar herbívoros masticadores asociados a leñosas (árboles y arbustos) en un periodo de 5 meses, otros reportes provienen de muestreos a más largo plazo y/o incorporan una mayor cantidad de grupos funcionales de plantas (árboles, arbustos, hierbas, lianas, epifitas) y herbívoros (florívoros, inductores de agallas, barrenadores, minadores de hojas, comedores de tallos) (Janzen, 1988; Novotny y col., 2010; Boege y col., 2019).

Un reto importante que actualmente enfrentan los estudios de diversidad de herbívoros, y sus interacciones, es establecer distintas estrategias de muestreo que permitan caracterizar los distintos grupos de herbívoros (voladores, semisedentarios, subterráneos, etc) asociados a un determinado hábitat. Sin embargo, dado que en esta investigación el objetivo estaba en detectar interacciones tróficas planta-herbívoro es que se optó por emplear un método de muestreo que pondera la observación directa y la colecta manual de los herbívoros en las plantas donde fueron encontradas. Esto con la finalidad de elaborar una reconstrucción certera de las interacciones trófica planta-herbívoros.

Se evitó el uso métodos indirectos o invasivos (e.g. batir hojas o pan-trapping, fumigaciones) que si bien pueden arrojar una gran cantidad de artrópodos asociados a las plantas (Montgomery y col., 2010), no es posible inferir relaciones sus relaciones tróficas.

Sin embargo, la observación y muestreo directo han mostrado ser técnicas útiles y confiables para caracterizar interacciones planta- lepidóptero herbívoro certeras (Villa-Galaviz y col., 2012; López-Carretero y col., 2014; Boege y col., 2019).

Una de las limitantes observadas del método empleado es que probablemente haya provocado un sesgo hacia las interacciones que involucran plantas y larvas de herbívoros poco móviles (escarabajos y lepidópteros inmaduros), dado que estas últimas al ser semisedentarias son más fáciles de observar en comparación con los grupos de herbívoros voladores que puede ser difícil de detectar alimentándose (Montgomery y col., 2010). No obstante, para lograr realizar comparaciones confiables se necesita caracterizar integralmente la comunidad de insectos herbívoros con varios muestreos a través de los años, y los resultados de este trabajo corresponden al primer periodo de registro de la riqueza de insectos y de sus interacciones de un estudio de largo plazo.

#### **4.2. Variación espacio-temporal de la estructura y composición de herbívoros**

La comunidad de insectos herbívoros del bosque esclerófilo fue espacio-temporalmente dinámica. Es decir, la abundancia, riqueza y composición de la comunidad de insectos herbívoros (constructores y no-constructores) mostró una fuerte variación espacio-temporal, al igual que lo reportado en otros ecosistemas templados y tropicales (Janzen, 1993; Coley y Barone, 1996; Murakami y col., 2005; Beck y Khen, 2007; López-Carretero y col., 2014, 2018).

El decremento de la abundancia y riqueza de herbívoros registrado en este estudio asociado a la llegada del verano, así como el recambio temporal de las especies de insectos

herbívoros, pudo ser consecuencia de la variación temporal de las cualidades nutricionales de las hojas (e.g., contenidos de nitrógeno y agua foliar) y resistentes de las plantas hospederas, las cuales están fuertemente influenciadas por la fenología de las plantas y/o las condiciones climáticas estacionales (Feeny, 1970; Forkner y col., 2004). En apoyo de lo anterior, distintas investigaciones muestran que la disminución de las cualidades foliares, asociados a la llegada de la estación seca, pueden afectar negativamente el desempeño y la riqueza de insectos herbívoros (Dury, 1998; Cronin y col., 2001; Sumerville y col., 2003; Murakami y col., 2008).

Por otro lado, el evidente recambio de herbívoros entre las distintas laderas de exposición solar, reflejado en la mayor incidencia de orugas constructoras en la ladera de exposición ecuatorial, probablemente estuvo influenciada por las diferencias estructurales, florísticas y micro ambientales entre las dos asociaciones vegetales contrastantes estudiadas (Armesto y Martínez, 1978; Niemeyer y col., 2002).

Es sabido que las comunidades vegetales que se desarrollan en ladera de exposición ecuatorial presentan condiciones hostiles debido a que se caracterizan por mostrar una estructura vegetacional abierta y, por ende, altas temperaturas, radiación solar y estrés hídrico (Badano y col., 2005). Esto, en contraste con la ladera de exposición polar que presenta condiciones ambientales más húmedas debido a que la estructura de la vegetación es más cerrada (Keeley y Johnson, 1977; Fuentes y col., 1984; Badano y col., 2005).

Por lo tanto, es posible que la variación de las condiciones abióticas entre hábitats (ladera de exposición polar y ecuatorial) hayan influido en la distribución y composición de las especies vegetales y sus consumidores folívoros al igual que lo reportado en

investigaciones llevadas a cabo en otros ecosistemas (Lawton,1983; Basset 1996; Jeffries y col., 2006).

Las condiciones ambientales estresantes que caracterizan a la ladera de exposición ecuatorial afectan negativamente el desempeño y sobrevivencia de algunos insectos herbívoros del bosque esclerófilo (Del Pozo y col, 1989). Debido a lo anterior, es probable que la abundancia y riqueza de herbívoros en general (constructores y no-constructores) fue mayor en la ladera de exposición polar, ya que presenta condiciones menos hostiles para los herbívoros. Así también, la mayor riqueza constructoras de refugios foliares en la ladera de exposición ecuatorial se deba a que estos organismos pueden sobrevivir en este hábitat (por la acción de los refugios).

Es interesante notar que existe cierta similitud, aunque a escalas distintas, entre la temporada seca de algunos biomas tropicales (Diniz y col., 2012; Viera y Romero, 2013) y los sitios ladera de exposición ecuatorial en cuanto a la alta proporción de herbívoros constructores de refugios foliares, asociado a las condiciones abióticas que comparten.

Por otro lado, la mayor presencia de herbívoros constructores en la ladera de exposición ecuatorial puede deberse a que esta presenta con mayor frecuencia asociaciones vegetales con *Lithraea caustica* (Montenegro y col.,1980; Niemeyer y col., 2002), hospedero del herbívoro constructor más dominante de la comunidad de insectos herbívoros del PNRC (Oecophoridae sp1). Aun así, son necesarios más estudios que evalúen el papel de las condiciones abióticas y la disponibilidad de hospederos que afectan la presencia tanto de herbívoros constructores como no-constructores.

### **4.3. Orugas constructoras**

La mitad de las especies herbívoras consideradas en el PNRC fueron herbívoros constructores de refugios foliares y estuvieron representados por tres familias distintas de Lepidoptera: Oecophoridae, Pyralidae, Tortricidae. La mayoría de estos herbívoros constructores, y por consiguiente sus refugios foliares, fueron poco frecuentes y/o raros, siendo la excepción la dominante oruga constructora del litre (Oecophoridae sp1).

Dado que la oruga del litre correspondió al 33,3% de todos los individuos en ambas laderas de exposición solar, pero con una mayor incidencia en la ladera más seca del PNRC, suponemos que la construcción de refugios foliares en la zona de estudio podría haber evolucionado como una estrategia conductual defensiva, en contra de las condiciones abióticas adversas para los vulnerables estadios larvales, principalmente la desecación (Lill y Marquis, 2007, Diniz y col., 2012).

