



UNIVERSIDAD DE CHILE - FACULTAD DE CIENCIAS – ESCUELA DE CIENCIAS AMBIENTALES Y BIOTECNOLÓGICAS

“Análisis de la diversidad y los patrones de interacción ecológica de los parasitoides asociados a *Rachiptera limbata* (Diptera: Tephritidae) a dos escalas espaciales”

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

**BIOLOGÍA
CON MENCIÓN EN MEDIO AMBIENTE**

por
BENJAMÍN IGNACIO ARENAS GUTIÉRREZ

DIRECTOR DE SEMINARIO DE TÍTULO: DR. CLAUDIO PATRICIO VELOSO IRIARTE

CO-DIRECTOR DE SEMINARIO DE TÍTULO: DR. ANTONIO LÓPEZ CARRETERO

Agosto, 2023

Santiago, Chile



UNIVERSIDAD DE CHILE - FACULTAD DE CIENCIAS – ESCUELA DE CIENCIAS AMBIENTALES Y BIOTECNOLÓGICAS

Informe de Aprobación de Seminario de Título

Se informa a la Escuela de Ciencias Ambientales y Biotecnología de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile que el Seminario de Título presentado por el Sr. **BENJAMÍN IGNACIO ARENAS GUTIÉRREZ**

“Análisis de la diversidad y los patrones de interacción ecológica de los parasitoides asociados a *Rachiptera limbata* (Diptera: Tephritidae) a dos escalas espaciales”

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

Director Seminario de Título:
Dr. Claudio Patricio Veloso Iriarte



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



Comisión Revisora y Evaluadora

Presidente Comisión: _____

Evaluador: _____

Santiago de Chile, 4 de agosto del 2023



Benjamín Ignacio Arenas Gutiérrez

Nació en Santiago de Chile, el 30 de agosto del año 1995. Desde sus primeros años mostró gran interés por el mundo natural, en especial por los insectos, de los cuales se dedicó a aprender durante su niñez y adolescencia, siendo una de sus actividades favoritas el desarrollo de hormigueros. En el año 2014 ingresó a la Universidad de Chile para estudiar Odontología, participando en el laboratorio de histología oral donde generó su primer acercamiento al mundo científico. Luego de dos años y medio decidió cambiar la carrera para dedicarse a lo que siempre fue su pasión, el estudio del mundo natural y la entomología. El año 2017 entró a la facultad de Ciencias de la Universidad de Chile a la carrera de Biología con mención en Medio Ambiente, donde fue pasante del Laboratorio de Ecofisiología de Invertebrados a cargo del Dr. Claudio Patricio Veloso Iriarte, participando en estudios de criogenia en insectos de Chile. Además, participó en distintos estudios ligados a los insectos, entre los que destaca la colaboración en el estudio de dinámica poblacional de *Bombus dahbomii* en Isla Guafo para la Universidad

Austral de Chile. A finales del año 2021 comenzó el estudio de análisis de redes ecológicas en parasitoides asociados a *Rachiptera limbata* a cargo de su tutor de seminario de título el Dr. Claudio Veloso, y su cotutor el Dr. Antonio López (Centro de genómica, ecología y medio ambiente, Universidad Mayor), el cual se presenta en el presente Seminario de Título. Paralelamente dictó de clases de danza latina.

*Dedico este seminario de título a mis padres, que siempre
creyeron en mí y me apoyaron en mi camino.*

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar agradezco a mi Madre y mi Padre, por criarme con amor y dedicación, enseñarme a creer en mí y a desarrollar mi mundo interior, motivarme a seguir mis pasiones y cumplir mis sueños, entre ellos el de ser Biólogo. Su esfuerzo y cariño lo llevo en mi corazón cada día, gracias por hacerme la persona que soy hoy.

En segundo lugar, a mi tutor de seminario de título, el Doctor Claudio Veloso Iriarte, por ayudarme en mi ingreso a la carrera, por aceptarme en su laboratorio durante tantos años, por su enseñanza y paciencia en mi aprendizaje en el mundo científico. Gracias por ayudarme a dar mis primeros pasos en la carrera académica.

A mi co - tutor , el Doctor Antonio López Carretero, que desde la distancia me supo orientar con paciencia y amabilidad para el entendimiento y aprendizaje de las técnicas ligadas al estudio de los patrones de interacción ecológica.

A Sergio Rothman del Servicio Agrícola y Ganadero (SAG) por su disposición y amabilidad en la identificación de parasitoides.

A Antonio San Miguel por su ayuda en la revisión de agallas.

Y finalmente a la Universidad de Chile, por darme tantas experiencias y enseñanzas en todos los ámbitos ...

Gracias por este hermoso capítulo de mi vida.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

Índice de Tablas o Cuadros	viii
Índice de Figuras.....	ix
Lista de Abreviaturas.....	xii
I. RESUMEN.....	1
II. ABSTRACT.....	3
III. INTRODUCCIÓN.....	5
IV. MATERIALES Y MÉTODOS.....	11
a. Áreas generales de estudio.....	11
i. Microescala.....	11
ii. Macroescala.....	13
b. Sitios específicos de muestreo.....	16
i. Microescala.....	16
ii. Macroescala.....	17
c. Tratamiento de muestras y registro de datos.....	19
d. Análisis de datos.....	21
i. Composición comunidad parasitoides.....	21
ii. Análisis de rasgos de historia de vida.....	21
iii. Análisis de diversidad.....	22
iv. Análisis de patrones de interacción ecológica.....	24

V.	RESULTADOS	27
	5.1 Composición comunidad de parasitoides.....	27
	5.2 Análisis de rasgos de Historia de vida.....	29
	5.2.1 Porcentaje de emergencia.....	29
	5.2.2 Porcentaje de parasitoidismo.....	31
	5.3 Análisis de diversidad.....	33
	5.4 Análisis de patrones de interacción ecológica.....	36
	5.4.1 Redes bipartitas ponderadas.....	36
	5.4.2 Análisis de patrones de interacción: Modularidad.....	41
VI.	DISCUSIÓN	44
	a. Composición comunidad de parasitoides.....	44
	b. Análisis de rasgos de historia de vida.....	48
	c. Análisis de diversidad comunitaria	51
	d. Análisis de patrones de interacción ecológica.....	54
VII.	CONCLUSIONES	57
VIII.	BILIOGRAFÍA	59
IX.	ANEXO	67

ÍNDICE DE TABLAS O CUADROS

Tabla 1: Riqueza (S), abundancia total e índices de diversidad para parasitoides por población (H' = Índice de Shannon-Weaver, H'_{max} = Valor máximo de índice de Shannon-Weaver, J = Equidad de Pielou, D = Índice de Simpson) para Microescala. Pob = Población.....35

Tabla 2: Riqueza (S), abundancia total e índices de diversidad para parasitoides por población (H' = Índice de Shannon-Weaver, H'_{max} = Valor máximo de índice de Shannon-Weaver, J = Equidad de Pielou, D = Índice de Simpson) para Macroescala..... 36

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: Fotografías de los alrededores a los sitios de estudio. A: Punto de mayor altura de Cuesta la Dormida con vegetación de nativa; B: Punto de altura intermedia de Cuesta la dormida con asentamientos humanos y vegetación exótica; C: Punto de altura intermedia de Cuesta la Dormida con vegetación de matorral espinoso; D: Punto de menor altura de Cuesta la Dormida (pueblo de Til Til), con plantaciones de nopal y vegetación de matorral espinoso (Google, 2015)..... 12

Figura 2: Mapa de “La Cuesta la Dormida”. A: Punto más alto de la cuesta (bifurcación de camino hacia Caleu), 1.200 m s.n.m. aproximadamente; B: Punto más bajo de la cuesta (Pueblo de Til Til), 600 m s.n.m. aproximadamente (Google, 2023) 17

Figura 3: Mapa ilustrativo del gradiente latitudinal de las poblaciones estudiadas a lo largo de Chile central en la Macroescala, y ubicación de localidad donde fue realizada la Microescala (Til-Til, “Cuesta la Dormida”) (imagen modificada a partir de imagen de Leniz, 2017).....18

Figura 4: A: Imagen de agalla de *Rachiptera limbata* sobre rama de *Baccharis linearis*. B: Imagen de frasco de plástico transparente donde fueron almacenadas las agallas por separado.....20

Figura 5: Gráfico de barras de abundancia específica de parasitoides para Microescala (barras azules) y Macroescala (barras naranjas) 28

Figura 6: Gráfico de barras de porcentaje de emergencia respecto a su población de origen para Microescala..... 30

Figura 7: Gráfico de barras porcentaje de emergencia respecto a su población de origen para Macroescala (Leniz, 2017) con barras de error al 95% 30

Figura 8: Gráfico de barras de porcentaje de parasitoidismo (Pp) respecto a su población de origen para Microescala.....31

Figura 9: Gráfico de barras de porcentaje de parasitoidismo (Pp) respecto a su población de origen para Macroescala. Chi: Población Chillan; Ova: Población Ovalle; Put: Población Putaendo; San: Población San Fernando; Vall: Población Vallenar 32

Figura 10: **Red bipartita parasitoide-hospedero para Microescala.** En nodos verdes (derecha) se representan las especies de parasitoides (9 en total) y en nodos rojos (izquierda) las poblaciones de *Rachiptera limbata* (5 poblaciones). La unión entre nodos representa la interacción entre ambos niveles. Los nodos se encuentran ordenados en la imagen de arriba a abajo en un gradiente de cantidad de interacciones de mayor a menor cantidad (el tamaño de cada nodo y unión representa su abundancia).....38

Figura 11: **Red bipartita parasitoide-hospedero para Macroescala.** En verde (derecha) se representan las especies de parasitoides (5 en total) y en rojo (izquierda) las poblaciones de *Rachiptera limbata* (5 poblaciones). La unión entre nodos representa la interacción entre ambos niveles. Los nodos se encuentran ordenados en la imagen de arriba a abajo en un gradiente de cantidad de interacciones de mayor a menor (el tamaño

de cada nodo y unión representa su abundancia). Las poblaciones corresponden a: (1) Vallenar, (2) Ovalle, (3) Putaendo, (4) San Fernando y (5) Chillán..... 40

Figura 12: Gráfico de modularidad para especies de parasitoides en una Microescala. En eje Y se representan las poblaciones de *Rachiptera limbata* (población 1 a 5), en el eje X se representan las especies de parasitoides. La saturación de color de los recuadros representa la abundancia de la interacción (abundancia encontrada del parasitoide para esa población). El encuadre rojo representa la presencia de un módulo entre las especies de parasitoides (eje X) y poblaciones (eje Y) dentro de él. Los módulos fueron identificados por el algoritmo QuanBiMo (Dormann & Strauss, 2014)..... 42

Figura 13: Gráfico de modularidad para especies de parasitoides en una Macroescala. En eje Y se representan las poblaciones de *Rachiptera limbata* y en el eje X se representan las especies de parasitoides. La saturación de color de los recuadros representa la abundancia de la interacción (abundancia encontrada del parasitoide para esa población). El encuadre rojo representa la presencia de un módulo entre las especies de parasitoides (eje X) y poblaciones (eje Y) dentro de él. Las poblaciones corresponden a: (1) Vallenar, (2) Ovalle, (3) Putaendo, (4) San Fernando y (5) Chillán. Los módulos fueron identificados por el algoritmo QuanBiMo (Dormann & Strauss, 2014). 43

LISTA DE ABREVIATURAS

<u>D</u> :	Índice de Simpson
<u>H</u> :	Índice de Shannon
<u>Ind</u> :	Individuo
<u>J</u> :	Índice de Pielou
<u>nr</u> :	“Near”, cercano a
<u>Pe</u> :	Porcentaje de Emergencia de <i>Rachiptera limbata</i>
<u>Pp</u> :	Porcentaje de Parasitoidismo
<u>Pob</u> :	Población
<u>R.I.</u> :	<i>Rachiptera limbata</i>

