



“Herbivoría por insectos en especies del bosque templado lluvioso: rol de los rasgos foliares y del ambiente lumínico”

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

BIÓLOGA CON MENCIÓN EN MEDIO AMBIENTE

por

PÍA PALMA SALAS

Directora del Seminario de Título:

FRIDA PIPER BUSICO

Patrocinante:

CAREZZA BOTTO MAHAN

Noviembre 2022

Santiago – Chile



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):

PÍA LORETO PALMA SALAS

“HERBIVORÍA POR INSECTOS EN ESPECIES DEL BOSQUE TEMPLADO LLUVIOSO: ROL DE LOS RASGOS FOLIARES Y DEL AMBIENTE LUMÍNICO”

Ha sido aprobado por la Comisión de Evaluación, en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Bióloga con mención en Medio Ambiente.

Dra. Frida Piper B.

Directora Seminario de Título

Dra. Carezza Botto M.

Profesora Patrocinante

COMISIÓN REVISORA Y EVALUADORA

Dr. David Véliz B.

Presidente

Dra. Rosa Scherson V.

Correctora

Santiago de Chile, Noviembre 2022

BIOGRAFÍA



Nací en Santiago en 1996, desde mis años de formación escolar tuve un fuerte interés por la biología y la ecología, lo que me llevó a estudiar esta hermosa carrera en el año 2014. Durante el desarrollo de mi formación como bióloga ambiental descubrí mi gran interés por la botánica, siendo ayudante del ramo de Biología Vegetal. Además de mi creciente participación en problemáticas deportivas siendo parte del Centro Deportivo de estudiantes de Ciencias por dos años y luego del Centro Deportivo de estudiantes de la Universidad de Chile, como Coordinadora ODES, desarrollando mis capacidades comunicativas y de liderazgo frente a la comunidad. Más recientemente he trabajado en el Vivero y Consultora “Ecores” (Linares), especializado en restauración de bosques con especies endémicas de Chile, donde en paralelo a este seminario de título he participado de proyectos y experimentos a cargo de la Profesora Frida Piper (Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Talca) ayudando a la limpieza de semillas, mantención de plántulas y cosecha y preparación de muestras de laboratorio, labor que mantengo hasta el día de hoy.

AGRADECIMIENTOS

Gracias a mi familia, por el apoyo en cada proyecto que he decidido emprender, por la confianza en mí y en mis capacidades. Gracias a mis amigos y más cercanos, los cuales son esa familia que uno elige, por estar siempre apoyándome, por celebrar mis victorias como si fueran las suyas y ser mi contención cuando necesitaba quien me escuchara. Gracias a la profe Carezza por ayudarme desde el comienzo hasta el final, por darme esa confianza y guía cuando sentí que todo estaba mal; por siempre tener una palabra de aliento y un consejo, lo que me ha llevado hasta aquí hoy. Finalmente darle las gracias a la profe Frida, a la cual admiro mucho, es una excelente profesional de la cual he tenido el honor de aprender a ser una mejor científica, gracias por su paciencia y su guía continua para que este seminario se pudiera llevar a cabo de la mejor forma posible. Además, por supuesto, del amparo económico para el desarrollo de este Seminario gracias al proyecto FONDECYT 1190927 patrocinado por la Universidad de Talca y a los proyectos Corporación Instituto de Ecología y Biodiversidad, (IEB) ANID FB210006 y ANID – Millennium Science Initiative Program – NCN2021-050.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

BIOGRAFÍA	ii
AGRADECIMIENTOS	iii
ÍNDICE DE CONTENIDOS	iv
ÍNDICE DE TABLAS	v
ÍNDICE DE FIGURAS	vi
TABLA DE ABREVIATURAS	vii
RESUMEN	1
ABSTRACT	3
1 INTRODUCCIÓN	5
1.1 Hipotesis	9
1.2 Objetivo general	9
2 MATERIALES Y MÉTODOS	9
2.1 Especies de estudio	9
2.2 Diseño experimental	12
2.2.1 Sitio de estudio y clima	12
2.2.2 Condiciones de crecimiento	12
2.2.3 Determinación del área foliar y herbivoría	14
2.3 Análisis estadístico	15
3 RESULTADOS	17
3.1 Patrones generales de daño por herbivoría	17
3.2 Efectos de la especie y la luz sobre el daño foliar por herbivoría	19
4 DISCUSIÓN	22
5 CONCLUSIONES	26
6 BIBLIOGRAFÍA	28
ANEXO	36

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1 – Características ecológicas de las especies de estudio. Área foliar específica (AFE) y porcentaje de nitrógeno foliar (% N).....	11
Tabla 2 – Resumen del número de plántulas muestreadas.....	14

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1 – Metodología para la medición de daño foliar utilizando el programa “ImageJ”. (A) Establecimiento de la escala (conversión de píxeles a cm ²). (B) Medición de área foliar. (C) Estimación de área foliar faltante	15
Figura 2 – Histogramas de la distribución de datos y su frecuencia en ambas condiciones lumínicas de todas las plantas muestreadas.	18
Figura 3 – Porcentaje de daño foliar por herbivoría en plántulas de seis especies arbóreas en vivero. Las cajas muestran la mediana (línea media de la caja) y los cuartiles 5 y 95 % de la distribución de datos en función de la especie. Los puntos corresponden a datos atípicos. Ap: <i>Acer pseudoplatanus</i> ; Dw: <i>Drimys winteri</i> ; Nb: <i>Nothofagus betuloides</i> ; Nn: <i>Nothofagus nitida</i> ; Np: <i>Nothofagus pumilio</i> ; Pn: <i>Podocarpus nubigenus</i>	20
Figura 4 – Porcentaje de daño foliar por herbivoría en plántulas de seis especies arbóreas en vivero en dos condiciones lumínicas contrastantes. Las cajas muestran la mediana (línea media de la caja) y los cuartiles 5 y 95 % de la distribución de datos en función de la especie y la condición lumínica. Los puntos corresponden a datos atípicos. Ap: <i>Acer pseudoplatanus</i> ; Dw: <i>Drimys winteri</i> ; Nb: <i>Nothofagus betuloides</i> ; Nn: <i>Nothofagus nitida</i> ; Np: <i>Nothofagus pumilio</i> ; Pn: <i>Podocarpus nubigenus</i>	21

TABLA DE ABREVIATURAS

Ap:	<i>Acer pseudoplatanus</i>
Dw:	<i>Drimys winteri</i>
Nb:	<i>Nothofagus betuloides</i>
Np:	<i>Nothofagus pumilio</i>
Nn:	<i>Nothofagus nitida</i>
Pn:	<i>Podocarpus nubigenus</i>
AFE:	Área Foliar Específica

RESUMEN

La herbivoría por insectos es una de las principales causas de mortalidad en plantas. Las plantas han evolucionado respuestas defensivas que reducen el daño de los herbívoros, incluyendo estrategias de defensa como el cambio en la palatabilidad de sus hojas. Este tipo de defensas impiden que las poblaciones vegetales se vean reducidas completamente por efecto de esta interacción antagonista. Dada la condición ectoterma de los insectos y el hecho de que la temperatura ambiental de regiones templadas es generalmente subóptima para éstos, se espera que los insectos prefieran condiciones de sol. Por otro lado, dado que las hojas de sombra son más palatables que las hojas de sol, se espera que los insectos herbívoros prefieran condiciones de sombra obteniendo así una dieta de mejor calidad. El objetivo de este seminario de título es analizar el daño foliar producido por la herbivoría por insectos asociado a condiciones de sol y sombra. Para ello, se cuantificó la herbivoría producida en plántulas de seis especies arbóreas, cinco de ellas nativas del bosque templado lluvioso de Chile (*Drimys winteri* J.R. Forst. & G. Forst., *Nothofagus betuloides* (Mirb.) Oerst., *Nothofagus nitida* (Phil.) Krasser, *Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser, y *Podocarpus nubigenus* Lindl.), y una especie exótica, invasora en este mismo tipo de bosque (*Acer pseudoplatanus* L.). Para esto, se llevó a cabo un experimento en maceta al aire libre en el vivero "El Mallín", ubicado en Puerto Aysén, sur de Chile (45° 59" S, 71° 52" O, 30 m sobre el nivel del mar nivel). Se aplicaron dos tratamientos de luz (sombra y sol), luego de dos temporadas de crecimiento se recolectaron todas las hojas de cada planta, analizando el área presente y el área faltante para calcular el porcentaje de daño por planta en cada una de las especies mediante análisis de fotografías con el programa "ImageJ".