De acuerdo con lo anterior, proponemos que la alta predominancia de la oruga constructora del litre y sus refugios ha estado influenciada por los efectos de la gran sequía que vive la zona central de Chile (Garreaud y col., 2020) y las intensas y repetidas olas de calor ocurridas durante el periodo de muestreo (año 2019) (Vicencio, 2021).

Si bien en el presente trabajo no se evaluaron las presiones selectivas sobre el comportamiento de construcción de refugios foliares en el bosque esclerófilo, a futuro sería interesante desarrollar estudios que permitan entender los factores que determinan la prevalencia de la oruga del litre y las otras especies constructoras detectadas en el área.

#### **4.4. Interacciones planta-herbívoro**

Las interacciones planta-herbívoro del bosque esclerófilo fueron altamente específicas y modulares en sus patrones de interacción, lo cual coincide con lo reportado para distintas redes de herbívora de distintos ecosistemas templados (Cagnolo y col., 2011; Robinson y col., 2015; Araujo y Kollar, 2019) y tropicales (Prado y Lewinsohn, 2004; Meskens y col., 2011; López-Carretero y col., 2018).

El bajo solapamiento de nicho y la baja conectancia, coincidieron con la alta especificidad y/o modularidad en los patrones de interacción, lo cual es consistente con la idea de que las interacciones altamente selectivas generan una menor competencia interespecífica y favorecen una mayor coexistencia en el tiempo (Dyer y col., 2007; Meskens y col., 2011).

Al parecer la alta especialización y compartimentalización son atributos estructurales que poseen un origen evolutivo relacionado con las defensas y contra-defensas que desarrollan las plantas en contra de sus huéspedes, y con la forma que estos evaden dichas defensas. Esta “carrera armamentista” es uno de los factores más importante que moldea los patrones de interacción antagónica como la herbivoría (Ehrlich y Raven, 1964; Becerra, 1997; Futuyma y Agrawal, 2009).

Por ejemplo, en redes planta-herbívoro tropicales se sabe que la expresión simultánea de dureza foliar, densidad de tricomas y contenido fenólico de las plantas hospederas promueven la especificidad de lepidópteros herbívoros, así como la importancia trófica de las especies hospederas (López-Carretero y col., 2016). Por lo tanto, es posible que los rasgos físicos resistentes de la vegetación esclerófila (hojas duras, coriáceas y pobres



nutricionalmente) (Turner, 1994; Hanley y col., 2007; Read y col., 2016) hayan determinado las preferencias hospederas y los patrones de interacción de la red planta-fitófago. Aun así, son necesarios estudios específicos que evalúen el efecto de las defensas foliares de la vegetación esclerófila, sobre los insectos herbívoros y su rol en la estructuración de sus interacciones tróficas.

Es importante mencionar que la alta selectividad y modularidad en los patrones de interacción que caracteriza a las redes planta-herbívoro (Thébault y Fontaine 2010) son atributos comunes en diferentes interacciones antagónicas, como la red planta-hongo patógeno planteada por Vacher y col., (2008) y la red pez-parasito propuesta por Poulin (1997). Estudios teóricos sugieren que dichas estructuras básicas confieren estabilidad a la comunidad de herbívoros ante perturbaciones ambientales como la pérdida de especies (Thebault y Fontaine, 2010, Stouffer y Bascompte, 2011).

La red planta-herbívoro del PNRC estudiada resultó ser altamente modular y selectiva lo que podría ser un elemento importante para resistir la perturbación asociada a la mega sequía que actualmente incide sobre el bosque esclerófilo (Garreaud y col., 2020). Es interesante notar que otros trabajos reportan que la perturbación ambiental (fragmentación, efecto de borde, estación seca) promueve una mayor incidencia de herbívoros generalistas y un decremento de la modularidad y selectividad en las redes de interacción (Valladares y col., 2012; López-Carretero y col., 2014; Pinho y col., 2017) contrario a lo reportado en este trabajo. Sin embargo, entender la relación de la sequía con la estructuración y estabilidad de las interacciones planta-herbívoro requiere datos más a largo plazo.

#### 4.5. Los refugios foliares del bosque esclerófilo

Las orugas constructoras de refugios foliares del PNRC elaboraron distintos tipos de refugios con las hojas de sus plantas hospederas. Estos refugios variaron en su forma y tamaño, y en general, estos se categorizaron en 3 formas arquitectónicas distintas: 1) refugios del tipo “rollo”, 2) refugios del tipo “sándwich” y 3) tipo “complejo”. Los refugios en forma de rollo fueron construidos por las orugas enrollando y atando con seda una porción de la hoja. Entre ellos sobresalen los refugios que construyó la larva *Tortricidae* sp sobre las hojas de *Colliguaja odorífera* (colliguay). Por otra parte, los refugios en forma de sándwich fueron construidos por los herbívoros atando dos hojas paralelas por los márgenes con seda. Este tipo de refugios foliares son los que construyó la tercera oruga más abundante registrada, la constructora del quillay (*Pyralidae* sp1) sobre el árbol *Quillaja saponaria* (quillay).

El tercer tipo de refugio, siendo el menos frecuente fue el que construyó la oruga del litre (*Oecophoridae* sp1) en *Lithraea caustica*, destacando por ser el de mayor talla y complejidad estructural. Este tipo de refugio es creado por la oruga a partir de varias hojas que unidas con seda conforman una estructura externa de protección para la oruga. A diferencia de los demás refugios, el que construye la oruga del litre posee dos compartimentos creados con distintas capas de seda que crean espacios con distintas funciones para la oruga.

Por otro lado, los refugios que construye la oruga del litre (*Oecophoridae* sp1) fueron los únicos que proveyeron refugio a otras especies de artrópodos del bosque esclerófilo. Los refugios abandonados por la polilla fueron ocupados principalmente por arañas,

depredadores que ocasionalmente se registraron usando los refugios del litre como sitios para la ovoposición. Otros ocupantes secundarios frecuentes fueron estados inmaduros de otros herbívoros, principalmente grillos en estado de ninfa. Sin embargo, no se pudo determinar si los ocupantes secundarios se alimentaron del litre. Aun así, los refugios del litre pueden ser muy importantes para distintos grupos de artrópodos que los colonizan durante fases críticas y vulnerables de su ontogenia (Fukui, 2001; Lill y Marquis, 2003).

La riqueza de artrópodos que ocuparon secundariamente los refugios abandonados por la oruga del litre es baja en comparación con otros refugios de ecosistemas templados y tropicales (Cornelissen y col., 2016). Mientras los refugios del litre hospedan hasta 19 morfoespecies y 38 individuos de artrópodos, los refugios foliares que construye la oruga tropical *Gonioterma sp* (Elachistidae) sobre *Roupala montana* (Proteaceae) fueron ocupados hasta 43 morfoespecies y 81 individuos de distintas familias de artrópodos (Kilca y col., 2013). Sin embargo, es probable que la mayor riqueza y abundancia de ocupantes secundarios en los refugios de *Roupala montana*, este modulada por la gran cantidad de artrópodos que habitan en ecosistemas tropicales (Basset y col., 2012), así como también, por la distinta configuración arquitectónica que pueden presentar los refugios.