I. RESUMEN

En los sistemas ecológicos las interacciones entre individuos pueden ser de distinto tipo y poseer un alto grado de complejidad a distintos niveles. Una de estas interacciones de tipo antagonista es el parasitoidismo, donde el parasitoide mata a su hospedero ayudando así a controlar la abundancia de este. Es debido a este importante rol que se hace relevante comprender como las diferencias espaciales entre comunidades afectan a las variables ecológicas asociadas a este sistema, y si son los cambios a escala local (micro) o regional (macro) los que tienen mayor o menor relevancia. Para esto evaluamos 10 poblaciones del sistema *Rachiptera limbata* / *Baccharis linearis* y sus parasitoides asociados a dos escalas espaciales, 5 en una microescala (a lo largo de 10 kilómetros en “Cuesta la Dormida, Til-Til”) y 5 en una macroescala (a lo largo de 900 kilómetros en diferentes localidades de un gradiente latitudinal en sector central de Chile) en torno a 3 diferentes variables: rasgos de historia de vida (porcentaje de emergencia de R.I. y parasitoidismo), diversidad ecológica de parasitoides y patrones de interacción (modularidad) entre parasitoide - localidad. Los muestreos fueron llevados a cabo a finales de 2015 (macroescala) y finales de 2021 (microescala). Los resultados mostraron una mayor variación en los rasgos de historia de vida evaluados entre las poblaciones a nivel de microescala respecto a la macroescala, una mayor diversidad general de parasitoides a microescala (índice de Shannon y coeficiente de Pielou) y un mismo número de módulos para ambas escalas. Los datos obtenidos nos muestran la importancia que tienen las condiciones a nivel local sobre las variables asociadas a

los sistemas parasitoide-hospedero, incluso pudiendo ser de mayor impacto que los efectos de las condiciones ambientales a nivel regional en la diversidad y estructuración de una comunidad específica.

II. ABSTRACT

In ecological systems, interactions between individuals can be of different types and have a high degree of complexity at different levels. An antagonistic interaction is parasitoidism, where the parasitoid kills its host, thus helping to control its abundance. It is due to this important role that it becomes relevant to understand how the spatial differences between communities affect the ecological variables associated with this system, and if it is the changes at a local (micro) or regional (macro) scale that are more or less relevant. For this, we evaluated 10 populations of the system *Rachiptera limbata* / *Baccharis linearis* and its associated parasitoids at two spatial scales, 5 on a microscale (along 10 kilometers in "Cuesta la Dormida, Til-Til") and 5 on a macroscale (along 900 kilometers in different localities of a latitudinal gradient in central Chile) measuring 3 variables: life history traits (percentage of emergence of R.I. and parasitoidism), ecological diversity of parasitoids, and interaction patterns (modularity) between parasitoid per locality. Sampling was carried out at the end of 2015 (macroscale) and at the end of 2021 (microscale). The results showed a greater variation in the life history traits evaluated between the populations at the microscale level compared to the macroscale, a greater general diversity of parasitoids at the microscale (Shannon index and Pielou coefficient) and the same number of modules on both scales. The data obtained show the importance of conditions at the local level on the variables associated with the parasitoid-host systems, even being able to have a greater impact than the

effects of environmental conditions at the regional level in the diversity and structuring of a specific community.

III. INTRODUCCIÓN

Las comunidades biológicas son sistemas complejos compuestos por una inmensa cantidad de componentes bióticos relacionados entre sí, en un entramado de interacciones de distinto tipo, pudiendo ser a gran escala: agonistas, antagonistas o neutras (Montoya et al., 2006). Estos sistemas presentan una inmensa variabilidad a distintos niveles, desde rasgos propios del individuo (nivel individuo), propios de su población (nivel poblacional) y propios de la relación con individuos de otras especies (nivel comunitario) o su entorno abiótico (Begon et al., 2006). También forma parte de esta variabilidad el patrón en que se encuentran organizadas sus interacciones (patrones de interacción ecológica (Dehling, 2018), pudiendo ser de manera anidada, en gradiente, o modular (Cagnolo et al., 2011). Las interacciones y los patrones de interacción ecológica son de suma importancia para el funcionamiento de los ecosistemas ya que, en su conjunto, se encargan de modular la abundancia de las distintas especies en niveles funcionales, permitiendo que los sistemas ecológicos puedan mantenerse en el tiempo y espacio (Begon & Townsend, 2021). Por ello, investigar qué factores (bióticos o abióticos) tienen significancia en la alteración de estas interacciones y patrones es de gran importancia para comprender el funcionamiento del medio ambiente y sus comunidades.

Una de las interacciones presente en las comunidades es el parasitoidismo, interacción de tipo antagonista en la cual un animal artrópodo-insecto en estado larvario (con desarrollo holometábolo) se alimenta exclusivamente del cuerpo de

otro artrópodo, su “hospedero”, con el fin de desarrollarse y llegar a etapa adulta, matándolo eventualmente en este proceso (Resh & Cardé, 2009). Una de las principales consecuencias de este tipo de interacción es la disminución de la abundancia poblacional de las especies hospederas debido a la mortalidad de sus individuos por efecto del parasitoide (Barlow et al., 2004). Esta característica hace a las especies parasitoides tener una gran importancia no sólo en sistemas silvestres, sino también en agroecosistemas para el control de plagas de insectos que se alimentan de recursos útiles para el ser humano, catalogándolos como controladores biológicos (Diatte et al., 2017). En este contexto, entender cuáles son los factores ambientales que inciden en los cambios de las interacciones ecológicas de las especies pertenecientes a los sistemas parasitoide-hospedero se torna una temática interesante de abordar.

Es posible encontrar este tipo de interacción en los distintos ecosistemas del mundo y sus distintas condiciones ambientales (Godfray, 1994), variando las especies involucradas y/o el tipo de patrón de interacción en que se encuentran organizadas (Sivinski et al., 2000). En este contexto, en el caso de especies hospederas con una amplia distribución geográfica, las escalas espaciales pueden jugar un importante valor en la composición y estructura comunitaria de los parasitoides asociados, debido a la distancia geográfica entre distintas comunidades bióticas, así como el cambio en las condiciones ambientales del hábitat (Restrepo et al., 2016). Estas diferencias en escala espacial constituyen barreras migratorias que pueden generar diferencias en la composición, diversidad y estructura de las interacciones de las comunidades de parasitoides asociados (Zenker et al., 2015), pudiéndose encontrar

diferencias al comparar muestreos realizados a microescala / escala local respecto a estudios realizados a una macroescala / escala regional.

En el contexto actual de cambio global (cambio climático y daño al medio ambiente por causa Humana) (Sage, 2020) se vuelve aún más relevante la comprensión de los efectos que tienen los cambios en las condiciones ambientales sobre las comunidades biológicas, para así entender las consecuencias positivas y negativas que tienen nuestras acciones como humanos sobre el medio que nos rodea. En este sentido, es de gran utilidad estudiar organismos de sistemas biológicos en los que naturalmente se da un gradiente de condiciones ambientales, para así lograr una aproximación a comprender cómo podrían reaccionar las especies frente a perturbaciones que modifiquen sus condiciones a nivel micro y macroambiental.

En Chile, la planta *Baccharis linearis* (Romerillo) es colonizada por *Rachiptera limbata*. Esta planta es una especie siempre verde de tamaño mediano que suele establecerse en sectores con suelos degradados y expuestos a la radiación solar (Hoffmann, 1979), distribuida en Chile entre las regiones de Atacama y Los Lagos (Gbif, 2021). *Rachiptera limbata* es un díptero de la familia Tephritidae de naturaleza bivoltina (2 generaciones por año), el cual oviposita sus huevos durante primavera y verano sobre las ramas del Romerillo. Sus larvas al eclosionar se localizan en los ápices de crecimiento del arbusto, alimentándose del tejido del tallo y formando en el proceso una recámara donde guarecerse llamada cecidia o agalla. En esta agalla es secretada una sustancia blanquecina de morfología esponjosa la cual, por su apariencia, le atribuye el nombre común a este díptero: “Mosca del escupo”(Aljaroet al., 1983 ; Frías, 2008). A pesar de su amplia distribución en el

país, existen pocos estudios que indaguen en su historia de vida, ecología y composición de las secreciones asociadas a su agalla.

El estado larvario de este díptero es utilizado como hospedero de distintos insectos parasitoides (C. Veloso, datos no publicados), de los cuales hasta la fecha no se cuenta con información ni de su historia de vida (e.g. tipo de parasitoidismo, porcentaje de parasitoidismo), clasificación taxonómica, diversidad ni de sus patrones de interacción ecológica. Como su díptero hospedero tiene una amplia distribución geográfica, se propone estudiar cómo las distintas características asociadas a este gremio varían a lo largo del país y sus distintos gradientes de condiciones ambientales. En este contexto, se plantea que comunidades de parasitoide-hospedero evaluadas a una escala latitudinal presentarán mayores diferencias entre sí que comunidades evaluadas a una escala local, debido a que las primeras poseen una mayor distancia geográfica de separación y condiciones ambientales contrastantes entre sus ambientes, y por ende una mayor aislación. Además, se plantea que por esta aislación geo-climática se generarán interacciones modulares entre localidad-comunidad en mayor medida a una macroescala que a una microescala, entendiéndose como modular a grupos (parasitoides – localidades) que interactúan significativamente más entre ellos que con interactuantes fuera del grupo. Para esto se evaluarán variables a distintos niveles ecológicos dentro del sistema parasitoide hospedero de *Rachiptera limbata* tanto a una macroescala (latitudinal/regional) como a una microescala (local); variables asociadas a sus rasgos de historia de vida, diversidad y patrones de interacción ecológica.

Hipótesis

Las variables asociadas al sistema *Rachiptera limbata* - *Baccharis linearis* y sus parasitoides asociados (rasgos de historia de vida, diversidad y modularidad) presentarán mayor diferencia entre comunidades a nivel de macroescala que a nivel de microescala.

Predicciones:

a) Predicción 1: Los valores entre poblaciones de los rasgos de historia de vida asociados al sistema *Rachiptera limbata* – *Baccharis linearis* y sus parasitoides asociados (porcentaje de emergencia y parasitoidismo) presentarán una mayor divergencia a una macroescala que a una microescala.

b) Predicción 2: La diversidad del sistema *Rachiptera limbata* – *Baccharis linearis* y sus parasitoides asociados, será significativamente diferente y mayor a una macroescala que a una microescala.

c) Predicción 3: El número de módulos será mayor a una macroescala que a una microescala.

Objetivo General

El objetivo general de este seminario de título es estudiar y comparar comunidades de parasitoides en una red antagónica parasitoide-hospedero (*Rachiptera limbata* - parasitoides) a dos escalas espaciales, incluyendo un análisis de sus rasgos de historia de vida, un análisis de su diversidad a nivel comunitario, y un análisis de los patrones interacción ecológica.

Objetivos Específicos

- a) Analizar los rasgos de historia de vida tanto de hospedero como de sus parasitoides asociados, en el sistema antagónico parasitoide-hospedero *Rachiptera limbata* a dos escalas espaciales.
- b) Analizar la diversidad de la comunidad de parasitoides asociados a *Rachiptera limbata* (riqueza, abundancia, diversidad) a dos escalas espaciales.
- c) Analizar los patrones de interacción en las comunidades de parasitoides asociados a *Rachiptera limbata* a dos escalas espaciales.