Considerando todas las especies juntas, se encontró que no existe una diferencia significativa de la herbivoría entre condiciones lumínicas. Considerando sólo ambas condiciones lumínicas, se observaron menores niveles de herbivoría en *P. nubigenus* que en las demás especies. Considerando la interacción entre especies y condiciones lumínicas, se observó una tendencia en la preferencia de los herbívoros por la condición de sombra, siendo significativa en *N. betuloides* y *N. nítida*. Este resultado muestra el efecto de la luz sobre la calidad y características de las hojas fue un factor decisivo para estas dos especies. Se concluye que a los herbívoros no les fue indiferente el tipo de hojas que consumen ni de qué especie, siendo capaces de discriminar por calidad y prefiriendo las especies caducifolias que las siempreverdes, posiblemente por sus rasgos foliares específicos. Sin embargo, una especie siempreverde presentó niveles de daño similares a los de las especies caducifolias, indicando que factores especie-específicos también influyeron en los resultados de este estudio. Los resultados sugieren que los efectos de la luz sobre la palatabilidad foliar ejercen una mayor influencia en la herbivoría que los efectos de la luz sobre la temperatura de los insectos.

ABSTRACT

Insect herbivory is one of the main causes of plant mortality. Throughout evolution, plants have developed defensive mechanisms that decrease damage caused by herbivores, including defensive strategies such as changes in the palatability of their leaves. These strategies prevent plant populations from getting completely reduced by the effect of herbivory. Because of the insects' ectotherm condition and since the temperature of temperate regions is generally suboptimal for them, it is expected that they prefer sun conditions. Also, since shade conditions leaves are more palatable than the sunlight ones, it is also expected that insects prefer shade conditions, thus achieving a higher quality diet. The objective of this thesis is to analyze leaf damage produced by insect herbivory associated with sun and shade conditions. For this purpose, the herbivory produced on six young species of trees, five of them native trees of the temperate rainy forest of Chile (*Drimys winteri* J.R. Forst. & G. Forst., *Nothofagus betuloides* (Mirb.) Oerst., *Nothofagus nitida* (Phil.) Krasser, *Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser, y *Podocarpus nubigenus* Lindl.) and an exotic one, invasive in this same type of forest (*Acer pseudoplatanus* L.), was measured. To achieve this, an experiment was carried out in an open-air nursery during two growth seasons in "El Mallín", located in Puerto Aysén, at the south of Chile (45° 59" S, 71° 52" W, 30 meters above sea level). Two light treatments were applied: one of severe shade and another at open condition. All the leaves of all species were collected at the end of the second growth season and photographed to analyze the present and absent leaf area. Then, herbivory was evaluated through the analysis of these photos by using the "ImageJ" software.

Considering all species together, it was found that there is no significant difference on herbivory between both light conditions. Across only these two light conditions, lower levels of herbivory were observed in *P. nubigenus* over the rest of the species. Considering the interaction between species and light conditions, it was observed a tendency in the preference for shade condition herbivory which was significant in *N. betuloides* and *N. nitida*, showing that the indirect action of the light conditions was a decisive factor for these two species. These results show that the effect of light on the quality and the features of leaves were a key factor for these two species. It is concluded that herbivores were not indifferent to the type of leaves they consume neither the species identity, being capable of discriminating by quality and preferring leaves from deciduous species over the ones from evergreen species, likely due to their specific leaf traits. However, an evergreen species presented high and similar levels of damage to the ones of deciduous species, pointing out that specific-to-species factors also influenced the results of this study. These results suggest that the effects of light on leaf palatability have a higher influence on insect herbivory than the effects of light on the temperature of insects.

1 INTRODUCCIÓN

La herbivoría se define como la interacción entre plantas y animales que consumen alguna parte del tejido de las plantas (hojas, tallos, flores, frutos, raíces, etc.) (Del Val & Boege 2012). Desde un punto de vista evolutivo, la herbivoría se considera como una importante fuerza de selección en el desarrollo de las plantas (Marquis et al. 1987) y juega un papel determinante en la dinámica foliar, afectando el crecimiento y nutrición de la planta a lo largo de su ciclo vegetativo. Los herbívoros afectan significativamente la riqueza, la heterogeneidad, el ciclaje de nutrientes y la abundancia relativa de las especies de las cuales se alimentan (Crawley 1983, 1989). Dentro de los bosques, a mayor escala, la herbivoría influye en la dinámica de la regeneración de especies, donde condiciona procesos esenciales del ecosistema, como lo son los ciclos biogeoquímicos y las dinámicas sucesionales de sus comunidades (Jones et al. 1994).

Las plantas han evolucionado respuestas para defenderse de los herbívoros, principalmente empleando dos estrategias: resistencia y tolerancia (Del Val & Boege 2012). La resistencia se define como la reducción de daño por herbívoros (Fritz & Simms 1992), mientras que la tolerancia se define como la capacidad de la planta de sobrevivir y regenerar luego de que el daño ha ocurrido (Strauss & Agrawal 1999). Los mecanismos de tolerancia a la herbivoría en plantas incluyen el aumento de la tasa fotosintética, una alta tasa de crecimiento compensatorio y la capacidad de movilizar reservas de carbono desde la raíz después de sufrir daño (Strauss & Agrawal 1999; Thomson et al. 2003). En especies leñosas, la tolerancia es una estrategia mayormente utilizada por especies deciduas, en que las hojas de corta duración, delgadas y ricas en nitrógeno, presentan una alta capacidad fotosintética, pero son también más vulnerables a la herbivoría (Pringle et al. 2011; Piper & Fajardo 2014). Por otro lado, los atributos de resistencia

incluyen rasgos foliares o defensas químicas que actúan mitigando o reduciendo los ataques producidos por los herbívoros (Coley 1983; Coley & Aide 1991; Crankshaw & Langenheim 1981; Marquis 1984). Los rasgos asociados a mayor resistencia a herbivoría incluyen mayores cantidades de metabolitos secundarios, mayor dureza foliar y menor tasa fotosintética, como también menor concentración de nutrientes como nitrógeno (Altesor 2016). Los rasgos de resistencia son más frecuentes en las especies siempreverdes que en las deciduas (Pringle et al. 2011; Piper & Fajardo 2014, Piper et al. 2019), pues las especies siempreverdes deben invertir en hojas duraderas que puedan resistir estresores tales como bajas temperaturas, pero no necesitan invertir en una maquinaria fotosintética altamente eficiente (Kikuzawa 1991; Coley et al. 1985).

La herbivoría no sólo es afectada por los rasgos de las plantas sino también por factores ambientales tales como la temperatura, la humedad y la luz (Garibaldi et al. 2011). Estos factores pueden influenciar a la herbivoría de manera **indirecta**, a través de su efecto en los rasgos de las plantas, y de manera **directa**, a través de su efecto en la actividad y metabolismo del insecto. Entre los efectos ambientales **indirectos**, la disponibilidad de luz puede afectar a la herbivoría insectil a través de su influencia en las características de las hojas. El aumento en disponibilidad de luz puede reducir la palatabilidad y aumentar las defensas químicas, conduciendo a menores tasas de herbivoría (Niesenbaum 1992; Chacón & Armesto 2006; Niesenbaum & Kluger 2006; Salgado-Luarte & Gianoli 2010; Portela et al. 2012). Por el contrario, escasa disponibilidad de luz determina rasgos tales como elevada área foliar y área foliar específica (AFE), los cuales han sido asociados con una mayor herbivoría (Feeny 1976, Piper et al. 2019). El área foliar específica se define como la razón entre el área foliar y el peso de la hoja, y corresponde a un índice del espesor y densidad de la hoja (Hunt 2012). Este efecto

indirecto de la disminución de la disponibilidad de luz causaría la preferencia de los herbívoros por follaje de ambientes de sombra. En cuanto a efectos **directos** de la disponibilidad de luz, los microambientes lumínicos pueden afectar la temperatura ambiental y posiblemente la corporal de los insectos. Los insectos poseen una temperatura óptima para el hemisferio sur de aproximadamente 25°C, sin embargo, para latitudes de regiones templadas del hemisferio sur la temperatura ambiental promedio suele ser mucho menor a dicho valor (Frazier et al. 2006; Deutsch et al. 2008). Por ejemplo, en un bosque de *Nothofagus antarctica* en la región de Aysén se encontró que la temperatura promedio entre septiembre de 2016 y enero de 2017, fue 1,1 °C mayor en claros que en el sotobosque (Aravena Torres 2018). Por lo tanto, los ambientes sombríos del sur de Chile podrían ser muy fríos para los herbívoros, dado que los insectos son ectotermos. Temperaturas subóptimas en condiciones de sombra podrían causar la reducción de tasas de crecimiento, supervivencia y consumo foliar, y, en consecuencia, la preferencia de los insectos por ambientes de mayor disponibilidad de luz.