Otros sistemas más estudiados reportan como la presencia de refugios foliares incentivan considerablemente un aumento en la riqueza y abundancia de otros artrópodos a nivel planta y comunidad (Lill y Marquis, 2003; Martinsen y col., 2000; Viera y Romero, 2013; Henriques y col., 2019). Sin embargo, se requieren estudios específicos para conocer el papel de los refugios del litre en los patrones de biodiversidad de los artrópodos del PNRC.

Según los resultados de este trabajo, una de las interacciones más importantes dentro de la red de asociaciones tróficas de la comunidad de herbívoros del PNRC es la de la oruga del litre con su árbol hospedero debido a su dominancia, lo que podría caracterizarla como la responsable en gran medida de la variación de la estructura y composición detectada. Por otra parte, el litre posiblemente puede ejercer un rol importante en el mantenimiento de la biodiversidad de artrópodos, no solo de herbívoros, sino de distintos grupos funcionales al ser una planta mediadora de una interacción de facilitación entre orugas constructoras (consideradas como ingenieras ecosistémicas) y distintos artrópodos. Especialmente, los refugios de litre pueden albergar especies que se encuentran en sitios con condiciones estresantes, sobre todo, bajo la gran sequía de la zona central de Chile.

Dado que las interacciones de facilitación pueden jugar un gran papel en la conservación y restauración de hábitats en ecosistemas mediterráneos (Gómez-Aparicio, 2004; Padilla y Pugnaire, 2006), el litre podría considerarse en la toma de decisiones futuras sobre la protección, gestión y restauración de ecosistemas naturales ya que permitiría mantener interacciones ecológicas que son parte de la dinámica de los ecosistemas terrestres del mediterráneo de Chile central.

## V. CONCLUSIONES

Los resultados de los análisis realizados en esta investigación permiten concluir lo siguiente:

1. La estructura y composición de la comunidad de herbívoros fue espacio-temporalmente variable probablemente como consecuencia de las diferencias en la estructura vegetal, las condiciones climáticas estacionales y su influencia en las cualidades foliares de los hospederos entre los meses de muestreo y laderas de muestreo.
2. Por primera vez se desarrolló una red bipartita asociada a una comunidad de insectos herbívoros y sus hospederos en el bosque esclerófilo. Estos insectos fueron principalmente monófagos, la mitad constructores de refugios, raros, y mostraron patrones de interacción modulares y altamente específicos con sus plantas hospederas.
3. Este estudio también proporciona por primera vez evidencia sobre los herbívoros constructores de refugios foliares en el bosque esclerófilo y sugiere que el grupo funcional de los herbívoros constructores conforma una parte sustancial de la comunidad de herbívoros del PNRC, al igual que en otros biomas que presentan condiciones estresantes para este tipo de herbívoros.
4. Los refugios que construye la dominante oruga del litre (*Oecophoridae* sp1) sobre *Lithraea caustica* fueron los únicos que proporcionaron refugio a especies secundarias. Estos refugios sobresalieron por ser no solo los más abundantes, sino también los más complejos.

### **5.1. Direcciones futuras**

Estudios próximos deberían evaluar cómo los distintos factores bióticos y abióticos influyen sobre la estructura, composición de la comunidad de insectos herbívoros en el bosque esclerófilo, además de abordar el papel de la esclerofilia y la mega sequía sobre la estructuración de las redes de interacción.

Debido a que este estudio caracterizó por primera vez la presencia de insectos constructores de refugios, serán necesarios estudios que analicen cuales son las presiones evolutivas que promueven la presencia de herbívoros constructores en el bosque esclerófilo, así como también el rol de facilitación y aumento de biodiversidad de artrópodos como ocupantes secundarios.

## VI. REFERENCIAS

Agrawal, A.A. (2007). Macroevolution of plant defense strategies. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(2), 103-109.

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.

Araújo, W. S. D., & Kollár, J. (2019). First characterization of a highly specialized ecological network composed by gall-inducing mites and their host plants. *International Journal of Acarology*, 45(4), 223-226.

Arroyo, M. T., Marquet, P. A., Marticorena, C., Cavieres, L. A., Squeo, F. A., Simonetti Zambelli, J. A., & Massardo, F. (2006). El hotspot chileno, prioridad mundial para la conservación. *Diversidad de ecosistemas, ecosistemas terrestres*.

Asner G.P., Martin R.E., Ford A.J., Metcalfe D.J., Liddell M.J. (2009). Leaf chemical and spectral diversity in Australian tropical forests. *Ecological Applications*. 19(1), 236-253

Badano, E. I., Cavieres, L. A., Molina-Montenegro, M. A., & Quiroz, C. L. (2005). Slope aspect influences plant association patterns in the Mediterranean matorral of central Chile. *Journal of Arid Environments*, 62(1), 93-108.

Bagchi, R., Gallery, R. E., Gripenberg, S., Gurr, S. J., Narayan, L., Addis, C. E., ... & Lewis, O. T. (2014). Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. *Nature*, 506(7486), 85-88.

- Barber, N. A., & Marquis, R. J. (2011). Leaf quality, predators, and stochastic processes in the assembly of a diverse herbivore community. *Ecology*, *92*(3), 699–708.
- 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*, *100*(16), 9383-9387.
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* *38*, 567-593.
- Bascompte, J. 2009. Disentangling the web of life. *Science*, *325*(5939), 416-419.
- Basset, Y. (1996). Local communities of arboreal herbivores in Papua New Guinea: predictors of insect variables. *Ecology*, *77*(6), 1906-1919.
- Basset, Y., Cizek, L., Cuénoud, P., Didham, R. K., Guilhaumon, F., Missa, O., ... & Leponce, M. (2012). Arthropod diversity in a tropical forest. *Science*, *338*(6113), 1481-1484.
- Beéche, M. (2017). Nuevo género de Oecophoridae-Oecophorinae de Chile Central (Lepidoptera: Gelechioidea). *Revista Chilena de Entomología*, *38*, 5-16.
- Becerra J,X. (1997). Insects on plants: macroevolutionary chemical trends in host use. *Science*, *276*(5310), 253-256.
- Becerra, J. X. (2015). On the factors that promote the diversity of herbivorous insects and plants in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *112*(19), 6098-6103.



- Becerra, P., Smith-Ramírez, C., & Arellano, E. (2018) Evaluación de técnicas pasivas y activas para la recuperación del bosque esclerófilo de Chile Central.
- Beck, J., & Vun Khen, C. (2007). Beta-diversity of geometrid moths from northern Borneo: Effects of habitat, time and space. *Journal of Animal Ecology*, 76(2), 230-237.
- Benítez-Mora, A., & Olivares, T. S. (2006). Ultraestructura de los huevos de dos mariposas nocturnas de Chile: *Ormiscodes socialis* y *Polythysana cinerascens* (Lepidoptera: Saturniidae). *Revista de Biología Tropical*, 54(4), 1085-1091.
- Blüthgen, N., Menzel, F., & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6(1), 9.
- Boege, K., Villa-Galaviz, E., López-Carretero, A., Pérez-Ishiwara, R., Zaldivar-Riverón, A., Ibarra, A., & del-Val, E. (2019). Temporal variation in the influence of forest succession on caterpillar communities: A long-term study in a tropical dry forest. *Biotropica*, 51(4), 529-537.
- Borges, P. A., Ugland, K. I., Dinis, F., & Gaspar, C. (2008). Insect and spider rarity in an oceanic island (Terceira, Azores): true rare and pseudo-rare species. *Insect Ecology and Conservation*, 661(2), 2-23.
- Briones, R., & Jerez, V. (2004). Coleópteros asociados al follaje y fenología de *Lithrea caustica* (Mol.)(Anacardiaceae) en un fragmento de bosque costero, VIII Región, Chile. *Gayana (Concepción)*, 68(1), 43-52.