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Áreas generales de estudio

4.1.1 Microescala

El trabajo de campo fue realizado en “La Cuesta la Dormida” (Ruta F100G, -33.06204166122197, -70.99666140888394), ruta automotriz de aproximadamente 33 km situada en la quebrada que atraviesa la cordillera de la costa entre la región Metropolitana de Santiago y la región de Valparaíso, conectando los pueblos de Til-Til y Olmué. Esta cuesta constituye una ruta de conexión entre la depresión intermedia (entre cordilleras) y el valle de Olmué-Limache. Presenta un clima templado cálido y semi árido, con escasas lluvias en invierno, menores a las del Valle de Santiago (menores a 350 mm) por efecto de la cordillera de la Costa (CIREN & SITRURAL, 2016; Inzunza, 2012), con temperatura anual promedio de 14°C, temperatura mínima promedio en su mes más frío (Julio) de 8,1°C y máxima promedio en su mes más caluroso (enero) de 22°C (CIREN & SITRURAL, 2016).

La vegetación presente en el sector (Figura 1) varía con la altitud: En su punto de mayor altura (1.200 a 900 msnm aproximadamente) se encuentra un paisaje casi continuo de vegetación nativa con densidad intermedia, de bosque esclerófilo en su mayoría, caracterizado por presentar vegetación de hoja esclerosada perenne resistente a la sequía (Luebert & Pliscoff, 2005), con especies arbóreas presentes en el sector como *Cryptocarya alba*, *Lithraea caustica* y *Quillaja saponaria*, y especies arbustivas del género *Colliguaja* y *Escallonia*. En su punto intermedio (900 a 700 msnm aproximadamente) se encuentra un mosaico de bosque esclerófilo,

matorral espinoso (dominado principalmente por *Vachellia caven*) y asentamientos humanos con especies vegetales exóticas. En su punto de menor altura (700 a 600 msnm del mar) se encuentra en su mayoría plantaciones agrícolas de nopales, pequeños parches de vegetación nativa (*Vachellia caven* en su mayoría) y asentamientos humanos (pueblo de Til-Til). A lo largo de todo el trayecto, en las inmediaciones a la ruta automotriz, se encontró el arbusto *Baccharis linearis*, comúnmente conocido como “Romerillo”, que se caracteriza por colonizar terrenos degradados, el cual es el hospedero del díptero agallador de la familia Tephritidae *Rachiptera limbata*, sobre el cual fue realizado el estudio.

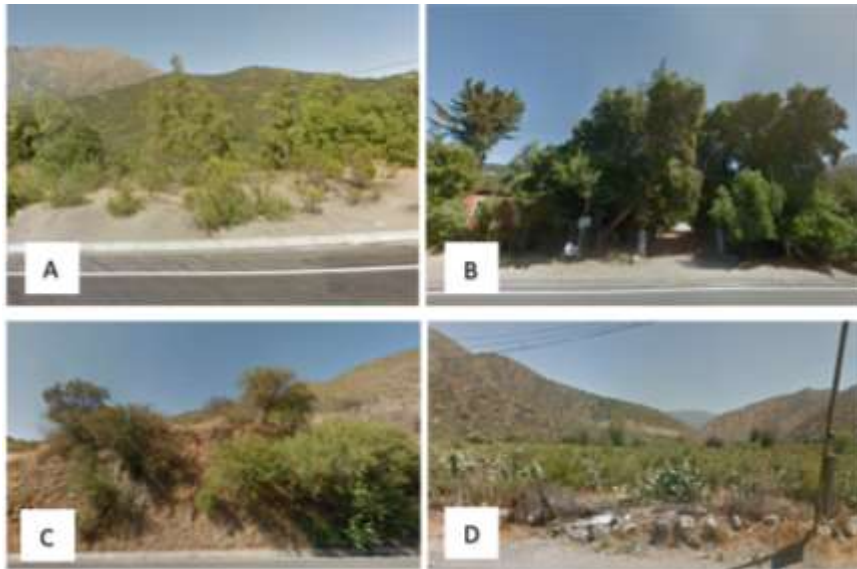


Figura 1: Fotografías de los alrededores a los sitios de estudio. A: Punto de mayor altura de Cuesta la Dormida con vegetación de nativa; B: Punto de altura intermedia de Cuesta la dormida con asentamientos humanos y vegetación exótica; C: Punto de altura intermedia de Cuesta la Dormida con vegetación de matorral espinoso; D: Punto de menor altura de Cuesta la Dormida (pueblo de Til Til), con plantaciones de nopal y vegetación de matorral espinoso (Google, 2015).

4.1.2 Macroescala

A lo largo del territorio chileno se presenta una diversidad de características topográficas que modulan el clima, generando múltiples y heterogéneas condiciones ambientales. Factores como la altitud, latitud e influencia marítima controlan variables climáticas como la precipitación, temperatura, humedad y el viento (Instituto Nacional de Estadística, 2017). Debido a esto se puede encontrar diversos climas en las diferentes zonas geográficas del país (continental), que a modo general forman un gradiente de condiciones de norte a sur, de altas temperaturas/bajas precipitaciones a bajas temperaturas/altas precipitaciones: Norte grande (Regiones de Arica y Parinacota, Tarapacá y Antofagasta) con condiciones desérticas en su mayoría (altas temperaturas en el día de más de 35° C y precipitaciones escasas); Norte chico (Regiones de Atacama, Coquimbo y Valparaíso al norte de río Aconcagua), con clima semi-árido; Zona central (Regiones de Valparaíso al sur del río Aconcagua, Metropolitana, O'Higgins, Maule, Ñuble y Biobío en su área norte del río Biobío), con climas templados cálidos y precipitaciones estacionales de invierno que aumentan hacia la zona sur; Zona sur (Regiones de Biobío al sur del río Biobío, Araucanía, Los Ríos y Los Lagos), con frecuente nubosidad y abundantes precipitaciones; Zona austral (Regiones de Aysén y Magallanes), con climas fríos y lluviosos (Instituto Nacional de Estadística, 2017). Cabe destacar que Chile se encuentra pasando un periodo de megasequía desde el 2010 con un 30% de déficit de precipitaciones, lo que lo ha generado una escases hídrica especialmente en los territorios entre las regiones de Coquimbo y La Araucanía (CR2, 2015).

El trabajo de campo fue realizado en 5 localidades ubicadas entre las regiones de Atacama y Ñuble (sector norte y centro-sur de Chile), separadas entre si por 230 km aproximadamente (Leniz, 2017). En estas localidades se pueden apreciar las siguientes condiciones medioambientales, ordenadas de norte a sur:

Vallenar: Comuna ubicada en la región de Atacama, provincia de Huasco, con un clima desértico marginal, temperatura promedio anual máxima de 22,9°C, mínima de 11,3°C y promedio anual de precipitaciones de 40 mm (CIREN & SITRURAL, 2018). Su vegetación nativa predominante se basa principalmente en matorrales bajos y siempre verdes, con comunidades dominadas por *Skytanthus acutus*, *Encelia tomentosa*, y la emergencia ocasional de plantas efímeras en el territorio denominado “Desierto florido” (CIREN & SITRURAL, 2018).

Ovalle: Comuna ubicada en la región de Coquimbo, provincia de Limarí, con un clima semiárido (Bruno, 2021), temperatura promedio anual máxima de 27,5°C, mínima de 6,4°C y promedio anual de precipitaciones de 90 mm (CIREN, 2021a). Su vegetación nativa predominante es de tipo xerófito, mesófito, arbustivo y de bosque relicto de tipo Valdiviano, hidratada en gran medida por la camanchaca proveniente del sector costero. Ejemplos de especies de flora presentes en la zona son: *Cestrum*, *Lepechinia*, *Vachellia caven*, *Bridgesia incisifolia*, *Aextoxicon punctatum* y *Rhaphithamnus spinosus* (Bruno, 2021; Cortez Echeverría, 2016).

Putendo: Comuna ubicada en la región de Valparaíso, provincia de San Felipe, con un clima templado con lluvias invernales (mediterráneo) (CIREN, 2016), temperatura promedio anual máxima de 25,44°C, mínima de 7,90°C (Leniz, 2017) y

promedio anual de precipitaciones de 231 mm (CR2, 2021). Su vegetación nativa predominante es de tipo esclerófilo, xerófito y especies de altura. Ejemplos de especies de flora del sector son *Prosopis chilensis*, *Vachellia caven*, *Balsamocarpon brevifolium*, *Lithraea caustica* y *Maytenus boaria*.

San Fernando: Comuna ubicada en la región del Libertador General Bernardo O'Higgins, provincia de Colchagua, con un clima templado con lluvias invernales con temperatura promedio anual máxima de 28°C, mínima de 4°C y promedio anual de precipitaciones de 448 mm (CIREN, 2021b). Su vegetación nativa predominante es de tipo esclerófilo y xerófito. Ejemplos de especies de flora del sector son *Cryptocarya alba*, *Boldus peumus*, *Vachellia caven* y *Porlieria chilensis* (CIREN, 2021b). Es importante señalar que esta ciudad se encuentra en la región con mayor producción frutal del país (junto con región del Maule), presentando en su entorno un alto nivel el nivel de uso de suelo para estos fines (CIREN, 2015; Odepa, 2021).

Chillan: Comuna ubicada en la región de Ñuble, provincia de Diguillín, con un clima templado seco en su zona norte pasando a un clima templado lluvioso en su zona sur, con temperatura promedio anual máxima de 20,3°C, mínima de 7,1°C y promedio anual de precipitaciones de 1048 mm (CR2, 2021). Su vegetación predominante es de bosque esclerófilo y bosque siempreverde. Ejemplos de especies de flora del sector son con especies arbóreas esclerófilas como *Cryptocarya alba*, *Boldus peumus* y *Maytenus boaria*, y de bosque siempre verde *Myrceugenia exsucca* y *Amomyrtus luma*. Es importante señalar que el porcentaje de bosque nativo en la zona es mínimo, representando un 1,7% del territorio, el principal uso de suelo está dado por uso agrícola con un 64,4% (SIMEF, 2018).

4.2 Sitios específicos de muestreo

4.2.1 Microescala

El muestreo fue llevado a cabo a finales del año 2021. El sector donde fueron obtenidas las muestras para los estudios fue los primeros diez kilómetros de la cuesta a partir del pueblo de Til-Til (vertiente oriental de la cuesta) aproximadamente (Figura 2). Para su recolección, se realizaron 5 transectos de 1 kilómetro cada uno, separados a lo menos por 1 kilómetro entre sí. Desde la parte más alta de la cuesta hasta la parte más baja, se catalogaron los transectos como Población 1 (33°03'29" S, 71°00'20" O; 1.217 m s.n.m.), Población 2 (33°04'01" S, 70°59'17" O, 911 m s.n.m.), Población 3 (33°04'18" S, 70°58'21" O; 796 m s.n.m.), Población 4 (33°04'37" S, 70°57'02" O; 660 m s.n.m.) y Población 5 (33°04'30" S, 70°56'10" O, 614 m.s.n.m.). La recolección de agallas fue realizada a lo largo de cada transecto, a partir de los arbustos de *Baccharis linearis* presentes en las cercanías del camino (15 metros al borde del camino aproximadamente). Se muestrearon 300 cecidias aproximadamente por población, cuidando de no recolectar más de 5 cecidias por arbusto, obteniendo un aproximado de 1.500 cecidias en total. Luego de la recolección, las muestras fueron guardadas y llevadas inmediatamente al laboratorio de Ecofisiología de Invertebrados terrestres de la Universidad de Chile.



Figura 2: Mapa de “La Cuesta la Dormida”. A: Punto más alto de la cuesta (bifurcación de camino hacia Caleu), 1.200 msnm aproximadamente; B: Punto más bajo de la cuesta (Pueblo de Til Til), 600 m.s.n.m. aproximadamente (Google, 2023).