La importancia relativa de los efectos directos e indirectos de la luz sobre la herbivoría por insectos no está clara. Un meta-análisis reciente encontró que, a nivel global, la herbivoría es mayor en condiciones de alta disponibilidad de luz que en sombra (Piper et al. 2018), sin embargo, para especies templadas se encontró que no existe una diferencia significativa entre las dos condiciones de luz. En dicho estudio, los bosques templados del hemisferio sur fueron un ecosistema particularmente sub-representado, debido a la escasez de estudios disponibles. Es esperable que, si los herbívoros están limitados por temperatura, el efecto directo de la luz sea más determinante de la herbivoría que el efecto indirecto de la luz y, por lo tanto, que exista mayor daño en

condiciones de sol que de sombra. Por el contrario, si la calidad de la dieta es más limitante para los herbívoros que la temperatura del ambiente donde se alimentan, el efecto indirecto de la luz debería ser más importante que el efecto directo, por lo que se esperaría que la herbivoría fuese mayor en hojas de sombra que en hojas de sol. La evaluación del efecto neto de la luz sobre los niveles de herbivoría causada por insectos mejoraría nuestra comprensión de las presiones selectivas sobre los rasgos de las plantas en relación con la luz.

En este estudio se abordaron las siguientes preguntas: ¿Es la herbivoría por insectos diferente entre ambientes contrastantes de luz? Si es así, ¿son dichas diferencias consistentes con limitaciones de la temperatura corporal de los insectos, o con limitaciones en la palatabilidad de la dieta? ¿Será más importante para los herbívoros la búsqueda de los lugares soleados y cálidos en las regiones templadas o primará la búsqueda de la calidad de la dieta? Para abordar estas preguntas se midió la herbivoría en plántulas de seis especies de árboles, cinco de ellas nativas del bosque templado lluvioso de Chile (*Drimys winteri* J.R. Forst. & G. Forst., *Nothofagus betuloides* (Mirb.) Oerst., *Nothofagus nitida* (Phil.) Krasser, *Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser, y *Podocarpus nubigenus* Lindl.), y una especie exótica, invasora dentro de este mismo bosque (*Acer pseudoplatanus* L.). Se aplicaron dos condiciones lumínicas, una de sol y una de sombra durante dos temporadas de crecimiento, posteriormente cuantificando la pérdida de área foliar en especies sombra-tolerantes y sombra-intolerantes. Se espera que, si las limitaciones térmicas son relativamente más importantes que las nutricionales, la herbivoría sea mayor en ambientes de sol que de sombra.

1.1 Hipotesis

Asumiendo que los insectos herbívoros se encuentran limitados por la luz de manera directa, se espera que en ambientes de mayor disponibilidad lumínica exista mayor herbivoría que en la sombra debido a su condición ectoterma; por el contrario, si se encuentran limitados por la luz de manera indirecta se espera que exista mayor herbivoría a menor disponibilidad lumínica ya que las hojas de sombra son generalmente más palatables (más delgadas, con mayores concentraciones de nutrientes y menos defendidas contra los artrópodos) que las hojas de sol.

1.2 Objetivo general

Evaluar la herbivoría por insectos asociada a condiciones de sol y sombra en especies del bosque templado lluvioso de Chile.

2 MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Especies de estudio

Se estudiaron seis especies arbóreas, dos de ellas caducifolias de invierno y cuatro especies de hoja perenne con requerimientos contrastantes de luz. Cinco de las especies son nativas y una es exótica (Tabla 1). *Nothofagus pumilio* (Nothofagaceae) es una especie arbórea caducifolia de sucesión temprana que domina el bosque templado en los Andes del sur de Chile y Argentina, donde se distribuye a lo largo de un amplio rango de elevación hasta la línea arbórea, y de 35° a 55° S (Fajardo & Piper

2017). *Nothofagus betuloides* es una especie arbórea de hoja perenne y de sucesión temprana que también es dominante de los bosques templados del sur de Chile (Donoso 1993). *Drimys winteri* (Winteraceae) y *Nothofagus nitida* son dos especies de árboles de hoja perenne de sucesión media que son típicos del bosque templado del sur de Chile (Donoso 1993). Finalmente, *Podocarpus nubigenus* (Podocarpaceae) es una especie de conífera de sucesión tardía, caracterizada por ser una de las especies más tolerantes a la sombra del bosque templado del sur de Chile. Incluimos en este experimento a *Acer pseudoplatanus* (Sapindaceae), ya que se trata de una especie arbórea exótica que ocasionalmente invade el sotobosque del bosque siempreverde templado en el hemisferio sur (Fuentes et al. 2020). *A. pseudoplatanus* es una especie caducifolia de invierno que exhibe un rápido crecimiento y posee hojas adquisitivas de recursos, que sin embargo pueden prosperar a la sombra (Lechowicz 1984) y convertirse en una especie arbórea de sucesión tardía (Vitasse et al. 2014).

Tabla 1 – Características ecológicas de las especies de estudio. Área foliar específica (AFE) y porcentaje de nitrógeno en la hoja (%N).

Especies de estudio	Hábito foliar	Requerimientos de luz	Longevidad foliar (años)	AFE (cm ² /g)	% N	Referencias
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	Caducifolio	Sombra tolerante	0.5	213	2.20	Withington et al. (2006); Taylor & Davies (1985)
<i>Drimys winteri</i> J.R. Forst. & G. Forst.	Siempreverde	Sombra semi-tolerantes	3.5	45.43	0.967	Lusk & Contreras (1999); Fajardo & Piper (2015)
<i>Nothofagus betuloides</i> (Mirb.) Oerst.	Siempreverde	Sombra intolerante	2.5	62.79	1.172	Piper et al. (2019); Lusk & Contreras (1999); Fajardo & Piper (2015)
<i>Nothofagus nitida</i> (Phil.) Krasser	Siempreverde	Sombra semi-tolerantes	3.5	70.077	1.16	Lusk & Contreras (1999)
<i>Nothofagus pumilio</i> (Poepp. & Endl.) Krasser	Caducifolio	Sombra semi-tolerante	0.5	150.98	1.75	Richter & Frangi (1992); Piper et al. (2013)
<i>Podocarpus nubigenus</i> Lindl.	Siempreverde	Sombra tolerante	7.3	48.87	0.75	Lusk, C. H. (2001); Lusk et al. (2003); Lusk & Contreras (1999)

2.2 Diseño experimental

Se cuantificó la herbivoría en plantas provenientes de un experimento de sombra realizado en una instancia previa a este trabajo. En el experimento se expusieron las plántulas a dos condiciones lumínicas en macetas al aire libre durante dos temporadas de crecimiento.

2.2.1 Sitio de estudio y clima

El experimento fue realizado en el vivero El Mallín (Corporación Nacional Forestal, CONAF), ubicado en Puerto Aysén, sur de Chile (45° 59" S, 71° 52" O, 30 m sobre el nivel del mar [asl]). El clima en esta zona es templado y lluvioso, con una precipitación media anual de 2034 mm que se distribuye uniformemente alrededor del año, mientras que la temperatura media anual es de 8 °C. La temperatura media y la precipitación de la temporada de crecimiento (octubre-marzo) son 11 °C y 347 mm, respectivamente (Estación meteorológica Puerto Aysén, 32 m s.n.m.; Dirección General de Aguas, 2007-2017).

2.2.2 Condiciones de crecimiento

En octubre de 2013 (principios de la primavera), individuos de dos años de cada especie fueron trasplantados a macetas de 2 L completamente llenas con una mezcla homogeneizada de sustrato comercial (20% de contenido de materia orgánica, razón 50 carbono: nitrógeno (C/N) y pH 6). El contenido de sustrato de cada maceta era de aproximadamente 2,0 Kg, una cantidad suficiente de sustrato para la exploración radicular en estas especies de crecimiento lento. Sin embargo, para *Acer*

pseudoplatanus se utilizaron macetas de 4 L, ya que esta especie posee un crecimiento más rápido en comparación con el resto de las especies de estudio. Las plántulas de todas las especies fueron asignadas aleatoriamente a cuatro bloques con dos tratamientos de luz (condición de sombra y condición de sol). La condición de sol estuvo representada por la disponibilidad total de luz, mientras que la condición de sombra se logró colocando las macetas debajo de la sombra de árboles de *Alnus glutinosa*, y cubriendo completamente los lados laterales y la parte superior con marcos de una malla raschel negra 80% de sombra. Cada bloque contenía al menos 2 plántulas por especie y condición de luz. La densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD, media \pm EE, n = 4 bloques) fue de 888 ± 169 y $85 \pm 199 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ para las condiciones de sol y sombra, respectivamente. Las plántulas se regaron regularmente durante las temporadas de crecimiento. A finales de noviembre de 2014, se completó la brotación y todos los individuos mostraron nuevas hojas. A finales de abril de 2015 (principios de otoño), todas las plántulas fueron muestreadas para la evaluación del área foliar. Para ello, se desprendieron manualmente todas las hojas de cada individuo, y se colocaron separadamente sobre una hoja de papel blanco en la que se fotografiaron con un cuadrado de referencia de área conocida (2 x 2 cm) utilizando una cámara digital Nikon Coolpix 5000 (Nikon, Tokyo, Japan). Se muestrearon un total de 182 plántulas y se evaluaron 1666 hojas para las determinaciones de área foliar y herbivoría (Tabla 2).