- 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.
- Cappuccino, N. (1993). Mutual use of leaf-shelters by lepidopteran larvae on paper birch. *Ecological Entomology*, 18(4), 287-292.
- Coley, P. D., & Barone, J. A. (1996). Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27(1), 305-335.
- CONAF, (Corporación Nacional Foresta).(1996).Plan de manejo Reserva Nacional Río Clarillo, Documento de Trabajo No. 247, Unidad de gestión Patrimonio Silvestre, Corporación Nacional Forestal, Región Metropolitana, Santiago, Chile. 115 pp.
- Cornelissen, T., Cintra, F., Santos, J. (2016).Shelter-building insects and their role as ecosystem engineers. *Neotropical Entomology*, 45(1): 1-12.
- Cronin, J. T., Abrahamson, W. G., & Craig, T. P. (2001). Temporal variation in herbivore host-plant preference and performance: constraints on host-plant adaptation. *Oikos*, 93(2), 312-320.
- CR2. (2015).Informe a la Nación: La megasequía 2010-2015: Una lección para el futuro. Informe técnico del Centro de Investigaciones sobre Clima y Resiliencia, 30 págs., Santiago-Chile. Disponible en: <http://www.cr2.cl/megasequía> (último acceso: 26 de noviembre de 2020).

Davidson, D. W. (1993). The Effects of Herbivory and Granivory on Terrestrial Plant Succession. *Oikos*, 68(1), 23-25.

Del Pozo, A. H., Fuentes, E. R., Hajek, E. R., & Molina, J. D. (1989). Zonación microclimática por efecto de los manchones de arbustos en el matorral de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural*, 62, 85-94.

Denslow, J. S., & Guzman G, S. (2000). Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. *Journal of Vegetation Science*, 11(2), 201-212.

Di Castri, F., & Hajek, E. (1976). Bioclimatología de Chile. Editorial Universidad Católica de Chile. Santiago, 1-160.

Diniz, I. R., Hay, J. D., Rico-Gray, V., Greeney, H. F., & Morais, H. C. (2012). Shelter-building caterpillars in the cerrado: seasonal variation in relative abundance, parasitism, and the influence of extra-floral nectaries. *Arthropod-Plant Interactions*, 6(4), 583-589.

Donoso, C. (1982). Reseña ecológica de los bosques mediterráneos de Chile. *Bosque*, 4(2), 117-146.

Dormann, C. F., Fründ, J., Blüthgen, N., & Gruber, B. (2009). Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2(1), 7-24.

Dormann, C. F., Fruend, J., Gruber, B. (2020). Package 'bipartite'. Visualizing bipartite networks and calculating some (ecological) indices (Version 2.15). Disponible en: <https://cran.r-project.org/web/packages/bipartite/index.html> (último acceso: 30 de marzo de 2021).

Dormann, C. F., & Strauss, R. (2014). A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(1), 90-98.

Dunne, J. A., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002) a . Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(20), 12917-12922.

Dunne, J. A., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002) b. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology letters*, 5(4), 558-567.

Dury, S. J., Good, J. E. G., Perrins, C. M., Buse, A., & Kaye, T. (1998). The effects of increasing CO<sub>2</sub> and temperature on oak leaf palatability and the implications for herbivorous insects. *Global Change Biology*, 4(1), 55-61.

Dyer, L. A., Singer, M. S., Lill, J. T., Stireman, J. O., Gentry, G. L., Marquis, R. J. & Coley, P.D. (2007) Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature*, 448(7154), 696-699.

Dyer, L. A., Walla, T. R., Greeney, H. F., Stireman III, J. O., & Hazen, R. F. (2010). Diversity of interactions: a metric for studies of biodiversity. *Biotropica*, 42(3), 281-289.

Ehrlich, P. R., & Raven, P. H. (1964). Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18(4), 586-608.

Eubanks, M. D., Nesci, K. A., Petersen, M. K., Liu, Z., & Sanchez, H. B. (1997). The exploitation of an ant-defended host plant by a shelter-building herbivore. *Oecologia*, 109(3), 454-460.

Faith, D. P., Minchin, P. R., & Belbin, L. (1987). Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio*, 69(1-3), 57-68.

Feeny, P. (1970). Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology*, 51(4), 565-581.

Fernandes, G. W., Castro, F. M. C., Faria, M. L., Marques, E. S., & Greco, M. K. B. (2004). Effects of hygrothermal stress, plant richness, and architecture on mining insect diversity. *Biotropica*, 36(2), 240-247.

Filip, V., Dirzo, R., Maass, J. M., & Sarukhan, J. (1995). Within-and among-year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a Mexican tropical deciduous forest. *Biotropica*, 27(1), 78-86.

Forister, M. L., Novotny, V., Panorska, A. K., Baje, L., Basset, Y., Butterill, P. T., & Drozd, P. (2015). The global distribution of diet breadth in insect herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(2), 442-447.

Fuentes, E. R., & Etchegaray, J. (1983). Defoliation Patterns in Matorral Ecosystems. *Mediterranean-Type Ecosystems*, 525-542.

Fuentes, E. R., Otaiza, R. D., Alliende, M. C., Hoffmann, A., & Poiani, A. (1984). Shrub clumps of the Chilean matorral vegetation: structure and possible maintenance mechanisms. *Oecologia*, 62(3), 405-411.

Fukui, A. 2001. Indirect interactions mediated by leaf shelter in animal-plant communities. *Population Ecology*, 43(1), 31-40.

Futuyma, D. J., & Agrawal, A. A. (2009). Macroevolution and the biological diversity of plants and herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(43), 18054-18061.

Gajardo, R. (1993). La vegetación natural de Chile, clasificación y distribución geográfica. Editorial Universitaria, Santiago, 165 pp.

Garreaud, R. D., Alvarez-Garreton, C., Barichivich, J., Boisier, J. P., Christie, D., Galleguillos, M., ... & Zambrano-Bigiarini, M. (2017). The 2010–2015 megadrought in central Chile: impacts on regional hydroclimate and vegetation. *Hydrology and Earth System Sciences*, *21*(12), 6307-6327.

Giliberto, J., & Estay, H. (1978). Seasonal water stress in some Chilean matorral shrubs. *Botanical Gazette*, *139*(2), 236-240.

Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J. M., Hódar, J. A., Castro, J., & Baraza, E. (2004). Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications*, *14*(4), 1128-1138.

Goudard, A., & Loreau, M. (2008). Nontrophic interactions, biodiversity, and ecosystem functioning: an interaction web model. *The American Naturalist*, *171*(1), 91-106.