4.2.2 Macroescala

El muestreo fue llevado a cabo a finales del año 2015 en las 5 áreas antes descritas, donde las muestras fueron obtenidas a partir de las plantas encontradas en terrenos aledaños a caminos o sectores deteriorados donde se encontraba presente *Baccharis linearis*. Las 5 poblaciones se encontraron distribuidas a lo largo de 900 km latitudinalmente a lo largo de Chile (Figura 3), separadas entre sí por 230 km aproximadamente (Léniz, 2017). Estas poblaciones de norte a sur fueron: Vallenar (28°35'50" S, 70°43'24" O; 500 m.s.n.m.), Ovalle (30°23'29" S, 70°54'10" O; 920 m.s.n.m.), Putaendo (32°33'29" S, 70°42'06" O; 1020 m.s.n.m.), San Fernando

(34°36'44" S, 71°03'48" O; 290 m.s.n.m.) y Chillán (36°38'57" S, 72°21'30" O; 135 m.s.n.m.). Se muestrearon 300 cecidias aproximadamente por población, cuidando de no recolectar más de 5 cecidias por arbusto, obteniendo un aproximado de 1.500 cecidias en total. Luego de la recolección, las muestras fueron guardadas y llevadas inmediatamente al laboratorio de Ecofisiología de invertebrados terrestres de la Universidad de Chile.

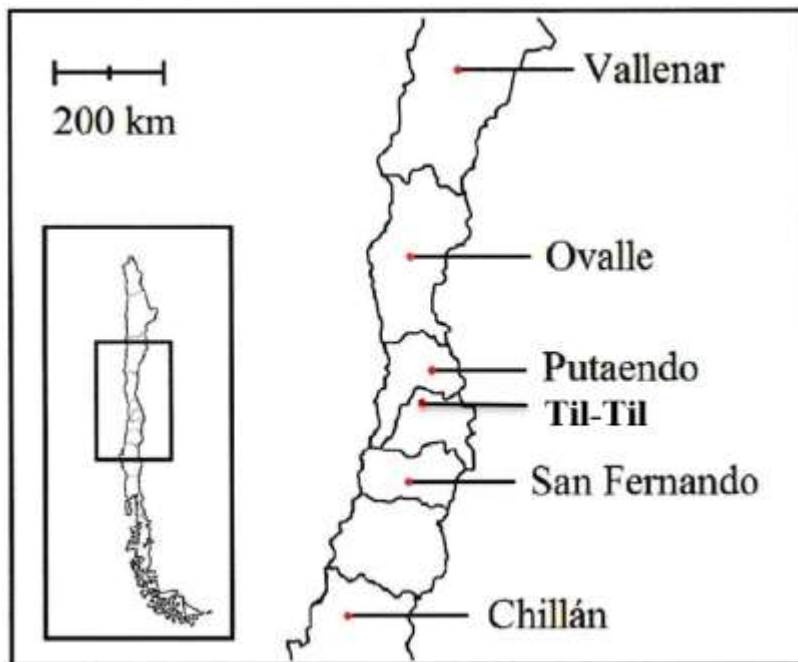


Figura 3: Mapa ilustrativo del gradiente latitudinal de las poblaciones estudiadas a lo largo de Chile central en la Macroescala, y ubicación de localidad donde fue realizada la Microescala (Til-Til, "Cuesta la Dormida") (imagen modificada a partir de imagen de Leniz, 2017).

4.3 Tratamiento de muestras y Registro de datos

Para ambas escalas, cada agalla fue guardada individualmente en un frasco de plástico transparente cubierto por una tela de género para permitir el paso del aire (Figura 4, B), etiquetando cada uno de ellos para su reconocimiento durante el registro de datos. Se almacenaron en condiciones ambientales de laboratorio (temperatura: 24 ± 1 °C, humedad: 50 ± 2 %) e hidrataron con agua potable utilizando un aspersor durante un periodo de 6 meses, donde cada frasco fue revisado periódicamente (una a dos veces por semana) en busca de la emergencia de un individuo de alguna de las siguientes clases: Díptero agallador, Parasitoide o Inquilino. La emergencia de cada artrópodo fue registrada junto con el código de la agalla y población de la cual provenía. Cada individuo fue sacrificado por criogenia para su posterior almacenaje en alcohol al 95% en tubos Eppendorf y etiquetado con su información respectiva.

Categorías de emergencia:

Díptero agallador: Correspondiente a la emergencia del insecto *Rachiptera limbata*.

Parasitoide: Fue considerado parasitoide todo insecto que cumpliera con las siguientes condiciones:

a. Que emergiera de una cecidia en que no lo haya hecho el díptero *Rachiptera limbata*.

b. Que en ninguna otra cecidia en que haya emergido un individuo de su misma especie también lo haya hecho *Rachiptera limbata*.

c. Que pertenezca a las familias de insectos descritos con conducta parasitoide (Algunas de familias de los órdenes Hymenóptera, Diptera, Coleoptera, Lepidoptera, Neuroptera, Strepsiptera y Trichoptera) (Godfray, 1994).

Inquilino: Fue considerado Inquilino todo artrópodo que al menos 1 individuo de su especie emergiera de una cecidia donde también lo haya hecho *Rachiptera limbata* y que no perteneciera a las familias de insectos descritos con conducta parasitoide antes mencionados.



Figura 4: A: Imagen de agalla de *Rachiptera limbata* sobre rama de *Baccharis linearis*. B: Imagen de frasco de plástico transparente donde fueron almacenadas las agallas por separado. C: *Halticoptera sp.* macho sobre papel milimetrado (4 mm de largo aproximadamente) D: *Rachiptera limbata* (imagen obtenida desde moscas florícolas Chile).

4.4 Análisis de datos

4.4.1 Composición comunidad parasitoides

Para realizar la identificación de las especies de parasitoides, en primer lugar, se identificaron todos los morfo-tipos presentes respecto a su similitud morfológica, su tamaño y su coloración. Luego de esto, cada morfo-tipo fue fotografiado y llevado a un experto (tanto fotografías como muestras) para su identificación al nivel taxonómico más bajo posible (Sergio Rothman, Servicio Agrícola y Ganadero). Posterior a ello, ya teniendo las especies y/o morfo-tipos definitivos, se procedió a contabilizar la abundancia específica por población y a graficar los resultados (se utilizó plataforma Microsoft Excel).

4.4.2 Análisis de Rasgos de historia de Vida

Con el fin de realizar los análisis de porcentaje de emergencia (emergencia de *R.l.*) y porcentaje de parasitoidismo, se formaron subpoblaciones de 20 individuos. En estas subpoblaciones se calculó que porcentaje de ellas emergieron o fueron parasitadas, teniendo así aproximadamente 15 datos/subpoblaciones de emergencia y parasitoidismo por cada población con los cuales realizar los estudios.

En primer lugar, se calcularon estadísticos descriptivos para cada población y escala geográfica con el fin de dar un alcance general acerca de las características de los datos. Luego de ello, se confirmaron los supuestos de normalidad (prueba de Shapiro-Wilk) y homocedasticidad (prueba de Levene). De cumplir con los supuestos, se realizó una prueba de análisis de varianza (ANDEVA de 1 vía) entre

las poblaciones de una misma escala, con el fin de determinar la existencia o inexistencia de diferencias significativas entre las medias de las poblaciones en estos parámetros. De encontrarse diferencia, se realizó una prueba de contrastes múltiples *a posteriori* (prueba de Tukey (HSD)) con el fin de conocer cuáles de estas diferían.

De no haber cumplido con los supuestos para pruebas paramétricas, se procedió a realizar una transformación de datos con la función $\arcsen(\sqrt{x})$ (transformación sugerida por literatura para datos de naturaleza porcentual) y corroboró nuevamente el cumplimiento de los supuestos. De no cumplirse nuevamente, se procedió a realizar una prueba no paramétrica de permutaciones.

Los análisis fueron llevados a cabo utilizando el programa R (R Core Team 2023) y las librerías “nortest” y “car”.

4.4.3 Análisis de diversidad comunitaria

Se calcularon índices de diversidad, tanto para cada escala espacial como para cada población. En el primer caso, se consideró la riqueza y abundancia de los parasitoides pertenecientes a todas las poblaciones de cada escala (micro y macro escala), obtenida luego de los 6 meses de muestreo. En el segundo, también se consideró la riqueza y abundancia de parasitoides luego de los 6 meses de muestreo, pero en este caso con los datos de cada población por separado.

Comentado [dv1]: Debes citarlo:

R Core Team (2023). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
<<https://www.R-project.org/>>.

Índices utilizados:

Índice de Shannon y Weaver (H'): Es un índice que refleja la heterogeneidad de una comunidad basada en sus valores de riqueza y abundancia. Conceptualmente es una medida de la incertidumbre asociada a la selección aleatoria de un individuo dentro de una comunidad: En una comunidad con N riqueza y una especie ampliamente dominante en abundancia, la incertidumbre de qué especie será seleccionada por muestreo aleatorio será menor que si todas las especies tuvieran la misma abundancia (Pla, 2006).

H' max: Es el máximo valor de H' posible para una población con una riqueza y abundancia específica, representando por ende el máximo valor de heterogeneidad/diversidad para una comunidad con dichas características. Este se alcanza cuando la abundancia total observada se distribuye de manera equitativa entre el número total de especies, teniendo por ende todas igual probabilidad de selección (Pla, 2006).

Coefficiente de Pielou (J): Resulta del cociente entre H observado y su correlativo Hmax. Este índice nos señala qué proporción del máximo de diversidad específico se encuentra en la comunidad real observada. Toma valores entre 0 y 1 (Pla, 2006).

Índice de Simpson (D): Es un índice de dominancia, el cual representa la probabilidad de que dos individuos elegidos al azar dentro de una comunidad sean de la misma especie (Moreno, 2001). Toma valores entre 0 y 1, siendo los valores cercanos a 1 con mayor probabilidad de dominancia de una especie por sobre de las demás en la comunidad.

Los índices de diversidad fueron calculados utilizando el programa R-statistic y las librerías “BiodiversityR” y “dismo”.

4.4.4 Análisis de patrones de interacción ecológica

Se registraron las interacciones parasitoide-hospedero de los 6 meses de muestreo para las 5 poblaciones de cada escala mediante matrices de interacción, en las cuales las filas correspondieron a los parasitoides asociados a *R.I.*, las columnas a las poblaciones de origen de las muestras y el valor de las celdas a la frecuencia de interacción parasitoide - población hospedera. Posteriormente, a partir de estas matrices, se realizaron diagramas de redes bipartitas ponderadas para cada escala geográfica, representando de manera gráfica las interacciones y su frecuencia. Para la realización de estos diagramas, se ubicaron los “integrantes” de cada categoría de interacción (parasitoides y poblaciones) en 2 niveles separados entre sí, cada nivel a su vez separado en “nodos” para cada uno de sus integrantes, y se realizaron uniones entre estos para representar su presencia/interacción. En el diagrama las interacciones son posibles entre los integrantes de diferente nivel, no así entre los del mismo. La abundancia de las interacciones de cada “especie de parasitoide” o población es representada por medio del ancho de cada nodo o unión.

Para cada escala geográfica fue calculada su modularidad cuantitativa (Q), el cual es un parámetro de interacción a nivel de red que indica en qué medida las interacciones dentro de la red se encuentran organizadas en módulos (Dormann & Strauss, 2014). Estos módulos, también llamados “sub-comunidades” o “grupos cohesivos”, son grupos de integrantes de la red que se relacionan significativamente

más entre ellos que con otros integrantes fuera del módulo (Dormann & Strauss, 2014), es decir, para este estudio, especies de parasitoides que se encuentran más frecuentemente en una población (o grupo de poblaciones) respecto a en otras. En estudios propios de la ecología de comunidades, el cálculo de modularidad resulta útil para simplificar la descripción y el entendimiento sobre los sistemas ecológicos al dividir el total de interacciones en un grupo de módulos más manejables, y, por otra parte, permitirnos detectar y entender interacciones especialistas y de sobreposición funcional entre integrantes de la red (Dormann & Strauss, 2014). En el caso del presente estudio, este análisis resulta útil para conocer qué grupos de especies de parasitoides se asocian más frecuentemente a una (o más) localidades, lo cual daría cuenta indirectamente de procesos biológicos o ambientales que estarían detrás de la formación de estos grupos parasitoide – localidad.