Tabla 2 – Resumen de cantidad de plántulas muestreadas.

Especies	Plántulas por especie	Plántulas por ambiente lumínico	
		Sol	Sombra
<i>Acer pseudoplatanus</i>	32	16	16
<i>Drimys winteri</i>	32	16	16
<i>Nothofagus betuloides</i>	29	16	13
<i>Nothofagus nitida</i>	31	16	15
<i>Nothofagus pumilio</i>	30	16	14
<i>Podocarpus nubigenus</i>	28	16	12
Total	182	96	86

2.2.3 Determinación del área foliar y herbivoría

En esta investigación se cuantificó el área presente y faltante de todas las hojas de cada planta usando el programa “Image J” (Fig. 1), y se estimó el daño por herbivoría por planta. Se consideró que una hoja tuvo daño por herbivoría de insectos cuando presentó remoción de área foliar característica de insectos herbívoros masticadores externos, los cuales producen perforaciones visibles con bordes redondos en las hojas (Arguedas-Gamboa 2006). Para cada hoja (dañada o no) se obtuvo el área del limbo (área foliar sin pecíolo) (cm²), en adelante “área presente”. En las hojas dañadas, la forma de la hoja original (previa al daño) fue inferida siguiendo la forma del área foliar faltante, desde ahora mencionada como “área faltante”. Con ambas áreas se estimó el porcentaje de daño foliar de cada planta de acuerdo con la siguiente fórmula:

$$\% \text{ daño por planta} = \frac{\sum \text{área faltante}}{\sum \text{área faltante} + \sum \text{área presente}} * 100 \quad (1)$$

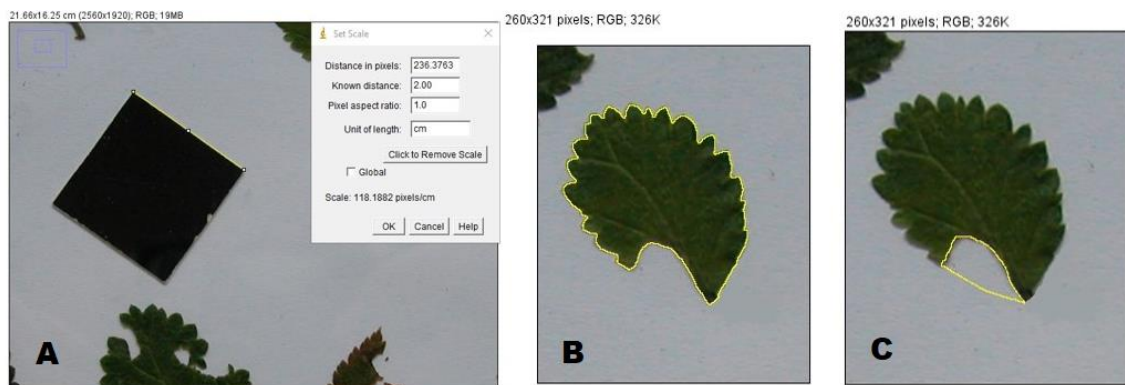


Figura 1 – Metodología para la medición de daño foliar utilizando el programa “ImageJ”. (A) Establecimiento de la escala (conversión de píxeles a cm²). (B) Medición de área foliar. (C) Estimación de área foliar faltante.

Para la utilización del programa “Image J” se estableció la escala con una medida conocida dentro de la foto (cuadrado de 2 x 2 cm). Posteriormente, se realizó la medición de cada área de la hoja (área faltante y área presente). Para este procedimiento se siguió la guía combinada de dos trabajos previos, los cuales explican el funcionamiento del programa “ImageJ” (Antepara & Baque 2019; Guerrero & Naranjo 2012).

2.3 Análisis estadístico

Los datos de herbivoría se analizaron utilizando un modelo lineal generalizado (GLM, por su sigla en inglés, McCullagh & Nelder 1989) para evaluar los efectos de la especie, la condición lumínica y la interacción entre ambos. Se probaron cuatro modelos diferentes. El primer modelo consideró los efectos de los factores especies y condición lumínica por separado y la interacción entre éstos, el segundo sólo consideró ambos

factores por separado sin la interacción entre éstos, el tercer modelo sólo consideró los efectos por especie, y por último el cuarto modelo sólo consideró los efectos de la condición lumínica (Tabla S1, Anexo). El ajuste de los modelos se comparó mediante los valores de Criterios de Información de Akaike (AIC), indicador que permite seleccionar un modelo estadístico basándose en la teoría de información y en las propiedades del método de máxima verosimilitud (Astorga et al. 2016; Akaike 1974) (Tabla S1, Anexo). Se usó el modelo probabilístico Binomial con una combinación de la variable respuesta (porcentaje de daño por herbivoría/ porcentaje sin daño por herbivoría) con una transformación de la variable a logit.

Luego de probar todos los modelos, se seleccionó el más robusto de acuerdo con el criterio de Akaike. Dicho modelo corresponde al modelo 1 e incluye los factores especie y condición lumínica por separado y la interacción entre ellos (AIC = 1209.9 versus 1384 para el modelo de sólo condición lumínica y 1327 para el modelo de sólo especies). Además, se realizó un test de bondad de ajuste de Hosmer-Lemeshow posterior al modelo para asegurarse que el ajuste de los datos fue correcto, en el cual no se observaron diferencias significativas entre el modelo y los datos observados (Tabla S2, Anexo), indicando un buen ajuste de los datos. Por último, usando el paquete R "emmeans" (Lenth 2018), se realizó pruebas de comparaciones múltiples de Tukey para identificar las especies con daño significativo sin la interacción con la condición lumínica (Tabla S3, Anexo), y también la comparación de una misma especie en ambas condiciones (Tabla S4, Anexo). Todos los análisis fueron realizados con R 4.0.3 (R Studio), y se utilizaron los paquetes Matrix (Bates & Maecher 2010), lme4 (Bates et al. 2014), nlme (Stegmann et al. 2018), MASS (Ripley 2011) y doBy (Højsgaard et al. 2016).

3 RESULTADOS

3.1 Patrones generales de daño por herbivoría

De un total de 182 plantas analizadas, el 97,8% sufrió algún tipo de herbivoría por insectos. Sin embargo, el área foliar removida de todas las hojas en promedio no sobrepasó los 0,24 cm². Se observó una distribución de los valores de daño acotado al 5-10% de porcentaje de daño general (Fig. 2), siendo más frecuentes los valores bajo 5%, sobre todo en plantas de sombra.

Como se observa en la Tabla 2, hubo un mayor número de plantas analizadas de sol que de plantas de sombra, debido a que en época de cosecha se obtuvieron más ejemplares de una condición que de otra. Este hecho podría afectar los resultados dado que el peso porcentual de cada dato de sombra es más grande que cada dato de sol. Por lo tanto, la comparación no es 100% efectiva. Sin embargo, las variaciones de cantidad son mínimas y no debería afectar de sobremanera los resultados de nuestro modelo.