Greeney, H. F., Walla, T. R., & Lynch, R. L. (2010). Architectural changes in larval leaf shelters of *Noctuana haematospila* (Lepidoptera: HesperIIDae) between host plant species with different leaf thicknesses. *Zoologia (Curitiba)*, *27*(1), 65-69.

Grez, A. (1988). *Procalus lenzi* y *Procalus malaisei* (Coleoptera: Chrysomelidae): dos especialistas del matorral. *Revista Chilena de Entomología*, 16: 65-67.

Hanley, M. E., Lamont, B. B., Fairbanks, M. M., & Rafferty, C. M. (2007). Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 8(4), 157-178.

Henriques, N. R., Cintra, F., Pereira, C. C., & Cornelissen, T. (2019). Indirect effects of ecosystem engineering by insects in a tropical liana. *Arthropod-Plant Interactions*, 13(3), 499-504.

Hirao, T., Murakami, M., Kashizaki, A., & Tanabe, S. I. (2007). Additive apportioning of lepidopteran and coleopteran species diversity across spatial and temporal scales in a cool-temperate deciduous forest in Japan. *Ecological Entomology*, 32(6), 627-636.

Irwin, R. E. (2010). Evolutionary ecology: when pollinators are also herbivores. *Current Biology*, 20(3), 100-101.

Janzen, D.H. (1988). Ecological characterization of a Costa Rican dry forest caterpillar fauna. *Biotropica* 20(2), 120-135.

Janzen, D. H. (1993). Caterpillar seasonality in a Costa Rican dry forest. In *Caterpillars. Ecological and evolutionary constraints on foraging*. Eds. N. E. Stamp and T. M. Casey, Chapman and Hall, New York, pp. 448-477.

Jeffries, J. M., Marquis, R. J., & Forkner, R. E. (2006). Forest age influences oak insect herbivore community structure, richness, and density. *Ecological Applications*, *16*(3), 901-912.

Jones, E., & Thornber, C. S. (2010). Effects of habitat-modifying invasive macroalgae on epiphytic algal communities. *Marine Ecology Progress Series*, *400*, 87-100.

Jordano, P. (1987). Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist*, *129*(5), 657-677.

Johnson, M. T., Campbell, S. A., & Barrett, S. C. (2015). Evolutionary interactions between plant reproduction and defense against herbivores. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *46*, 191-213.

Jordano, P., Bascompte, J., & Olesen, J. M. (2003). Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. *Ecology Letters*, *6*(1), 69-81.

Keeley SC, Johnson AW (1977) A comparison of the pattern of herb and shrub growth in comparable sites in Chile and California. *American Midland Naturalist*, 120-132.

Kéfi, S., Berlow, E. L., Wieters, E. A., Navarrete, S. A., Petchey, O. L., Wood, S. A., ... & Brose, U. (2012). More than a meal... integrating non-feeding interactions into food webs. *Ecology Letters*, *15*(4), 291-300.

Kefi, S., Berlow, E. L., Wieters, E. A., Joppa, L. N., Wood, S. A., Brose, U., & Navarrete, S. A. (2015). Network structure beyond food webs: mapping non-trophic and trophic interactions on Chilean rocky shores. *Ecology*, *96*(1), 291-303.



- Kilca, R. V., Tizo-Pedroso, E., & Zanini, R. R. (2013). Diversidade de artrópodes nos abrigos foliares produzidos por *Gonioterma* sp.(Lepidoptera) em ramos de *Roupala montana* Aubl.(Proteaceae) no cerrado do Brasil central. *Revista de Biologia Neotropical/Journal of Neotropical Biology*, 10(2), 26-33.
- Kruskal, J. B. (1964). Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis. *Psychometrika*, 29(1), 1-27.
- Kunin, W. E., & Gaston, K. J. (1993). The biology of rarity: patterns, causes and consequences. *Trends in Ecology & Evolution*, 8(8), 298-301.
- Lawton, J. H. (1983). Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 28(1), 23-39.
- 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.
- 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.
- Lewinsohn, T. M., & Roslin, T. (2008). Four ways towards tropical herbivore megadiversity. *Ecology Letters*, 11(4), 398-416.
- Lill, J. T., & Marquis, R. J. (2003). Ecosystem engineering by caterpillars increases insect herbivore diversity on white oak. *Ecology*, 84(3), 682-690.
- Lill, J. T., & Marquis, R.J. (2007). Microhabitat manipulation: ecosystem engineering by shelter-building insects. Pages 107– 129 En: Cuddington KMD, Byers JE, Wilson WG y

Hastings A, editors. Ecosystem engineers: plants to protists. Theoretical Ecology Series. Elsevier, Massachusetts, USA.

Lind, E. M., Jones, M. T., Long, J. D., & Weiss, M. R. (2001). Ontogenetic changes in leaf shelter construction by larvae of *Epargyreus clarus* (Hesperiidae), the silver-spotted skipper. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 54(3), 77-82.

López-Carretero, A. (2010). Composición y diversidad de lepidópteros en la cronosecuencia sucesional del bosque tropical caducifolio, consecuencias sobre la herbivoría de *Casearia nitida*. México DF: UNAM. 86 p.

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.

López-Carretero, A., del-Val, E., & Boege, K. (2018). Plant-Herbivore Networks in the Tropics. En W. Dáttilo & V. Rico-Gray (Eds.), *Ecological Networks in the Tropics* (pp. 111-126). Springer International Publishing.

Luebert, F., Pliscoff, P. (2006). Sinopsis Bioclimática y Vegetacional de Chile. Universitaria, Santiago de Chile. 316 pp

Mace, G. M. (2004). The role of taxonomy in species conservation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359(1444), 711-719.

- Magalhães, N., Ferreira, L. B., Leitão, G., & Mantovani, A. (2012). Effects of leaf herbivory on the bromeliad *Aechmea blanchetiana*: a study of selective feeding by the scraper *Acentroptera pulchella*. *Acta Botanica Brasilica*, 26(4), 944-952.
- Maron, J. L., & Crone, E. (2006). Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1601), 2575-2584.
- Maron, J. L., & Kauffman, M. J. (2006). Habitat-specific impacts of multiple consumers on plant population dynamics. *Ecology*, 87(1), 113-124.
- Marquis, R. J., Lill, J. T., & Piccinni, A. (2002). Effect of plant architecture on colonization and damage by leafyiting caterpillars of *Quercus alba*. *Oikos*, 99(3), 531-537.
- Martínez-Falcón, A.P., Martínez-Adriano, C.A., Dáttilo, W. (2019). Redes complejas como herramientas para estudiar la diversidad de las interacciones ecológicas. En: Moreno, C.E. (Ed) *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex, Ciudad de México, pp. 265-283.
- Martinsen, G. D., Floate, K. D., Waltz, A. M., Wimp, G. M., & Whitham, T. G. (2000). Positive interactions between leafrollers and other arthropods enhance biodiversity on hybrid cottonwoods. *Oecologia*, 123(1), 82-89.
- Meskens, C., Mckenna, D., Hance, T., & Windsor, D. (2011). Host plant taxonomy and phenotype influence the structure of a Neotropical host plant-hispine beetle food web. *Ecological Entomology*, 36(4), 480-489.