Este parámetro (Q) fue calculado mediante el algoritmo QuanBiMo, el cual permite calcular específicamente que interacciones pertenecen a módulos en redes bipartitas ponderadas, basándose en una representación jerárquica respecto a su cantidad de interacciones para su asignación a módulos (Dormann & Strauss, 2014). El valor de Q varía entre 0 y 1, correspondiendo los valores más cercanos a 1 a una mayor modularidad. Debido a que para calcular el valor de Q se utiliza el número de interacciones y el tamaño de la red (depende de la intensidad de muestreo) (Dormann & Strauss, 2014) se utilizó una comparación con modelos nulos (diferencia con respecto al azar) (Dormann et al., 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).

El índice de modularidad fue calculado utilizando el programa R-statistic y la librería "bipartite".

III. RESULTADOS

5.1 Composición Comunidad de Parasitoides

Se encontró un total de 9 morfotipos durante los 6 meses de muestreo considerando ambas escalas, con un total de 116 individuos en la microescala y 253 en la macroescala (Figura 5; Tabla 1 Anexo). En la escala local se encontraron todos los morfotipos, no así en la escala macro, donde solo se encontraron 5. En ambas escalas geográficas los dos morfotipos con mayor abundancia fueron *Halticoptera sp.* y *Zaglyptonotus sp.* El primero representó el 40,5% (n = 116) de la abundancia total en la escala local, y el 79% (n = 253) en la escala macro; el segundo representó el 19% y el 12,64% respectivamente. En las siguientes 3 especies comunes el orden jerárquico no fue el mismo. En el caso de la macroescala, cada uno de los morfotipos restantes presentó una abundancia menor al 5%, siendo *Pteromalinae sp.* el con la menor abundancia (7); a microescala en cambio tanto *Pteromalidae sp.* como *Eurytoma sp.* presentaron una abundancia porcentual mayor al 10%: 17,2% y 12,1% respectivamente, siendo los morfotipos menos abundantes para esta escala *Cirrospilus sp.* y *Glyptapanteles sp.*, ambos con solo 1 caso.

Respecto a los órdenes de insectos a los que correspondieron los parasitoides, los cinco morfotipos compartidos entre las dos escalas geográficas correspondieron en su totalidad del orden Hymenoptera, cuatro de ellos a la familia Chalcidoidea y uno a la familia Ichneumonidae (*Bracon sp.*). En el caso de los 4 restantes pertenecientes a la microescala, solo uno de ellos no correspondió al orden

Hymenoptera, *Dexiinae sp.*, el cual correspondió al orden Díptera, familia Tachinidae, del cual se encontró una abundancia de solo 2 individuos.

Cabe destacar que en ningún morfotipo pudo ser categorizado a nivel de especie utilizando las claves disponibles hasta el momento para el territorio nacional, pudiendo deberse a falta de claves para la identificación de estas especies o que correspondan a nuevas especies por describir. Incluso uno de ellos (nr Closterocerus) no se pudo llegar a clasificar en los géneros conocidos, pudiendo ser este un nuevo hallazgo a este nivel taxonómico.

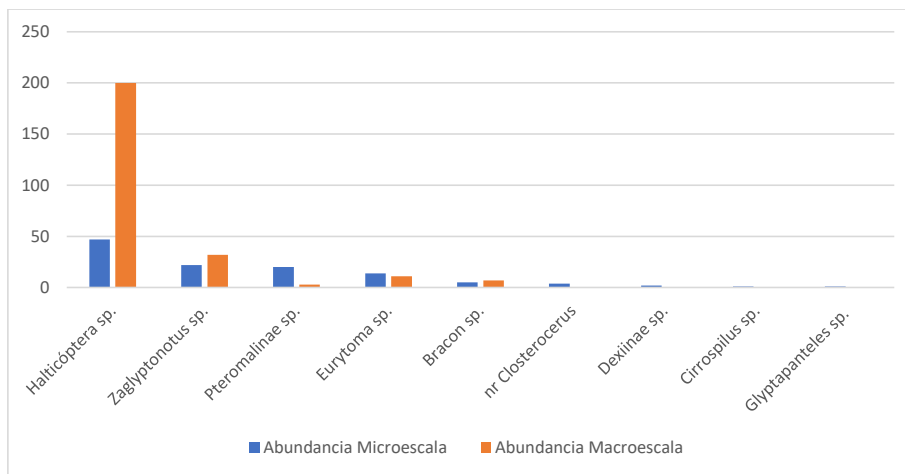


Figura 5: Gráfico de barras de abundancia específica de parasitoides para Microescala (barras azules) y Macroescala (barras naranjas).

5.2 Análisis de rasgos de historia de vida

5.2.1 Porcentaje de Emergencia (Pe)

En la Microescala, se calcularon datos descriptivos generales para el porcentaje de emergencia total y en cada población, con los que se generó un gráfico de barras (Tabla 2 Anexo, Figura 6). Cumplidos los supuestos de normalidad y homocedasticidad (Kolm-Smir: $D=0,075058$; $p=0,392$; Levene: $F_{(4,68)}=1,7352$; $p=0,152$; Figura 1 Anexo) se realizó una prueba de ANDEVA de 1 vía obteniendo como resultado la existencia de diferencia significativa ente las medias de emergencia de las poblaciones, rechazando la hipótesis nula de semejanza entre medias ($F_{(4,68)}=40,5$; $p < 0,0001$). En las pruebas a posteriori de Tukey (HSD), se detectaron diferencias significativas entre todas las poblaciones menos entre la 2 y 3, entre la 1 y 3, y entre la 4 y 5 (Tabla 2 Anexo). En la Figura 6 se puede observar una aparente tendencia de disminución del porcentaje de emergencia entre las poblaciones 1 a 5 (con excepción de la población 1), donde las poblaciones 4 y 5 presentan una significativa menor emergencia que las poblaciones 1, 2 y 3.

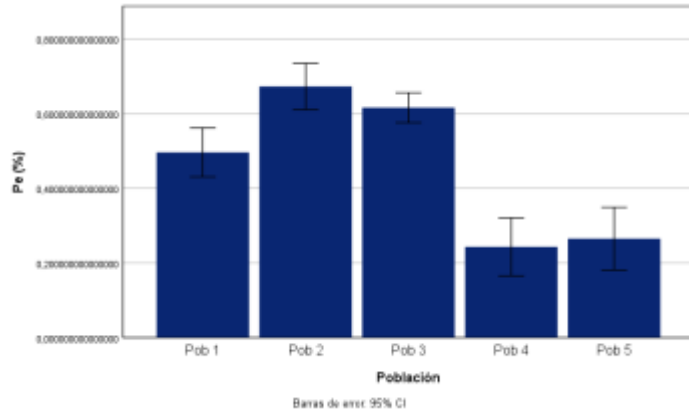


Figura 6: Gráfico de barras de porcentaje de emergencia respecto a su población de origen para Microescala.

En la Macroescala, el porcentaje de emergencia (Pe) difirió significativamente entre poblaciones (ANDEVA, $F_{(4,73)} = 10,73$; $p < 0,001$). La prueba *a posteriori* Tukey (HSD) nos señala diferencias significativas solo para la media de la población Chillán (Figura 7) respecto a las demás ($p < 0,001$) (Leniz, 2017).

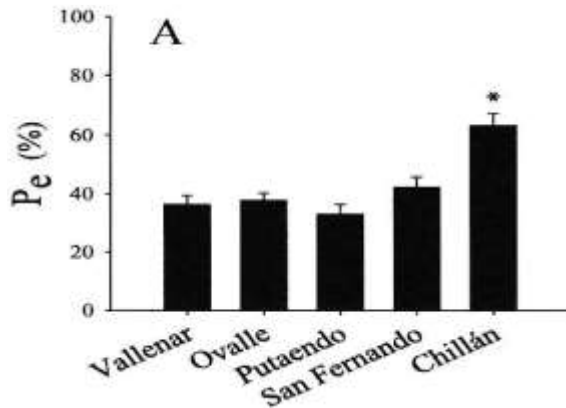


Figura 7: Gráfico de barras de porcentaje de emergencia respecto a su población de origen para Macroescala con barras de error al 95% (Obtenido desde Leniz, 2017).

5.2.2 Porcentaje de Parasitoidismo (Pp)

En la Microescala, se calcularon datos descriptivos generales para el porcentaje de parasitoidismo total y en cada población, con los que se generó un gráfico de barras (Tabla 4 Anexo, Figura 8). Cumplidos los supuestos de normalidad y homocedasticidad (Kolm-Smir: $D=0,091$; $p=0,142$; Levene: $F=1,782$, $p=0,143$; Figura 2 Anexo), se realizó una prueba de ANDEVA de 1 vía obteniendo como resultado la existencia de diferencia significativa ente las medias de parasitoidismo de las poblaciones, rechazando la hipótesis nula de semejanza entre medias ($F_{(4,68)}= 5,465$; $p<0,001$). En las pruebas a posteriori de Tukey (HSD), se encontraron diferencias significativas entre las poblaciones 4 y 1, y entre la 4 y 2 (Tabla 5 Anexo). En la figura 8 se puede observar una aparente tendencia de aumento del porcentaje de parasitoidismo entre las poblaciones 1 a 5 (con excepción de la población 5), opuesto a la disminución de la emergencia de *R.I.* antes mencionada.

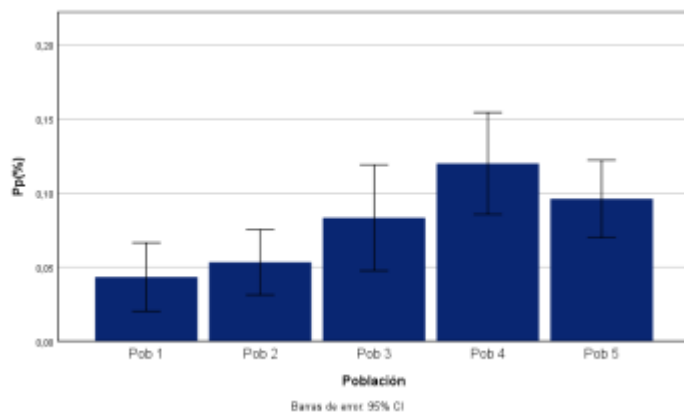


Figura 8: Gráfico de barras de porcentaje de parasitoidismo (Pp) respecto a su población de origen para Microescala.

En la Macroescala, se calcularon datos descriptivos generales para el porcentaje de parasitoidismo total y en cada población, con los que se generó un gráfico de barras (Tabla 6 Anexo, Figura 9). Cumplidos los supuestos de normalidad y homocedasticidad (Kolm-Smir: $D = 0,0815$; $p = 0,227$; Levene: $F = 1,540$; $p = 0,2$), se realizó una prueba de ANDEVA de 1 vía obteniendo como resultado la existencia de diferencia significativa ente las medias de parasitoidismo de las poblaciones, rechazando la hipótesis nula de semejanza entre medias ($F_{(4,73)} = 24,25$, $p < 0,0001$). En las pruebas a posteriori de Tukey (HSD), se encontraron diferencias significativas entre varias las poblaciones (Tabla 7 Anexo) menos entre Ovalle y Chillan, entre Vallenar y Putaendo, entre San Fernando y Putaendo, y entre San Fernando y Vallenar.