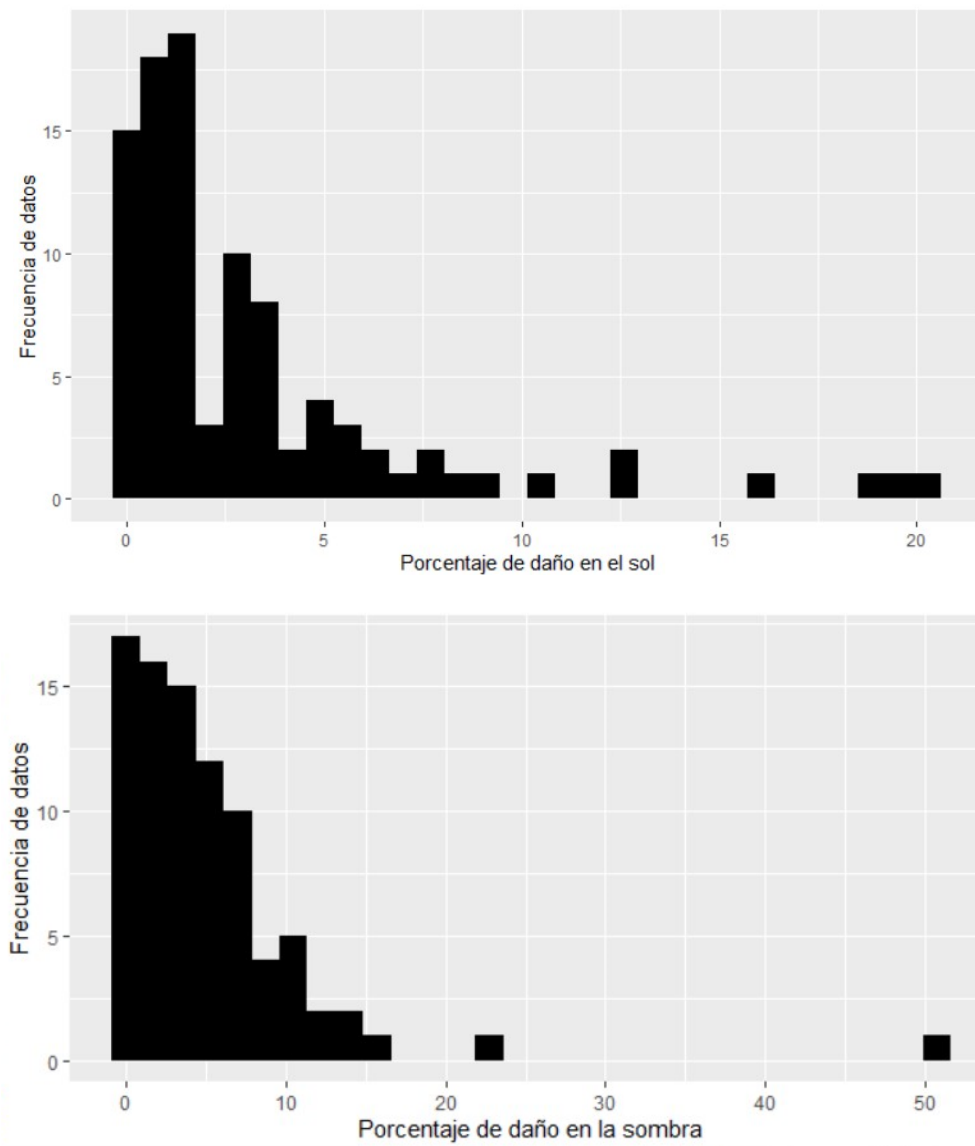


Figura 2 – Histogramas de la distribución de datos y su frecuencia en ambas condiciones lumínicas de todas las plantas muestreadas.

3.2 Efectos de la especie y la luz sobre el daño foliar por herbivoría

Comparando las dos condiciones lumínicas para todas las especies combinadas, se encontró que no existe una diferencia significativa de la herbivoría con respecto a la condición lumínica (Tabla S1, Anexo). Sin embargo, se observó una tendencia no significativa de un mayor porcentaje de daño en la sombra que en el sol.

Comparando las especies y considerando las dos condiciones lumínicas combinadas, se encontró que *P. nubigenus* presentó significativamente menores niveles de herbivoría que las demás especies de estudio (Tabla S3, Anexo; Fig. 3).

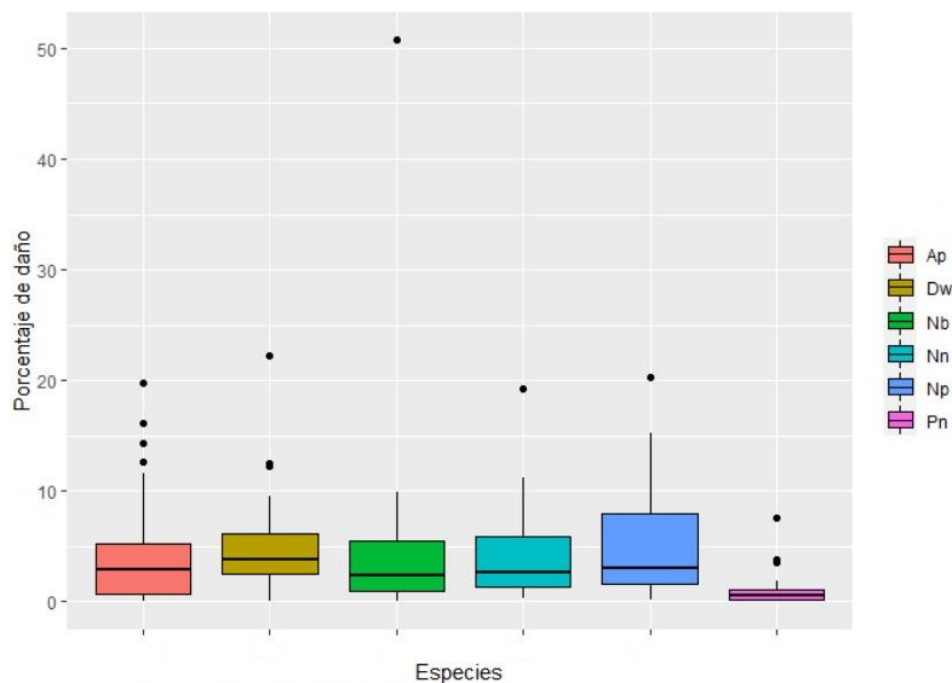


Figura 3 – Porcentaje de daño foliar por herbivoría en plántulas de seis especies arbóreas en vivero. Las cajas muestran la mediana (línea media de la caja) y los cuartiles 5 y 95 % de la distribución de datos en función de la especie. Los puntos corresponden a datos atípicos. Ap: *Acer pseudoplatanus*; Dw: *Drimys winteri*; Nb: *Nothofagus betuloides*; Nn: *Nothofagus nitida*; Np: *Nothofagus pumilio*; Pn: *Podocarpus nubigenus*.

Considerando la interacción de cada especie con los dos tratamientos de luz, se encontró una marcada tendencia para la mayoría de las especies de un mayor porcentaje de daño en la sombra que en el sol, exceptuando a *D. winteri* (Fig. 4). El modelo arrojó un efecto altamente significativo para la interacción entre condición lumínica y especies (Tabla S1, Anexo). Esto se debió a que no todas las especies respondieron del mismo modo al tratamiento lumínico, pues se observó que sólo *N.*

betuloides y *N. nitida* tuvieron un porcentaje de daño significativamente mayor en la sombra que en el sol (Tabla S4, Anexo; Fig. 4). La herbivoría fue similar entre condiciones lumínicas para el resto de las especies.

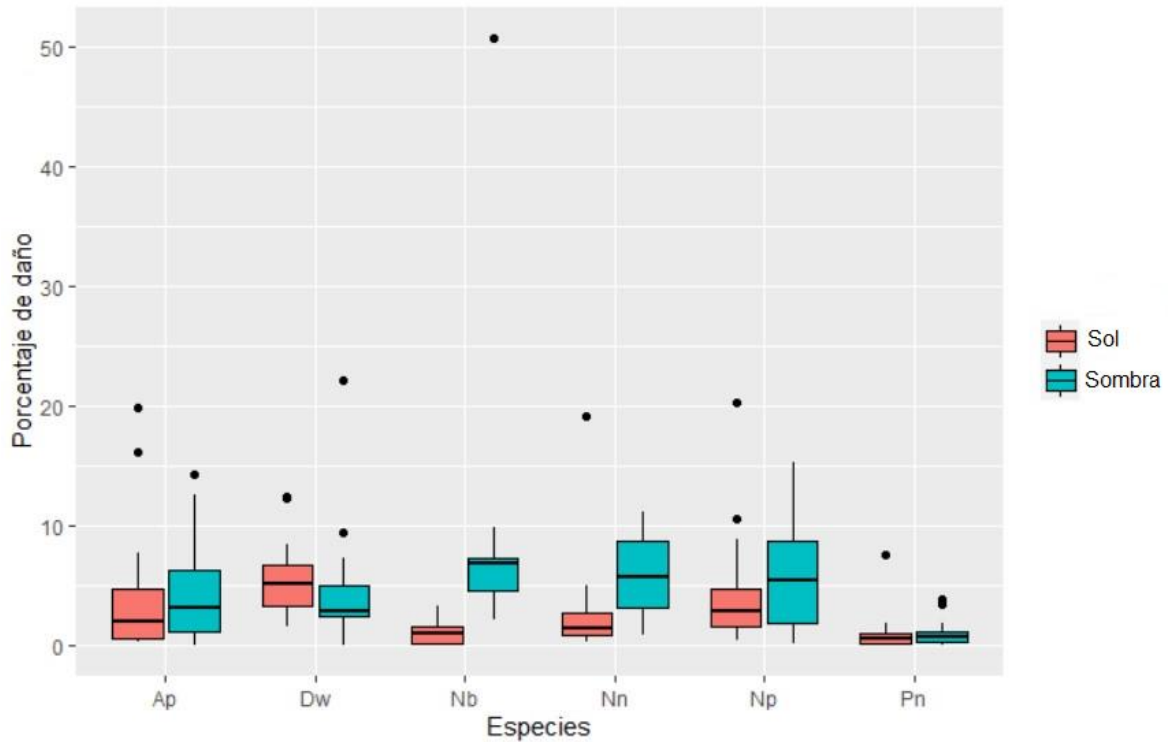


Figura 4 – Porcentaje de daño foliar por herbivoría en plántulas de seis especies arbóreas en vivero en dos condiciones lumínicas contrastantes. Las cajas muestran la mediana (línea media de la caja) y los cuartiles 5 y 95 % de la distribución de datos en función de la especie y la condición lumínica. Los puntos corresponden a datos atípicos. Ap: *Acer pseudoplatanus*; Dw: *Drimys winteri*; Nb: *Nothofagus betuloides*; Nn: *Nothofagus nitida*; Np: *Nothofagus pumilio*; Pn: *Podocarpus nubigenus*.