Montenegro, G., Jordan, M., & Aljaro, M. E. (1980). Interactions between Chilean matorral shrubs and phytophagous insects. *Oecologia*, 45(3), 346-349.

Montgomery, G. A., Belitz, M. W., Guralnick, R. P., & Tingley, M. W. (2021). Standards and best practices for monitoring and benchmarking insects. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 513.

Morais, H. C., Diniz, I. R., & Silva, D. (1999). Caterpillar seasonality in a central Brazilian cerrado. *Revista de Biologia Tropical*, 47(4), 1025-1033

Moreira, X., Abdala-Roberts, L., Rasmann, S., Castagneyrol, B., & Mooney, K. A. (2016). Plant diversity effects on insect herbivores and their natural enemies: current thinking, recent findings, and future directions. *Current Opinion in Insect Science*, 14, 1-7.

Moreno, C.E. (2001). Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza, 84 pp.

Morison, J. I. L., & Lawlor, D. W. (1999). Interactions between increasing CO<sub>2</sub> concentration and temperature on plant growth. *Plant, Cell & Environment*, 22(6), 659-682.

Mundaca, E. A., Parra, L. E., & Vargas, H. A. (2013). A new genus and species of leaf miner (Lepidoptera, Gracillariidae) for Chile associated to the native tree *Lithraea caustica*. *Revista Brasileira de Entomologia*, 57(2), 157-164.

Murakami, M., Yoshida, K., Hara, H., & Toda, M. J. (2005). Spatio-temporal variation in Lepidopteran larval assemblages associated with oak, *Quercus crispula*: the importance of leaf quality. *Ecological Entomology*, *30*(5), 521-531.

Murakami, M., Ichie, T., y Hirao, T. (2008). Beta-diversity of lepidopteran larval communities in a Japanese temperate forest: effects of phenology and tree species. *Ecological Research* *23*, 179-187.

Nakamura, M., & Ohgushi, T. (2003). Positive and negative effects of leaf shelters on herbivorous insects: linking multiple herbivore species on a willow. *Oecologia*, *136*(3), 445-449.

Niemeyer, H. M., Bustamante, R. O., Simonetti, J. A., Teillier, S., Fuentes-Contreras, E., & Mella, J. E. (2002). Historia natural de la reserva nacional Río Clarillo: un espacio para aprender ecología. 315 pp.

Novotný, V., & Basset, Y. (2000). Rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons. *Oikos*, *89*(3), 564-572.

Novotny, V., & Basset, Y. (2005). Host specificity of insect herbivores in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *272*(1568), 1083-1090.

Novotny, V., Drozd, P., Miller, S. E., Kulfan, M., Janda, M., Basset, Y., & Weiblen, G. D. (2006). Why are there so many species of herbivorous insects in tropical rainforests?. *Science*, *313*(5790), 1115-1118.

- Novotny, V., Miller, S. E., Baje, L., Balagawi, S., Basset, Y., Cizek, L., ... & 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.
- Nyffeler, M., Şekercioğlu, Ç. H., & Whelan, C. J. (2018). Insectivorous birds consume an estimated 400–500 million tons of prey annually. *The Science of Nature*, *105*(7), 1-13.
- Ohgushi, T. (2005). Indirect interaction webs: herbivore-induced effects through trait change in plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *36*, 81-105.
- Ohgushi, T. (2008). Herbivore-induced indirect interaction webs on terrestrial plants: the importance of non-trophic, indirect, and facilitative interactions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, *128*(1), 217-229.
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., & Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *104*(50), 19891-19896.
- Padilla, F. M., & Pugnaire, F. I. (2006). The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *4*(4), 196-202.
- Pearse, I. S., & Hipp, A. L. (2012). Global patterns of leaf defenses in oak species. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, *66*(7), 2272-2286.
- Peeters, P. J. (2002). Correlations between leaf structural traits and the densities of herbivorous insect guilds. *Biological Journal of the Linnean Society*, *77*(1), 43-65.

- Pinho, B. X., 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.
- Poelman, E. H., van Loon, J. J., & Dicke, M. (2008). Consequences of variation in plant defense for biodiversity at higher trophic levels. *Trends in Plant Science*, *13*(10), 534-541.
- Poulin, R. (1997). Parasite faunas of freshwater fish: the relationship between richness and the specificity of parasites. *International Journal for Parasitology*, *27*(9), 1091-1098.
- Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., & Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, *25*(6), 345-353.
- 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.
- Price, P. W. (2002). Resource-driven terrestrial interaction webs. *Ecological Research*, *17*(2), 241-247.
- Rader, R., Bartomeus, I., Garibaldi, L. A., Garratt, M. P., Howlett, B. G., Winfree, R., ... & Woyciechowski, M. (2016). Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(1), 146-15

Ramírez-Hernández, A., Micó, E., & Galante, E. (2014). Temporal variation in saproxylic beetle assemblages in a Mediterranean ecosystem. *Journal of Insect Conservation*, *18*(5), 993-1007.

Read, J., Sanson, G., & Pérez Trautmann, M. F. (2016). Leaf traits in Chilean matorral: sclerophylly within, among, and beyond matorral, and its environmental determinants. *Ecology and Evolution*, *6*(5), 1430-1446.

Revilla, T. A., & Encinas-Viso, F. (2015). Dynamical transitions in a pollination–herbivory interaction: a conflict between mutualism and antagonism. *PloS One*, *10*(2), e0117964.

Richards, L. A., & Coley, P. D. (2007). Seasonal and habitat differences affect the impact of food and predation on herbivores: a comparison between gaps and understory of a tropical forest. *Oikos*, *116*(1), 31-40.

Staley, J. T., Mortimer, S. R., Masters, G. J., Morecroft, M. D., Brown, V. K., & Taylor, M. E. (2006). Drought stress differentially affects leaf-mining species. *Ecological Entomology*, *31*(5), 460-469.

Stachowicz, J. J. (2001). Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities: positive interactions play a critical, but underappreciated, role in ecological communities by reducing physical or biotic stresses in existing habitats and by creating new habitats on which many species depend. *Bioscience*, *51*(3), 235-246.



- Stouffer, D. B., Bascompte, J. (2011). Compartmentalization increases food-web persistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(9), 3648–3652.
- Summerville, K. S., Crist, T. O., Kahn, J. K., & Gering, J. C. (2003). Community structure of arboreal caterpillars within and among four tree species of the eastern deciduous forest: Caterpillar diversity in tree crowns. *Ecological Entomology*, 28(6), 747-757.
- Thébault, E., & Fontaine, C. (2010). Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*, 329(5993), 853-856.
- Thompson, J. N. (1994). *The Coevolutionary Process*. University of Chicago Press.
- Thomson, L. J., Macfadyen, S., & Hoffmann, A. A. (2010). Predicting the effects of climate change on natural enemies of agricultural pests. *Biological control*, 52(3), 296-306.
- Trotter RT, Cobb NS y Whitham TG. 2008. Arthropod community diversity and trophic structure: a comparison between extremes of plant stress. *Ecological Entomology* 33(1), 1–11
- Turner, I. M. (1994). Sclerophylly: primarily protective?. *Functional ecology*, 8(6), 669-675.
- 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.
- Ugarte, A. (2015). Pequeña guía de Campo. *Mariposas de Chile. Santiago, Chile: Ograma Impresores*, 1-250.