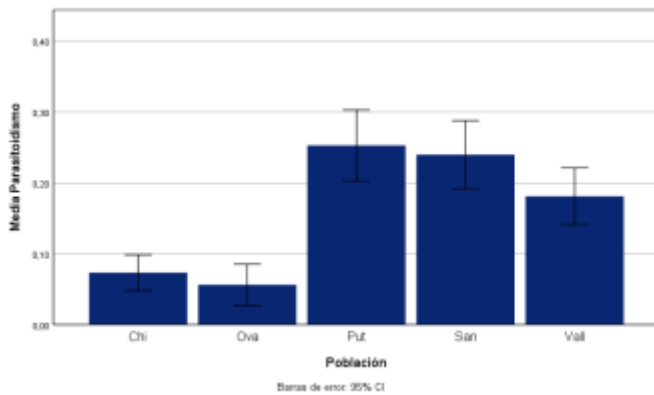


Figura 9: Grafico de barras de porcentaje de parasitoidismo (Pp) respecto a su población de origen para Macroescala. Chi: Población Chillan; Ova: Población Ovalle; Put: Población Putaendo; San: Población San Fernando; Vall: Población Vallenar.

5.3 Análisis de diversidad comunitaria

Para la Microescala, los valores de riqueza de parasitoides por población (Tabla 1) tomaron valores desde un mínimo de 4 especies (población 4) a un máximo de 7 (población 2), con un valor promedio por población de 5,2 y un total para la escala de 9. Con respecto a la abundancia total de individuos por población, se encontró un mínimo de 12 individuos (población 1) y un máximo de 35 individuos (población 4), con un valor promedio por población de 23,2 individuos y un total para la escala de 116. A partir de esto se puede apreciar que no existe una distribución equitativa de la abundancia entre las poblaciones de la escala, existiendo 2 poblaciones por debajo de la media.

Para la Macroescala, los valores de riqueza de parasitoides (Tabla 2) tomaron valores desde un mínimo de 2 especies (Chillán) a un máximo de 4 (San Fernando y Putaendo), con un valor promedio por población de 3 y un total para la escala de 5. Con respecto a la abundancia total de individuos por población, se encontró un mínimo de 19 individuos (Ovalle) y un máximo de 80 individuos (Putaendo), con un valor promedio por población de 50,6 individuos y un total para la escala de 253. A partir de esto se puede apreciar que de igual manera no existe una distribución equitativa de la abundancia entre las poblaciones de la escala, existiendo 2 poblaciones por debajo de la media, Ovalle y Chillán. Estas poblaciones a su vez poseen las menores riquezas de la escala.

Respecto a los índices de diversidad: En la Microescala el índice de Shannon-Weaver (Tabla 1, H') entregó valores por población que van desde los 1,09 como mínimo (población 4) a 1,758 como máximo (población 2), y un valor a nivel de

escala geográfica de 1,642. La equidad de Pielou (Tabla 1, J) va desde 0,788 (población 3 y 4) a 0,904 (población 2) y un valor promedio entre poblaciones de 0,8422, lo que nos hace el alcance de que los valores obtenidos de H', son en promedio el 84,2 % del máximo valor de diversidad que podría tener una población con dichas características de abundancia y riqueza. Además, se nos entrega un valor de J a nivel de escala de 0,74787, de igual manera más cercano a 1 que a 0.

El índice de Simpson (Tabla 1, D) nos entrega valores que van desde un mínimo de 0,19723 (población 2) a un máximo de 0,38775 (población 4), con un valor para la escala de 0,24792. Al estar estos valores más cercanos a 0 que a 1 podemos afirmar que las poblaciones encontradas en esta escala presentan baja dominancia, lo que nos sugiere, al igual que los valores de J, una diversidad considerable.

Tabla 1: Riqueza (S), abundancia total e índices de diversidad para parasitoides por población (H' = Índice de Shannon-Weaver, H'max = Valor máximo de índice de Shannon-Weaver, J = Equidad de Pielou, D = Índice de Simpson) para Microescala. Pob = Población.

Comentado [dv2]: Titulos de tabla arriba de la tabla. Eso es lo mas común

Población	Riqueza	Abundancia total	H'	H' max	J	D
Pob 1	5	12	1.35798	1.609	0.844	0,31944
Pob 2	7	17	1.75824	1.946	0.904	0,19723
Pob 3	5	24	1.26885	1.609	0.788	0,35764
pob 4	4	35	1.09246	1.386	0.788	0,38775
Pob 5	5	28	1.42764	1.609	0.887	0,2602
Total	9	116	1,64325	2,19723	0,7478733	0,24792

En la Macroescala el índice de Shannon-Weaver (Tabla 2, H') entregó valores por poblaciones que van desde los 0.206 como mínimo en Ovalle, a 0,67 como máximo en San Fernando, con un valor a nivel de escala geográfica de 0,24792. En este caso los valores de equidad de Pielou (Tabla 2, J) fueron menores en comparación a la escala local, yendo desde un mínimo de 0,21 (Putando) a un máximo de 0,67 (Chillán), con un promedio a nivel de escala de 0,433, por lo que los valores obtenidos de H' son en promedio solo un 43,3% del máximo valor de diversidad que podría tener una población con dichas características de abundancia y riqueza. Además, se nos entrega un valor de J a nivel de escala de 0,457, de igual manera más cercano a 0 que a 1.

El índice de Simpson (Tabla 5, D) entregó valores que van desde un mínimo de 0,67 como mínimo (San Fernando), a 0,90 como máximo (Ovalle), con un valor a nivel de escala de 0,64. Al estar estos valores más cercanos a 1 que a 0 podemos afirmar que las poblaciones encontradas en esta escala presentan alta dominancia, lo que junto a la baja equidad obtenida J, sugiere una baja diversidad para las poblaciones y escala geográfica.

Tabla 2: Riqueza (S), abundancia total e índices de diversidad para parasitoides por población (H' = Índice de Shannon-Weaver, H'max = Valor máximo de índice de Shannon-Weaver, J = Equidad de Pielou, D = Índice de Simpson) para Macroescala.

Población	Riqueza	Abundancia				
		total	H'	H' max	J	D
Vallenar	3	59	0.55862	1.09861	0.50847	0,70641
Ovalle	2	19	0.20619	0.69315	0.29747	0,90028
Putando	4	80	0.29318	1.38629	0.21149	0,88063

San Fernando	4	72	0.66607	1.38629	0.48047	0,66705
Chillan	2	23	0.46204	0.69315	0.66658	0,71267
Total	5	253	0,73552	1,60944	0,45700	0,64371

5.4 Análisis de patrones de interacción ecológica

5.4.1 Redes bipartitas ponderadas

Para la Microescala, la red bipartita estuvo compuesta por 5 poblaciones y 9 parasitoides asociados, registrando un total de 116 interacciones entre parasitoides – localidad en las 5 poblaciones evaluadas en la escala. El diagrama de redes bipartitas ponderadas para esta escala geográfica (Figura 10) fue realizado a partir de la matriz de interacción disponible en Anexo, Tabla 8. En el nivel trófico inferior (nodos en rojo), se puede apreciar un mayor número de interacciones parasitoides-hospedero en la población 4 y 5, representada en el mayor tamaño de los nodos inferiores de estas poblaciones en la figura 10, integrando en conjunto más del 50% de las interacciones (30,2% y 24,1% respectivamente) registradas en este estudio. Por el contrario, la población con menor porcentaje de interacciones fue la población 1 con el 10,34% del total. En el nivel trófico superior del diagrama (nodos en verde), 3 de los parasitoides tienen presencia en todas las poblaciones, los que a su vez son los de mayor abundancia de interacciones dentro de la red. De mayor a menor las morfoespecies son: *Halticoptera sp.* (40,5%), *Zaglyptonotus sp.* (19%) y *Pteromalinae sp.* (17,2%) Al contrario, las especies con menos interacciones y presencia en solo 1 población fueron *Cirrospilus sp.* y *Glyptapanteles sp.*, presentes

en la población 4 y 5 respectivamente, ambas con solo 1 interacción registrada (0,9%).

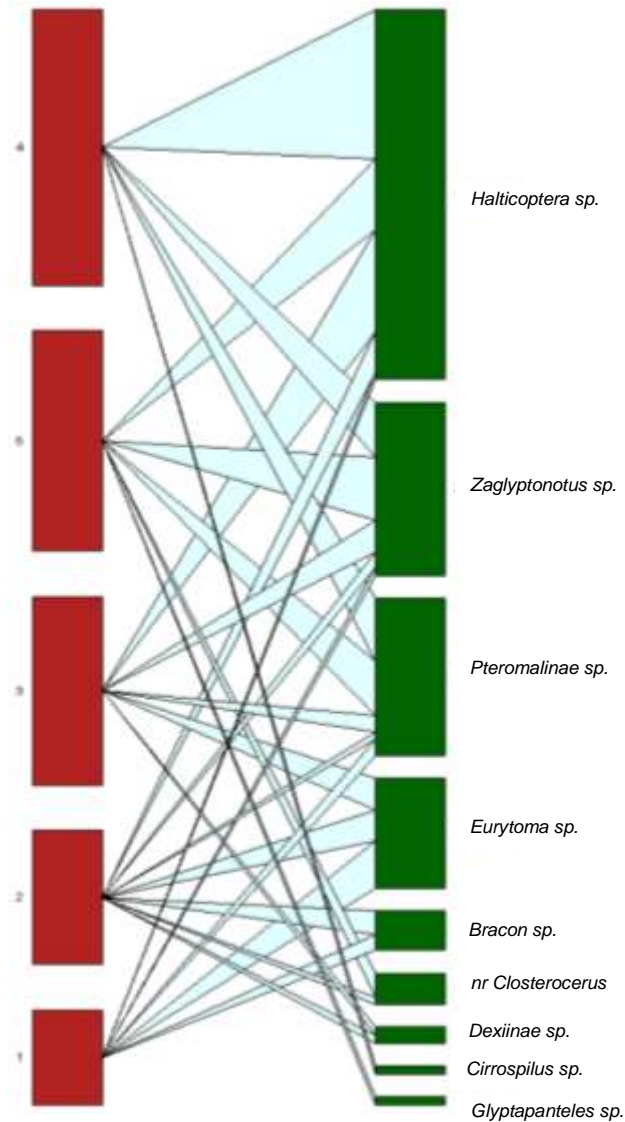


Figura 10: Red bipartita parasitoide-hospedero para Microesca. En nodos verdes (derecha) se representan las especies de parasitoides (9 en total) y en nodos rojos (izquierda) las poblaciones de *Rachiptera limbata* (5 poblaciones). La unión entre nodos representa la interacción entre ambos niveles. Los nodos se encuentran ordenados en la imagen de arriba a abajo en un gradiente de cantidad de interacciones de mayor a menor cantidad (el tamaño de cada nodo y unión representa su abundancia).

Para la Macroescala, la red bipartita estuvo compuesta por sus 5 poblaciones y 5 parasitoides asociados, con un total de 253 interacciones entre parasitoide – localidad en las 5 poblaciones evaluadas en la escala. El diagrama de redes bipartitas ponderadas para esta escala geográfica (figura 11) fue realizado a partir de la matriz de interacción disponible en Anexo, tabla 9. En el nivel trófico inferior del diagrama (nodos en rojo) se puede apreciar un mayor número de interacciones parasitoide-hospedero en la población Putaendo y San Fernando, integrando en conjunto el 60% del total de interacciones (31,6% y 28,5% respectivamente). Por el contrario, las poblaciones con menor porcentaje de interacciones fueron Chillan y Ovalle con el 16,6% del total en conjunto (9,1% y 7,5% respectivamente). En el caso del nivel trófico superior, ningún parasitoide tuvo presencia en todas las poblaciones. Por otra parte, *Halticoptera sp.* fue el parasitoide que registró la mayoría de las interacciones, específicamente el 79% del total, encontrándose presente en 4 de las 5 poblaciones. Los siguientes dos parasitoides con mayor abundancia también se encontraron en 4 de las 5 poblaciones, *Zaglyptonotus sp.* (12,6%) y *Eurytoma sp.* (4,3%). Como se puede observar al comparar las tres abundancias de interacciones, *Halticoptera sp.* fue muy dominante en esta escala geográfica. Al contrario, las especies con menos interacciones fueron *Bracon sp.* (2,7%) y *Pteromalinae sp.* (1,2%), la primera presente en 2 poblaciones y la segunda en solo 1.