4 DISCUSIÓN

Los resultados de este seminario de título sugieren que los insectos herbívoros presentes durante el desarrollo del experimento se vieron limitados en mayor magnitud por el efecto indirecto de la condición lumínica (es decir, la calidad del alimento) que por el efecto directo de dicha condición (temperatura). Los ambientes sombríos del bosque templado chileno tienen temperaturas relativamente menores que los espacios abiertos (Aravena Torres 2018). Por ello, en este seminario de título se planteó que el efecto de la condición lumínica sobre la temperatura corporal de los insectos podía ser mayor que el efecto de la condición lumínica sobre la calidad de la dieta. Sin embargo, para ninguna de las especies estudiadas se encontró una mayor herbivoría en la condición de sol, indicando que en ninguna de las especies de estudio la temperatura del ambiente del herbívoro fue más limitante de la herbivoría que la calidad de la dieta. Por el contrario, en dos especies (*N. betuloides* y *N. nitida*), la herbivoría en sombra fue significativamente mayor que en sol. Este resultado muestra que la influencia indirecta de la condición lumínica en la herbivoría fue un factor decisivo para estas dos especies, sugiriendo que el cambio causado por la condición lumínica en las características foliares de estas dos especies fue más determinante de la herbivoría que el cambio causado en la temperatura del ambiente del herbívoro.

La influencia indirecta de la luz se ve reflejada en la modificación de la morfología y química de las hojas, lo que repercute en la calidad de la dieta de los insectos y por tanto en su preferencia (Piper et al. 2018). Un aumento de luz puede reducir la palatabilidad, aumentando la resistencia frente a los herbívoros y conduciendo a menores tasas de herbivoría (Piper et al. 2018). Esto se debe a que el aumento de la luz se asocia con el

aumento de concentraciones de compuestos químicos (especialmente los que son ricos en carbono) que repelen a los insectos (Chacón & Armesto 2006). Además, el aumento de la intensidad lumínica se asocia con una disminución en el AFE y en algunos casos con una disminución en la concentración de N foliar, la cual a su vez se relaciona negativamente con la herbivoría (Feeny 1976). Por lo tanto, una elevada AFE incrementa la apetencia y fragilidad de las hojas (Lusk 2002), mientras que las hojas con menor AFE suelen ser más densas y, tienen generalmente mayor lignificación, tamaño celular, bajo contenido de humedad y baja concentración de N (Castro-Díez et al. 2000). La menor herbivoría en la condición de sol, tal como se encontró en este estudio para *N. nitida* y *N. betuloides*, se podría explicar por una menor área foliar específica y una disminución en la concentración de N en las hojas de sol. También debido a un aumento en las defensas químicas, ya que la síntesis activa de metabolitos secundarios es inducida por la planta al exponerse a estrés ambiental, como lo es la herbivoría provocando un estado de tensión en la planta (Jiménez et al. 2003). Estudios realizados con plántulas de especies leñosas en el bosque templado lluvioso de Chile (*Drimys winteri* y *Gevuina avellana*) encontraron que una mayor disponibilidad de luz indujo una mayor producción de compuestos secundarios basados en carbono (Fenoles y Taninos), reduciendo la preferencia de los herbívoros (Chacón & Armesto 2006). Ambientes relativamente más sombríos serían preferidos debido a la oferta de hojas de mejor calidad, es decir más ricas en nutrientes, más delgadas y menos resistentes.

La herbivoría difirió entre especies de acuerdo con sus rasgos foliares. Analizando el daño por herbivoría de manera independientemente de la condición lumínica, una especie tuvo un menor porcentaje de daño: *P. nubigenus*. El menor daño en *P. nubigenus*, puede ser explicado debido a que presenta una menor área foliar a causa de

las características de sus hojas, es decir, que se presentan en menores cantidades por lo que será más difícil que los insectos se especialicen en ellas (Fenny 1976). Un menor daño en *P. nubigenus* también puede ser explicado porque sus hojas son más longevas en relación con las demás especies (Tabla 1). Está bien documentado que la longevidad foliar se asocia a rasgos de mayor resistencia (Lusk et al. 2003). Por último, el menor daño a esta especie puede deberse a la hipótesis de la adaptación morfológica de la arista o mucrón en el ápice de las hojas, característico de esta especie, lo que podría ayudar a evitar/disminuir la herbivoría, sin embargo, no existen estudios fisiológicos que permitan validar o rechazar esta hipótesis (Schilling & Mesriam 2005). Por otro lado, *A. pseudoplatanus* y *N. pumilio*, por ser especies caducifolias presentan rasgos asociados a una mayor susceptibilidad a la herbivoría, como hojas más delgadas que poseen más concentración de nitrógeno y una mayor área foliar específica (Tabla 1) (Piper et al. 2019). Todos estos rasgos podrían explicar el alto daño por herbivoría observado en estas dos especies en ambas condiciones lumínicas.

¿Por qué no todas las especies sufrieron más daño en sombra? Los resultados indican que sólo dos especies presentaron un mayor porcentaje de daño en la sombra que en la condición abierta (*N. betuloides* y *N. nitida*). Estas dos especies son siempreverdes y experimentaron un daño de herbivoría menor que el resto de las especies, con la excepción de *P. nubigenus*. Dada la menor calidad de alimento que significa una hoja siempreverde en relación con una hoja caducifolia (Tabla 1) (Piper et al. 2019), es esperable que un aumento de calidad debido a la sombra cause variaciones en herbivoría más pronunciadas en las especies siempreverdes que en especies caducifolias. En cambio, la preferencia similar que habrían experimentado las hojas caducifolias en ambas condiciones lumínicas puede explicarse por la calidad

generalmente alta de estas hojas en comparación con las hojas siempreverdes e independientemente del ambiente lumínico.

5 CONCLUSIONES

Este estudio muestra que los efectos de la luz sobre la temperatura del herbívoro no fueron más determinantes de la herbivoría insectil que los efectos de la luz sobre la calidad de la dieta. Por otro lado, la influencia de la condición lumínica sobre la calidad de las hojas pareció ser un factor determinante para la herbivoría en dos especies siempreverdes (*N. betuloides* y *N. nitida*). Si bien este seminario de título se basó en una correlación entre la disponibilidad de luz y la temperatura del ambiente (Aravena Torres 2018), no se midió la temperatura de los herbívoros. Futuros estudios deberían evaluar más específicamente la influencia de la luz en la temperatura corporal de los herbívoros, puesto que ésta podría no necesariamente estar correlacionada con la temperatura del aire. La importancia de la calidad de la hoja como determinante de la herbivoría se evidenció también por las diferencias interespecíficas, independientemente de la luz, donde hojas de una especie siempreverde fueron menos dañadas que hojas de las dos especies caducifolias incluidas en el estudio. Sin embargo, las demás especies siempreverdes presentaron niveles de daño similares a los de las especies caducifolias, indicando que factores especie-específicos también influyeron en los resultados de este estudio.

La herbivoría no fue diferente entre ambientes contrastantes de luz para la mayoría de las especies estudiadas en este seminario de título, sugiriendo que las limitaciones de temperatura en los insectos que se alimentaron de las plantas estudiadas no primaron por sobre los efectos de la luz en la calidad del alimento. Sin embargo, este estudio no permite determinar si existió o no cierta limitación por temperatura. Asumiendo que los insectos de regiones templadas se encuentran generalmente en condiciones subóptimas de temperatura (Deutsch et al. 2008), los resultados de este estudio anticipan que la

herbivoría podría intensificarse en sombra. Considerando que la superficie de sotobosque disminuirá debido a cambio climático y perturbación antrópica, es esperable que la herbivoría aumente aún más. Al existir más hojas expuestas al sol será mayor la competencia por los lugares sombríos, donde se presentarán hojas de mejor calidad y por tanto mayor preferencia para los herbívoros.