- Urta, F. (2018). Dos nuevas especies de Oecophoridae (Lepidoptera: Gelechioidea) del Parque Nacional Bosque Fray Jorge, Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural*, 67(1), 81-88.
- Urta, F., Pérez-Schultheiss, J., Otárola, A., & Araneda, S. (2020). Lepidópteros de la Cordillera de Nahuelbuta, parte I: Oecophoridae (Lepidoptera: Gelechioidea). *Boletín Nahuelbuta Natural*, 5: 1.
- Vacher, C., Piou, D., & Desprez-Loustau, M. L. (2008). Architecture of an antagonistic tree/fungus network: the asymmetric influence of past evolutionary history. *PloS One*, 3(3), e1740.
- Valladares, G., Cagnolo, L., & Salvo, A. (2012). Forest fragmentation leads to food web contraction. *Oikos*, 121(2), 299-305.
- Vázquez, D. P., & Aizen, M. A. (2003). Null model analyses of specialization in plant–pollinator interactions. *Ecology*, 84(9), 2493-2501.
- Vicencio, J. (2020). El año de los tornados, la sequía y el calor extremo. Recuperado 18 de marzo de 2021, de Blog oficial de la Dirección Meteorológica de Chile website: <https://blog.meteochile.gob.cl/2020/01/03/2019-el-ano-de-los-tornados-la-sequia-y-el-calor-extremo/>.
- Vieira, C., Romero, G.Q. (2013). Ecosystem engineers on plants: indirect facilitation of arthropod communities by leaf-rollers at different scales. *Ecology* 94 (7), 1510-1518.
- Villa-Galaviz, E., Boege, K., & del-Val, E. (2012). Resilience in plant-herbivore networks during secondary succession. *PloS One*, 7(12), e53009.

Volf, M., Pyszko, P., Abe, T., Libra, M., Kotásková, N., Šigut, M., ... & Abe, H. (2017). Phylogenetic composition of host plant communities drives plant-herbivore food web structure. *Journal of Animal Ecology*, 86(3), 556-565.

Wang, H. G., Marquis, R. J., & Baer, C. S. (2012). Both host plant and ecosystem engineer identity influence leaf-tie impacts on the arthropod community of *Quercus*. *Ecology*, 93(10), 2186-2197.

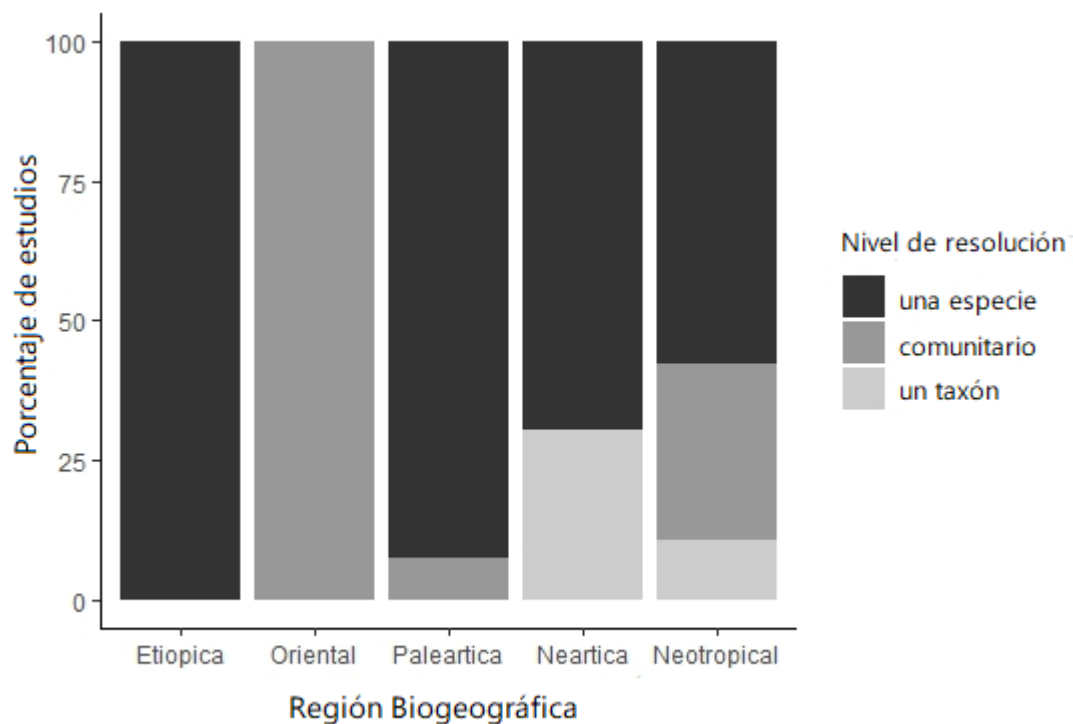
## VII. ANEXOS

### **Anexo 1: Revisión sobre estudios de lepidópteros constructores de refugios foliares a nivel mundial.**

Durante el mes de julio del año 2020 se llevó a cabo revisión bibliográfica de las publicaciones científicas sobre lepidópteros constructores de refugios foliares a nivel mundial. Dicha búsqueda se realizó a través de Web of Science y Google Scholar utilizando las palabras "*caterpillars OR herbivore*" "*shelter-building*" e incluyó todos los trabajos publicados desde el año 1950 al año 2020.

La revisión estuvo restringida al orden de los lepidópteros constructores de refugios foliares. En primer lugar, debido a que corresponde a uno de los grupos de insectos más diversos y que se presentan en casi todos los ambientes terrestres del planeta (Scoble, 1992). En segundo lugar, porque se ha descrito que varias familias de este grupo son constructores obligados de refugios foliares (Lill y Marquis, 2007).

La búsqueda bibliográfica arrojó un total de 435 publicaciones científicas, de las cuales se seleccionaron 91 estudios, y sus referencias bibliográficas. A partir de las investigaciones seleccionadas, se cuantificó la frecuencia de estudios por país y región biogeográfica, y en cada uno de ellos se registró el nivel de resolución hospedera; i) nivel especie (una única especie hospedera), ii) taxon (especies de un género, familia, subfamilia) y iii) comunitaria (especies de distintos taxones).



**Figura A1.** Porcentaje de estudios encontrados sobre lepidópteros constructores de refugios foliares en distintas regiones biogeográficas del mundo y a distintos niveles de resolución (nivel especie, nivel taxon y nivel comunitario).

Según la revisión, existe una mayor cantidad de estudios que se basan en el estudio de un solo taxon de planta hospedera, y que provienen de la mayoría de las regiones biogeográficas. En menor medida, estudios que se desarrollan a partir de dos o más especies de plantas que se asocian con herbívoros constructores de refugios foliares fueron identificados. La región Neotropical fue la única en la que se observó los tres niveles de estudio en sus investigaciones.

## Anexo 2: Especies y morfoespecies de insectos herbívoros y plantas.

La actual pandemia por SARS-Cov-2 fue una limitante para la identificación completa de herbívoros, plantas registradas en este estudio, es por esto, que hay varias morfoespecies que siguen en proceso de identificación.