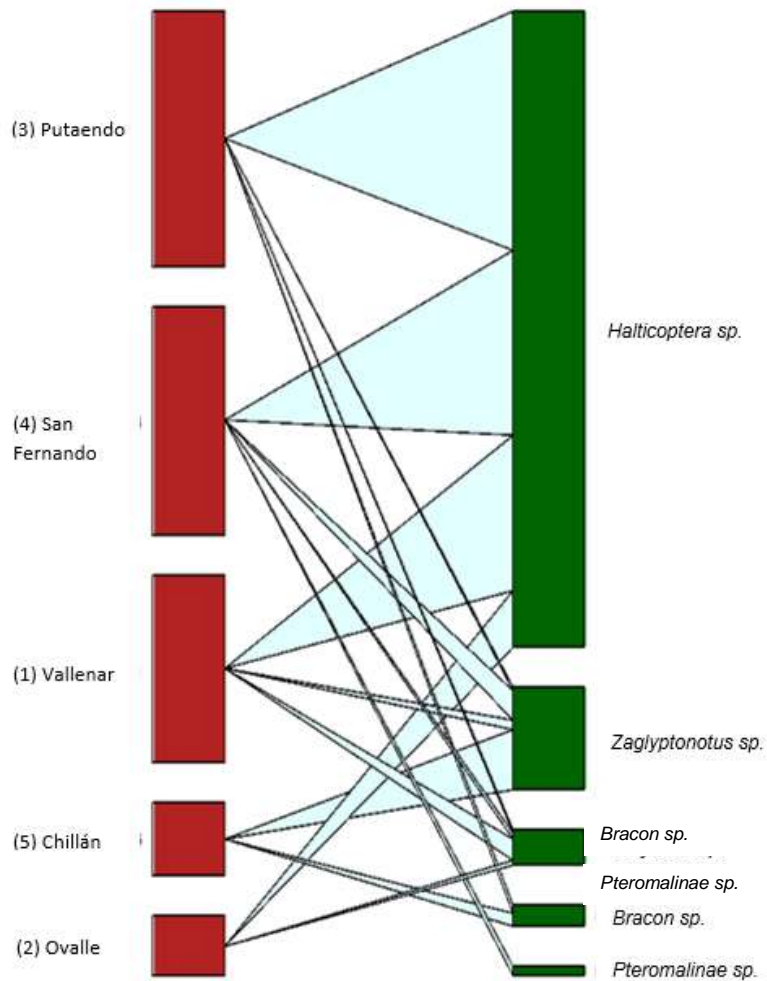


Figura 11: Red bipartita parasitoide-hospedero para Macroescala. En verde (derecha) se representan las especies de parasitoides (5 en total) y en rojo (izquierda) las poblaciones de *Rachiaptera limbata* (5 poblaciones). La unión entre nodos representa la interacción entre ambos niveles. Los nodos se encuentran ordenados en la imagen de arriba a abajo en un gradiente de cantidad de interacciones de mayor a menor (el tamaño de cada nodo y unión representa su abundancia). Las poblaciones corresponden a: (1) Vallenar, (2) Ovalle, (3) Putaendo, (4) San Fernando y (5) Chillán.

Comentado [dv3]: Podrías poner el nombre de la localidad en la figura, la primera vez confundí las dos figuras, esta y la anterior

5.4.2 Análisis de patrones de interacción: Modularidad

Al nivel de microescala el análisis detectó una modularidad estadísticamente significativa ($ZQ=4,2069$; $p < 0,05$), es decir una conformación modular que difiere en más del 95% de las 100 redes aleatorias realizadas por el test, encontrándose con 3 módulos claramente identificados en esta escala espacial (Figura 12). Respecto a los módulos encontrados, el módulo “a” estuvo integrado por La población 1 y 2, y los parasitoides *Eurytoma sp.*, *Bracon sp.* y *Dexiinae sp.*; el módulo “b” estuvo integrado por la población 3 y 4, y los parasitoides *Halticoptera sp.* y *Cirrospilus sp.*; y el módulo “c” estuvo integrado por la población 5 y los parasitoides *Pteromalinae sp.*, *Zaglyptonotus sp.*, *nr Closterocerus* y *Glyptapanteles sp.* En los dos módulos que contuvieron más de una población (módulo a y b, figura 12) estas resultaron ser poblaciones contiguas tanto en distancia como en altitud. El 100% de los módulos contuvieron más de un morfotipo de parasitoide, siendo de mayor a menor porcentaje de estos: Módulo **c** (44,4%), con *Pteromalinae sp.*, *Zaglyptonotus sp.*, *nr Closterocerus* y *Glyptapanteles sp.* como parasitoides que se encuentran significativamente más en la población 5 respecto a en las demás; módulo **a** (33,3%) como parasitoides *Eurytoma sp.*, *Bracon sp.* y *Dexiinae sp.* que se encuentran significativamente más en la población 1 y 2 respecto a las demás; y módulo **b** (22,2%) con parasitoides *Halticoptera sp.* y *Cirrospilus sp.* como parasitoides que se encuentran significativamente más en la población 3 y 4 respecto a las demás.

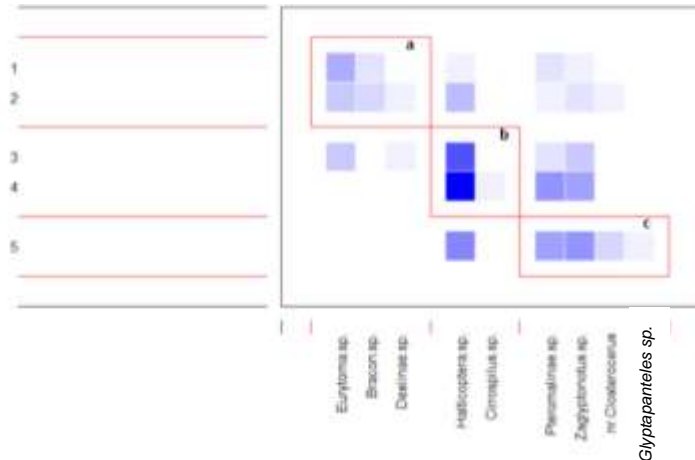


Figura 12: Gráfico de modularidad para especies de parasitoides en una Microescala. En eje Y se representan las poblaciones de *Rachiptera limbata* (población 1 a 5), en el eje X se representan las especies de parasitoides. La saturación de color de los recuadros representa la abundancia de la interacción (abundancia encontrada del parasitoide para esa población). El encuadre rojo representa la presencia de un módulo entre las especies de parasitoides (eje X) y poblaciones (eje Y) dentro de él. Los módulos fueron identificados por el algoritmo QuanBiMo (Dormann & Strauss, 2014).

Al nivel de macroescala el análisis detectó una modularidad estadísticamente significativa ($ZQ=8,1796$; $p < 0,05$), con 3 módulos claramente identificados (Figura 13). Respecto a los módulos encontrados, el módulo “a” estuvo integrado por la población Vallenar, Ovalle y Putaendo, y los parasitoides *Eurytoma sp* y *Halticoptera sp.*; el módulo “b” estuvo integrado por la población San Fernando y el parasitoide *Pteromalinae sp.*; y el módulo “c” estuvo integrado por la población Chillan y el parasitoide *Zagyptonotus sp.* Solo 1 módulo contuvo más de una población (módulo a, 3 poblaciones) siendo las 3 poblaciones contiguas latitudinalmente, y relativamente en altitud. Solo un módulo contuvo un único morfotipo de parasitoide (módulo b, figura 13). El porcentaje de especies de parasitoides por módulo de

mayor a menor fue: Módulo **a** (40%) con *Eurytoma sp.* y *Halticoptera sp.* como parasitoides que se encontraron significativamente más en la población de Vallenar, Ovalle y Putaendo respecto a en las demás; módulo **c** (40%) con *Zaglyptonotus sp.* y *Bracon sp.* como parasitoides que se encuentran significativamente más en la población de Chillán respecto a en las demás; y módulo **b** (20%) con *Pteromalidae sp.*, el cual en esta escala geográfica solo tiene presencia para la población de San Fernando.

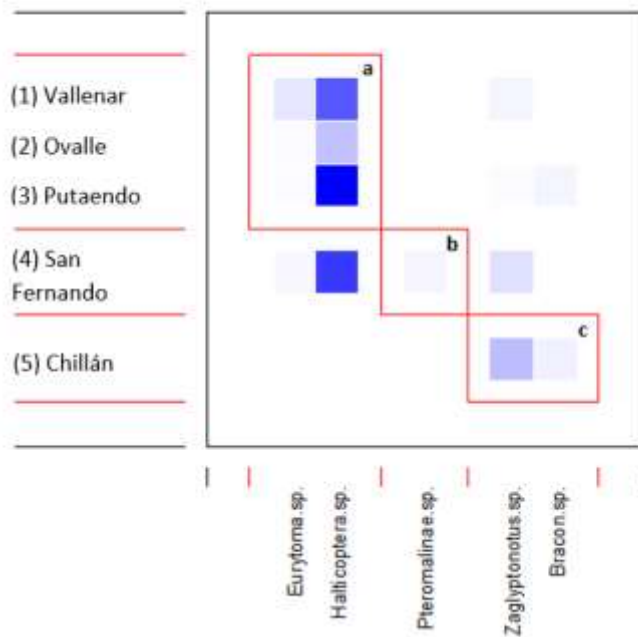


Figura 13: Gráfico de modularidad para especies de parasitoides en una Macroescala.

En eje Y se representan las poblaciones de *Rachiptera limbata* y en el eje X se representan las especies de parasitoides. La saturación de color de los recuadros representa la abundancia de la interacción (abundancia encontrada del parasitoide para esa población).

El encuadre rojo representa la presencia de un módulo entre las especies de parasitoides (eje X) y poblaciones (eje Y) dentro de él. Las poblaciones corresponden a: (1) Vallenar, (2) Ovalle, (3) Putaendo, (4) San Fernando y (5) Chillán. Los módulos fueron identificados por el algoritmo QuanBiMo (Dormann & Strauss, 2014).

VI. DISCUSIÓN

6.1 Composición comunidad de parasitoides

Tomando en cuenta la cantidad de morfo-tipos de parasitoides encontrados por escala geográfica, se encontró una mayor riqueza en la microescala (9 morfotipos) que en la macroescala (5 morfotipos). Este resultado llama la atención ya que, como concepto general de la ecología de comunidades, el número de especies aumenta a medida que se aumenta el área muestreada (Ugland et al., 2003), y en este caso se muestreó la misma área por escala, por lo que el número de especies debiese ser similar para ambas, la única diferencia fue el área total en que se distribuyeron los puntos de muestreo, siendo en la macroescala 900 km aproximadamente versus la microescala con solo 10 km aproximadamente. El encontrar una diferencia en la riqueza de especies de un gremio específico entre dos muestreos a diferentes escalas es algo descrito y discutido en otros trabajos (Chase et al., 2019; Primack et al., 2018), pero en estos la mayor riqueza se encuentra en la escala espacial mayor y no en la menor como es el caso de nuestros resultados.

Además de ello, los sitios muestreados en la macroescala contaron con diferentes y contrastantes condiciones ambientales, algunos con clima desértico/semi-árido

caracterizado por sus bajas precipitaciones entre 0 y 100 mm (Vallenar y Ovalle en el norte del país) versus otros de clima templado con precipitaciones entre los 400 y 1.000 mm (población de San Fernando y Chillán), lo que podría tener correlación con los cambios en la riqueza de parasitoides por localidad en los resultados como ha sido observado en otros estudios respecto a la aridez del hábitat y la riqueza de parasitoides (Mailafiya et al., 2010). Esta diferencia en riqueza y composición por localidad tendría por consecuencia que, a más localidades muestreadas, mayor riqueza de especies encontrada, opuesto a nuestros resultados donde la mayor riqueza de especies fue registrada en la microescala con solo una localidad.