Este seminario de título otorga evidencias de la influencia que posee la luz sobre el daño de herbivoría por insectos en diferentes especies encontradas en el bosque templado del sur de Chile. No se puede concluir qué rasgos foliares fueron determinantes en la preferencia de los herbívoros, por lo que futuros estudios deberían considerar mediciones de rasgos foliares como área foliar específica, dureza foliar y/o de concentraciones de nutrientes para obtener mayores indicios de los rasgos específicos que son claves para los herbívoros en la preferencia de su alimento.

6 BIBLIOGRAFÍA

- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19(6), 716-723.
- Altesor, P. (2016). Interacción planta-insecto: resistencia diferencial a la herbivoría en dos especies de *Solanum* y su relación con la preferencia y performance de herbívoros generalistas y especialistas. [Tesis de Doctorado en Ciencias biológicas inédita] Universidad de la República, Uruguay.
- Antepara Basurto, J.A., & Baque Quimis, F.V. (2019). El software Photoshop extended e ImageJ y su incidencia en el análisis comparativo de daños foliares en el sector del manglar durante el 2018. [Tesis de Licenciatura Ingeniería en Diseño gráfico, Universidad de Guayaquil]. Repositorio Universidad de Guayaquil <http://repositorio.ug.edu.ec/handle/redug/42501>
- Aravena Torres, C.E. (2018). Efecto del tamaño de los claros de dosel sobre variables microclimáticas en un bosque de *Nothofagus antarctica* (G. Forst.) Oerst. en la Región de Aysén. [Memoria para optar al Título Profesional de Ingeniera Forestal, Universidad de Chile]. Repositorio académico Universidad de Chile <https://repositorio.uchile.cl/handle/2250/152319>
- Arguedas-Gamboa, M. (2006). Clasificación de tipos de daños producidos por insectos forestales. Primera parte. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 3(8), ág-77.
- Astorga Gómez, J.M., Aróstica Córdova, R.A., & Iriarte Salinas, Y.A. (2016). Criterio de Información de Akaike (AIC). *Tecnología y Cultura, Afirmando el Conocimiento*, 20(48).

- Bates, D., & Maechler, M. (2010). Matrix: Sparse and dense matrix classes and methods. *R package version 0.999375-43*, URL [http://cran.r-project.org/package= Matrix](http://cran.r-project.org/package=Matrix).
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2014). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *arXiv preprint arXiv:1406.5823*.
- Castro-Díez, P., Puyravaud, J.P., & Cornelissen, J. (2000). Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia*, 124(4), 476-486.
- Chacon, P., & Armesto, J.J. (2006). Do carbon-based defences reduce foliar damage? Habitat-related effects on tree seedling performance in a temperate rainforest of Chiloé Island, Chile. *Oecologia*, 146(4), 555-565.
- Coley, P.D. (1983). Intraspecific variation in herbivory on two tropical tree species. *Ecology*, 64(3), 426-433.
- Coley, P.D., Bryant, J.P., & Chapin, F.S. (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230(4728), 895-899.
- Coley, P.D. & Aide, M.T. 1991. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. – En: Price, P.W. et al. (eds), Plant–animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions. Wiley-Interscience, pp. 25–49.
- Crankshaw, D.R., & Langenheim, J.H. (1981). Variation in terpenes and phenolics through leaf development in *Hymenaea* and its possible significance to herbivory. *Biochemical Systematics and Ecology*, 9(2-3), 115-124.
- Crawley, M. J. (1983). Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions (1.^a ed., Vol. 10). *Berkeley: University of California Press*.

- Crawley, M.J. (1989). Insect herbivores and plant population dynamics. *Annual Review of Entomology*, 34(1), 531-562.
- Del Val, E., & Boege, K. (2012). Ecología y evolución de las interacciones bióticas. FCE-Fondo de Cultura Económica. *Revista de Biología Tropical*, 63(1), 313-317.
- Deutsch, C.A., Tewksbury, J.J., Huey, R.B., Sheldon, K.S., Ghalambor, C.K., Haak, D.C., & Martin, P.R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(18), 6668-6672.
- Donoso Zegers, C. (1993). Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, estructura y dinámica. *Ecología forestal* (2.ª ed.). Editorial Universitaria.
- Fajardo, A., & Piper, F.I. (2015). High foliar nutrient concentrations and resorption efficiency in *Embothrium coccineum* (Proteaceae) in southern Chile. *American Journal of Botany*, 102(2), 208-216.
- Fajardo, A., & Piper, F.I. (2017). An assessment of carbon and nutrient limitations in the formation of the southern Andes tree line. *Journal of Ecology*, 105(2), 517-527.
- Feeny, P. (1976). Plant apparency and chemical defense. In *Biochemical interaction between plants and insects* (pp. 1-40). Springer, Boston, MA.
- Frazier, M.R., Huey, R.B., & Berrigan, D. (2006). Thermodynamics constrains the evolution of insect population growth rates: “warmer is better”. *The American Naturalist*, 168(4), 512-520.
- Fritz, R. S., & Simms, E. L. (1992). Plant Resistance to Herbivores & Pathogens: Ecology, Evolution, and Genetics (1.ª ed.). University of Chicago Press.
- Fuentes, N., Marticorena, A., Saldaña, A., Jerez, V., Ortiz, J. C., Victoriano, P., ... & Pauchard, A. (2020). Multi-taxa inventory of naturalized species in Chile. *NeoBiota*, 60, 25-41.

- Garibaldi, L. A., Kitzberger, T., & Ruggiero, A. (2011). Latitudinal decrease in folivory within *Nothofagus pumilio* forests: dual effect of climate on insect density and leaf traits? *Global Ecology and Biogeography*, 20(4), 609-619.
- Guerrero, N.R., Quintero, M.A.O., & Naranjo, J.C.P. (2012). Determinación del área foliar en fotografías tomadas con una cámara web, un teléfono celular o una cámara semiprofesional. *Revista Facultad Nacional de Agronomía-Medellín*, 65(1), 6399-6405.
- Højsgaard, S., Halekoh, U., Robison-Cox, J., Wright, K., & Leidi, A.A. (2016). doBy: Groupwise statistics, LSmeans, linear contrasts, utilities. *R package version*, 4, 15.
- Hunt, R. (2012). Basic growth analysis: plant growth analysis for beginners. *Springer Science & Business Media*.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. En *Ecosystem management* (pp. 130-147). Springer, New York, NY.
- Kikuzawa, K. (1991). A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *American Naturalist*, 138(5), 1250-1263.
- Lechowicz, M.J. (1984). Why do temperate deciduous trees leaf out at different times? Adaptation and ecology of forest communities. *American Naturalist*, 124(6), 821-842.
- Lenth, R. (2018). emmeans: Estimated marginal means aka least-squares means. R package version 1.2.3, URL <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>.
- Lusk, C.H., & Contreras, O. (1999). Foliage area and crown nitrogen turnover in temperate rain forest juvenile trees of differing shade tolerance. *Journal of Ecology*, 87(6), 973-983.

- Lusk, C.H. (2001). Leaf life spans of some conifers of the temperate forests of South America. *Revista Chilena de Historia Natural*, 74, 711-718.
- Lusk, C.H. (2002). Leaf area accumulation helps juvenile evergreen trees tolerate shade in a temperate rainforest. *Oecologia*, 132(2), 188-196
- Lusk, C.H., Wright, I., & Reich, P.B. (2003). Photosynthetic differences contribute to competitive advantage of evergreen angiosperm trees over evergreen conifers in productive habitats. *New Phytologist*, 160(2), 329-336.
- Marquis, R.J. (1984). Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science*, 226(4674), 537-539.
- Marquis, R.J., Clark, D.A., Dirzo, R., & Fetcher, N. (1987). Variación en la herbivoría foliar y su importancia selectiva en *Piper arieianum* (Piperaceae). Variation of foliar herbivory and its selective importance for *Piper arieianum* (Piperaceae). *Revista de Biología Tropical*, 35(1), 133-149.
- Martínez, M.F., & Osnaya, P. (2004). *Cambio climático: una visión desde México*. Instituto Nacional de Ecología (1.ª ed.). Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- McCullagh, P., & Nelder, J.A. (1989). Binary data. En *Generalized linear models* (pp. 98-148). Springer US.
- Niesenbaum, R.A. (1992). The effects of light environment on herbivory and growth in the dioecious shrub *Lindera benzoin* (Lauraceae). *American Midland Naturalist*, 128(2), 270-275.
- Niesenbaum, R.A., & Kluger, E.C. (2006). When studying the effects of light on herbivory, should one consider temperature? The case of *Epimecis hortaria* F. (Lepidoptera: Geometridae) feeding on *Lindera benzoin* L. (Lauraceae). *Environmental Entomology*, 35(3), 600-606.