Los insectos herbívoros identificados en este estudio fueron mitad herbívoros constructores de refugios foliares y mitad de vida libre. Estos pertenecieron a 2 órdenes distintos, Lepidóptera representado a partir de 6 familias distintas, y Coleóptera representado por 2 familias distintas (Tabla A1).

**Tabla A1.** Lista de especies y morfoespecies de insectos herbívoros del bosque esclerófilo perteneciente al Parque Nacional Rio Clarillo. Las especies de herbívoros constructores de refugios foliares están denotados con el símbolo asterisco (\*).

Código	Orden	Familia	Especie
Oec1*	Lepidóptera	Oecophoridae	Oecophoridae sp1
Oec2*	Lepidóptera	Oecophoridae	Oecophoridae s
Hsp	Lepidóptera	Saturniidae	<i>Hylesia sp</i>
Asp	Lepidóptera	Saturniidae	<i>Automeris sp</i>
Oci	Lepidóptera	Saturniidae	<i>Ormiscodes cinnamomea</i>
Pyr1*	Lepidóptera	Pyralidae	Pyralidae sp1
Pyr 2*	Lepidóptera	Pyralidae	Pyralidae sp2
Noc	Lepidóptera	Noctuidae	Noctuidae sp.
Tor*	Lepidóptera	Tortricidae	Tortricidae sp.
Las	Lepidóptera	Lasiocampidae	Lasiocampidae sp

Cur	Coleóptera	Curculionidae	Curculionidae sp.
Pro	Coleóptera	Chrysomelidae	Procalus sp
Lep1*	Lepidóptera	-	Lepidoptera sp1
Lep2*	Lepidóptera	-	Lepidoptera sp2
Lep3	Lepidóptera	-	Lepidoptera sp3
Lep4*	Lepidóptera	-	Lepidoptera sp4



**Figura A2.** Insectos herbívoros registrados en el PNRC. El primer grupo (a-g) corresponden a los organismos constructores de refugios foliares. El resto está conformado por las especies de vida libre: a) Oecophoridae sp1, b)Pyralidae sp1, c) Pyralidae sp2, d) Lepidoptera sp, e)Lepidoptera sp, f) Tortricidae sp., g) Oecophoridae sp2, h) *Ormiscodes cinnamomea*, i) *Automeris sp*, j)Lepidoptera sp1, k) Curculionidae sp, l) *Lasiocampidae sp*, m) *Noctuidae sp*, n) *Hylesia sp*, ñ)*Procalus sp*.

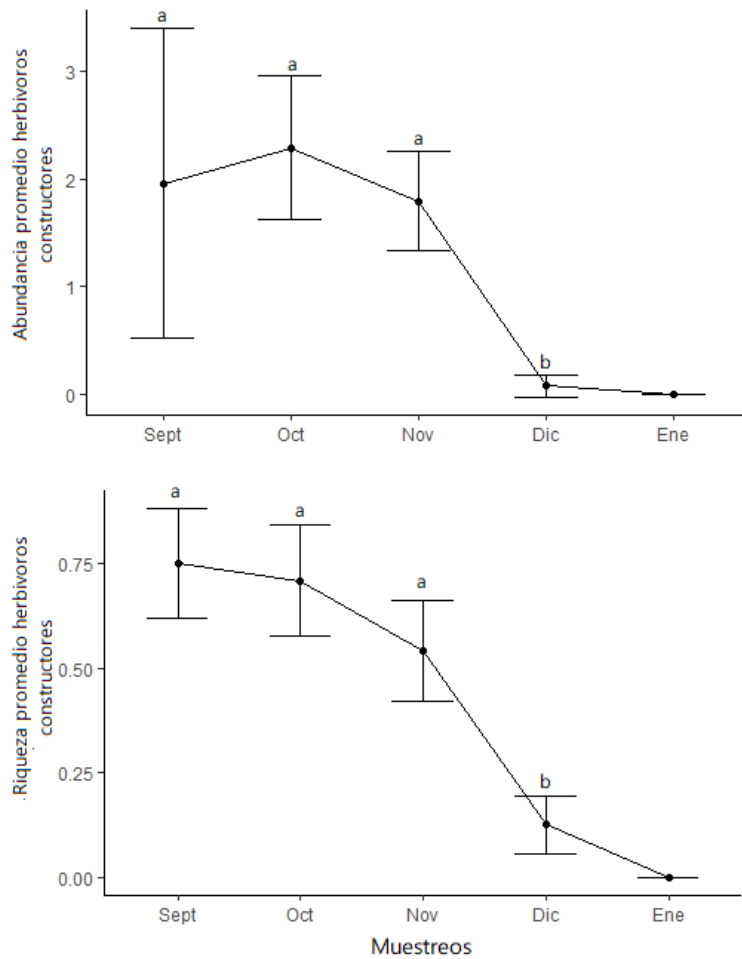


Las especies vegetales identificadas del bosque esclerófilo que se asociaron a insectos herbívoros pertenecieron a 6 familias distintas y en su mayoría se presentaron como arbustos y en ambas laderas de exposición solar (Tabla A2).

**Tabla A2.** Lista de especies de plantas hospederas de la comunidad de lepidópteros herbívoros del Parque Nacional Río Clarillo. Se detalla la familia, especie, forma de vida y asociación vegetal. Esta última característica se refiere a si la especie fue hallada en asociaciones vegetales de la ladera de exposición polar (LPOL), ecuatorial (LECU) o ambas.

Código	Familia	Especie	Forma de vida	Asociación vegetal
Lca	Anacardiaceae	<i>Lithraea caustica</i>	Arbusto	LPOL/LECU
Qsa	Rosaceae	<i>Quillaja saponaria</i>	Árbol	LPOL/LECU
Kob	Rosaceae	<i>Kageneckia oblonga</i>	Arbusto	LECU
Cod	Euphorbiaceae	<i>Colliguaja odorífera</i>	Arbusto	LECU
Lch	Myrtaceae	<i>Luma chequen</i>	Arbusto	LPOL
Cal	Lauraceae	<i>Cryptocarya alba</i>	Árbol	LPOL
Bsp	Asteraceae	<i>Baccharis</i> sp	Arbusto	LECU
P8	-	-	Arbusto	LPOL
P9	-	-	Arbusto	LPOL

### Anexo 3: Variación temporal en abundancia y riqueza de constructores refugios foliares.



**Figura A3.** Variación temporal de la abundancia (a) y riqueza promedio (b) de insectos herbívoros constructores de refugios foliares del PNRC, durante el periodo comprendido entre septiembre de 2020 a enero 2021. Los valores de cada promedio representan el de los ocho sitios de muestreo en el área de estudio. Las barras en cada punto de muestreo indican error estándar. Letras diferentes entre muestreos representan diferencias significativas (Wilcoxon ( $p=0,05$ )).

La abundancia y riqueza de los herbívoros constructores fue bastante baja, y tendió a decrecer hacia los últimos meses de muestreo. De acuerdo con el grafico, se detectaron diferencias significativamente entre los valores promedio de la abundancia y riqueza entre los primeros 3 meses y diciembre. En enero no se registraron nuevos herbívoros.