- Ostfeld, R.S., & Canham, C.D. (1993). Effects of meadow vole population density on tree seedling survival in oil fields. *Ecology*, 74(6), 1792-1801.
- Piper, F.I., Fajardo, A., & Cavieres, L.A. (2013). Simulated warming does not impair seedling survival and growth of *Nothofagus pumilio* in the southern Andes. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 15(2), 97-105.
- Piper, F.I., & Fajardo, A. (2014). Foliar habit, tolerance to defoliation and their link to carbon and nitrogen storage. *Journal of Ecology*, 102(5), 1101-1111.
- Piper, F.I., Altmann, S. H., & Lusk, C.H. (2018). Global patterns of insect herbivory in gap and understorey environments, and their implications for woody plant carbon storage. *Oikos*, 127(4), 483-496.
- Piper, F. I., Gundale, M. J., Fuenzalida, T., & Fajardo, A. (2019). Herbivore resistance in congeneric and sympatric *Nothofagus* species is not related to leaf habit. *American Journal of Botany*, 106(6), 788-797.
- Piper, F.I., Hoch, G., & Fajardo, A. (2019). Revisiting the relative growth rate hypothesis for gymnosperm and angiosperm species co-occurrence. *American Journal of Botany*, 106(1), 101-112.
- Portela, C., Vasconcelos, A., Sinimbú, A., Silva, E., Ronny, M., Lira, W., & Oliveira, S. (2012). A comparative analysis between BPMN and SPEM modeling standards in the software processes context. *Journal of Software Engineering and Applications*, 5(5), 330-339.
- Pringle, E.G., Adams, R.I., Broadbent, E., Busby, P.E., Donatti, C.I., Kurten, E.L., ... & Dirzo, R. (2011). Distinct leaf-trait syndromes of evergreen and deciduous trees in a seasonally dry tropical forest. *Biotropica*, 43(3), 299-308.

- 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.
- Richter, L.L., & Frangi, J.L. (1992). Bases ecológicas para el manejo del bosque de *Nothofagus pumilio* de Tierra del Fuego. *Revista de la Facultad de Agronomía*, 68(1), 35-52.
- Ripley, B. (2011). MASS: support functions and datasets for Venables and Ripley's MASS. *R package version*, 7, 3-29.
- Salgado-Luarte, C., & Gianoli, E. (2010). Herbivory on temperate rainforest seedlings in sun and shade: resistance, tolerance and habitat distribution. *PLoS one*, 5(7), e11460.
- Schilling, S., & Mesriam, D. (2005). Estudios taxonómicos y filogenéticos de las especies de *Podocarpus* del Caribe y América Central [Tesis para optar a Ingeniero Forestal, Universidad Austral de Chile. Facultad de Ciencias Forestales], Biblioteca digital, Instituto Forestal.
- Jiménez, G. S., Ducoing, H. P., & Sosa, M. R. (2003). La participación de los metabolitos secundarios en la defensa de las plantas. *Revista mexicana de fitopatología*, 21(3), 355-363.
- Stegmann, G., Jacobucci, R., Harring, J.R., & Grimm, K.J. (2018). Nonlinear mixed-effects modeling programs in R. *Structural Equation Modeling: A Multidisciplinary Journal*, 25(1), 160-165.
- Strauss, S.Y., & Agrawal, A.A. (1999). The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(5), 179-185.
- Taylor, G., & Davies, W.J. (1985). The control of leaf growth of *Betula* and *Acer* by photoenvironment. *New Phytologist*, 101(2), 259-268.

- Thomson, V.P., Cunningham, S.A., Ball, M.C., & Nicotra, A.B. (2003). Compensation for herbivory by *Cucumis sativus* through increased photosynthetic capacity and efficiency. *Oecologia*, 134(2), 167-175.
- Vitasse, Y., Lenz, A., Hoch, G., & Körner, C. (2014). Earlier leaf-out rather than difference in freezing resistance puts juvenile trees at greater risk of damage than adult trees. *Journal of Ecology*, 102(4), 981-988.
- Vitousek, P.M., & Denslow, J.S. (1986). Nitrogen and phosphorus availability in treefall gaps of a lowland tropical rainforest. *Journal of Ecology*, 74(4), 1167-1178.
- Withington, J.M., Reich, P.B., Oleksyn, J., & Eissenstat, D.M. (2006). Comparisons of structure and life span in roots and leaves among temperate trees. *Ecological Monographs*, 76(3), 381-397.

ANEXO

Tabla S1 – Resumen de modelos lineales generalizados probando relación entre la variable respuesta y las variables predictoras.

Modelos				AIC
M1: Y= Especie * Condición lumínica				1209.9
M2: Y= Especie + Condición lumínica				1288.4
M3: Y= Especie				1327.8
M4: Y= Condición lumínica				1384.1
Variable respuesta	Variables predictoras	Estimador	Error Std.	p
Y= (Daño/No daño)				
M1	Intercepto	-3.096	0.122	2e ^{-16***}
	Dw	0.258	0.164	0.11
	Nb	-1.371	0.266	2.59e ^{-7***}
	Nn	-0.424	0.193	0.02*
	Np	0.045	0.172	0.79
	Pn	-1.420	0.271	1.64e ^{-7***}
	Sombra	0.049	0.171	0.77
	Dw:Sombra	-0.184	0.234	0.43
	Nb:Sombra	2.121	0.307	5.22e ^{-12***}
	Nn:Sombra	0.707	0.252	0.005**
	Np:Sombra	0.226	0.238	0.34
	Pn:Sombra	-0.019	0.404	0.961

Y: Variable respuesta binaria combinada (Daño por herbivoría/ Sin daño por herbivoría); Ap: *Acer pseudoplatanus*; Dw: *Drimys winteri*; Nb: *Nothofagus betuloides*; Nn: *Nothofagus nitida*; Np: *Nothofagus pumilio*; Pn: *Podocarpus nubigenus* (Error std. = Error estándar, P-valor = *p < 0.05, **p < 0.01, ***p < 0.001). Cada modelo planteado se muestra en la parte superior. El modelo seleccionado con el valor AIC más bajo se muestra en la parte inferior.

Tabla S2 – Test *a posteriori*. Prueba de Bondad de ajuste de Hosmer-Lemeshow.

Test a posteriori		
Prueba de Bondad de ajuste de Hosmer-Lemeshow		
Modelo 1	Chi- cuadrado	p
	6.40e ⁻²²	1

Tabla S3 – Test *a posteriori*. Comparaciones por pares del factor especie sin la interacción con la variable condición lumínica.

Comparación	Estimador	Error Std.	ρ
Ap – Dw	-0.16608	0.117	0.7173
Ap – Nb	0.31042	0.154	0.3314
Ap – Nn	0.07044	0.126	0.9937
Ap – Np	-0.15923	0.119	0.7659
Ap – Pn	1.43061	0.202	<.0001***
Dw – Nb	0.47650	0.150	0.0192*
Dw – Nn	0.23652	0.122	0.3813
Dw – Np	0.00685	0.115	1.0000
Dw – Pn	1.59669	0.200	<.0001***
Nb – Nn	-0.23998	0.158	0.6497
Nb – Np	-0.46965	0.152	0.0246*
Nb – Pn	1.12019	0.223	<.0001***
Nn – Np	-0.22966	0.124	0.4347
Nn – Pn	1.36017	0.205	<.0001***
Np – Pn	1.58984	0.201	<.0001***

Ap: *Acer pseudoplatanus*; Dw: *Drimys winteri*; Nb: *Nothofagus betuloides*; Nn: *Nothofagus nitida*; Np: *Nothofagus pumilio*; Pn: *Podocarpus nubigenus* (Error std. = Error estándar, P-valor = * ρ < 0.05, ** ρ < 0.01, *** ρ < 0.001).

Tabla S4 – Test *a posteriori*. Comparación de la misma especie en ambas condiciones lumínicas.

Especie	Comparación	Estimador	Error Std.	ρ
Ap	s – f	0.0499	0.172	0.7716
Dw	s – f	-0.1345	0.160	0.3994
Nb	s – f	2.1716	0.255	<.0001***
Nn	s – f	0.7576	0.185	<.0001***
Np	s – f	0.2768	0.166	0.0946
Pn	s – f	0.0302	0.366	0.9343

Ap: *Acer pseudoplatanus*; Dw: *Drimys winteri*; Nb: *Nothofagus betuloides*; Nn: *Nothofagus nitida*; Np: *Nothofagus pumilio*; Pn: *Podocarpus nubigenus* (Error std. = Error estándar, P-valor = * ρ < 0.05, ** ρ < 0.01, *** ρ < 0.001).