Sumado a esto, se ha descrito una baja capacidad de migración para insectos agalladores y sus parasitoides asociados (pocos metros desde su planta de origen, (Briggs & Latto, 2000), por ende una probable baja interconexión entre comunidades lejanas entre sí, que podría generar, junto a las condiciones ambientales contrastantes antes mencionadas, una aislación entre localidades lejanas, siendo más probable encontrar diferentes especies entre poblaciones alejadas entre sí, y por ende de igual manera una mayor riqueza de especies al muestrear comunidades a una macroescala que a una microescala, volviendo a reafirmar lo contraintuitivo de nuestros resultados.

Como posibles factores explicativos del patrón observado en los resultados se plantea: En primer lugar, la diversidad de condiciones ambientales presente en la microescala respecto al uso de suelo presente en el sector, condiciones que han sido descritas como significativas en torno a distintas variables asociadas al parasitoidismo (Fenoglio et al., 2009; Osorio et al., 2015) incluida la riqueza de

especies y su composición, pudiendo esto ser uno de las diferencias entre los sitios evaluados en la macroescala y la microescala.

En segundo lugar, la posibilidad de que parte de los morfotipos encontrados en la microescala correspondan a parasitoides de inquilinos asociados a la agalla, y no a *Rachiptera limbata*. En el muestreo fueron encontrados distintos insectos inquilinos pertenecientes a los taxos Lepidoptera, Hemiptera, Neuroptera y Coleoptera. Como todos los órdenes de insectos son hospederos de insectos parasitoides, en especial de parasitoides del orden Hymenoptera (Godfray, 1994), parte de los morfotipos encontrados en la microescala con baja abundancia pueden ser parasitoides asociados a estos inquilinos y no al díptero agallador. Por esto al ser hallazgos puntuales, anexos al sistema estudiado, no se encontraron en la macroescala.

En tercer lugar, como la localidad evaluada "Cuesta la Dormida" no fue considerada dentro de la macroescala, cabe la posibilidad que este sea un sitio con una importante diversidad para este gremio de insectos en comparación con los otros sitios evaluados, lo que lo haría un sitio importante para el estudio y la conservación de este sistema parasitoide-hospedero.

En último lugar, es importante analizar si la mayor riqueza encontrada para la microescala pudo deberse al diseño de muestreo, en torno a la cantidad mínima de muestras por sitio para coleccionar la totalidad de especies de parasitoides (esfuerzo de muestreo en torno a una curva de rarefacción/acumulación (Zou et al., 2023)), ya que en la microescala se muestrearon 1500 cecidias en un mismo sitio en cambio en la macroescala fueron 300 por sitio, 1500 en total. Esto pudo provocar que en la

escala macro se haya encontrado solo las especies más abundantes, en cambio en la micro tanto las abundante como las menos frecuentes en este sistema.

Sumado a esto, llama la atención que los 5 morfotipos presentes en la macroescala se encuentren contenidos dentro de los 9 morfotipos de la microescala, no debido a la cantidad de estos, sino en la no existencia de diferencias en la identidad de las especies presentes a nivel macro y micro. Estos resultados sugieren la existencia de una estabilidad en la composición de la comunidad de parasitoides asociados a *Rachiptera limbata* a lo largo de su distribución. Planteamos que esta estabilidad podría deberse a dos razones: En primer lugar, una de las razones que puede estar detrás de esta estabilidad en taxones podría encontrarse al realizar una comparación con sistemas de parasitoides-hospedero cercanos filogenéticamente y muy similares al de *Rachiptera limbata*- *Baccharis linearis*. En estos encontramos que esta estabilidad en composición no sólo se encuentra en este sistema específico, sino que también está presente otros sistemas cercanos como, por ejemplo, en los parasitoides asociados al sistema “*Tephritis baccharis* - *Baccharis salicifolia*”, donde de igual manera se encuentran especies del género *Halticoptera* y la familia Pteromalidae (Goeden & Headrick, 1991), o en el de “*Euaresta stigmatica* (Diptera: Tephritidae) - *Ambrosia spp.*” donde se encuentran además especies de parasitoides del género *Eurytoma* (Headrick et al., 1995), además de otros ejemplos de sistemas donde también se encuentran morfo-tipos de parasitoides de las familias Torymidae (R. D. Goeden & Teerink, 1999) y Braconidae (Wyckhuys et al., 2012). Diversos estudios en Tephritidos, principalmente de la zona biogeográfica Neartica (California en su mayoría) han encontrado parasitoides pertenecientes a

estos géneros y familias, siendo este uno de los pocos realizado en el Neotrópico donde se han descrito las especies de parasitoides asociados a estos sistemas. Esta evidencia podría estar dando luces de una evolución conjunta entre los parasitoides de estas familias y géneros y los dípteros agalladores de la familia Tephritidae a nivel de regiones biogeográficas. Esto ayudaría a entender si la estabilidad en taxones observada a lo largo de la micro y macroescala podría deberse a relaciones parasitoide-hospedero muy íntimas y específicas, las cuales se mantienen no sólo a nivel país, sino a nivel continental por razones evolutivas.

En segundo lugar, la estructura de la agalla, la cual podría estar brindando condiciones de protección frente a diferentes estresores externos. Características como su coloración blanca, el desarrollo de una morfología esponjosa en contacto con el aire con alto contenido gaseoso con alta capacidad de retener agua (Frías, 2008) podrían ser características que cumplan un rol protector frente a condiciones climáticas o frente a otros depredadores. El efecto de las características de las agallas sobre la estructura de los parasitoides asociados a los insectos agalladores ha sido temática de diversos estudios (Ito & Hijii, 2004; Van Hezewijk & Roland, 2003), donde se ha señalado como el tamaño y grosor de las paredes de las agallas son significativos en la elección de oviposición de distintas especies de parasitoides y en la sobrevivencia de estos frente al ataque de depredadores u otros parasitoides, por ende afectando en la composición y diversidad de parasitoides presentes en poblaciones con diferentes características en sus agallas.

6.2 Análisis de Rasgos de historia de vida

Respecto a los rasgos de historia de vida, los resultados obtenidos no apoyan la predicción planteada en un inicio respecto a este punto, existiendo una mayor divergencia entre los resultados a una microescala que a una macroescala.

En la microescala se observa un aparente gradiente de disminución del porcentaje de emergencia promedio de *Rachiptera limbata* desde la población 1 a 5 (Figura 6), con un aparente gradiente inverso (de aumento) en el porcentaje de parasitoidismo promedio (Figura 8). Esta relación inversa entre ambos factores es lógica entendiendo la relación ecológica parasitoide-hospedero, donde el parasitoide mata a su hospedero para completar su desarrollo, por lo que a mayor porcentaje de parasitoidismo existirá un menor porcentaje de emergencia del díptero (Godfray, 1994), pero las razones que podrían explicar la existencia de este gradiente son interesantes de analizar para entender que factores afectan a este sistema y de qué manera.

En la búsqueda de una posible explicación para este fenómeno se plantean 2 posibles variables ambientales como posibles factores explicativos o con influencia sobre las variables de historia de vida estudiadas: la modificación del hábitat circundante a las poblaciones y el gradiente altitudinal presente en el sector.

Respecto al primer factor explicativo, se observa un aparente gradiente de modificación de hábitat desde la población más alta a la más baja en el estudio, con el punto más alto (población 1) con presencia bosque nativo de tipo esclerófilo, punto medio con presencia de especies exóticas y viviendas, al punto más bajo (población 5) con plantaciones agrícolas, en su mayoría de nopales, asentamientos humanos mayores, pueblo de "Til-Til". En estudios donde se ha evaluado el

porcentaje de parasitoidismo en un gradiente de intervención/urbanización se han encontrado resultados similares respecto al aumento del porcentaje de parasitoidismo en conjunto con la modificación del hábitat (Fenoglio et al., 2009; Sumoski et al., 2009; Tylianakis et al., 2007), frente a lo cual se ha sugerido que este aumento en el parasitoidismo de las especies evaluadas se puede deber a la disminución de las especies disponibles de insectos huéspedes para los parasitoides, parasitando por consecuencia en mayor medida los insectos que perduran, en este caso *Rachiptera limbata*. A pesar de ello, considerando la posible evolución conjunta y especificidad/exclusividad de la relación parasitoide/hospedero antes discutida, la razón detrás de este aumento en el parasitoidismo podría ser otra, lo cual le da mayor importancia a investigar y entender la naturaleza de las relaciones dentro de este sistema.

También cabe destacar que existe un recambio de especies de parasitoides en el gradiente de poblaciones 1 a 5 (figura 5, tabla 7 anexo), desapareciendo *Bracon sp*, *Eurytoma sp* y *Dexiinae sp.*, en conjunto con un aumento considerable de la abundancia de *Zaglyptonótus sp.*, *Pteromalinae sp.* y *Halticoptera sp.* en las poblaciones donde los tres primeros parasitoides no se encuentran presentes. El caso de *Halticoptera sp.* es particular, ya que en la población 5, donde existe una mayor perturbación, hay una disminución de su abundancia a diferencia de las demás, pero esto es una medida engañosa ya que al realizar una apertura de las agallas no emergidas (tabla 10 anexo) se encontró una gran cantidad de *Halticoptera sp.* en esa población (20% de las agallas abiertas, 10 en cantidad), por lo que su abundancia real sería mayor. La razón de esta no emergencia no sería

clara, pero en estudios donde se ha evaluado esta variable sobre parasitoides se ha encontrado una correlación con bajas temperaturas (Htwe et al., 2013; Okine et al., 1996). El porcentaje de parasitoidismo considerando los individuos encontrados dentro de las agallas no emergidas sería considerablemente mayor en la población 5. No se cuenta con datos específicos de la modificación del hábitat circundante en los sectores muestreados para la macroescala en el momento en que fue realizado el muestreo, debido a este ser parte de otro estudio en el año 2017 donde no se consideró esta variable, por lo que no se pudo analizar su relación con la emergencia y parasitoidismo en esta escala geográfica.

En segundo lugar, el gradiente de altura presente en el sector y el consecuente cambio de variables ambientales asociadas (precipitación, temperatura, disponibilidad de oxígeno) podría tener influencia sobre la emergencia/abundancia de *R.I.* y sus parasitoides asociados, como ha sido observado en estudios realizados en otros sistemas parasitoide-hospedero (Corcos et al., 2018; Pere et al., 2013; Veijalainen et al., 2014) donde hay controversia entre si hay un aumento o disminución del parasitoidismo con el aumento de altura, pero concuerdan en que el aumento de temperatura se correlacionaría positivamente con esta variable. En el caso de la microescala la altura conllevaría un significativo mayor porcentaje de emergencia, pero que al ser comparado con la macroescala no se observa el mismo fenómeno, sino al contrario, siendo Chillán, la localidad a menor altura dentro de la escala (135 m s.n.m.) la única población con significativa mayor emergencia de *R.I.* Esto sugiere que la altitud por si misma no sería la principal causante de la variación

observada en los resultados de rasgos de historia de vida, siendo probablemente otras las variables con mayor incidencia.

6.3 Análisis de diversidad comunitaria

Respecto a la diversidad comunitaria encontrada, los resultados obtenidos no apoyan la predicción planteada en un inicio respecto a este punto, existiendo una mayor diversidad en los resultados de los distintos índices (Shannon, Simpson y Pielou) a una microescala que a una macroescala.

Abordando en primer lugar el valor del coeficiente de Pielou, en la microescala existe un mayor valor de este respecto a la macroescala (74 y 45 respectivamente). Esto se debe en parte por el alto valor de dominancia que se encuentra en la escala macro, representado en el alto valor de su índice de Simpson. Esta gran dominancia es en gran medida producto de la cantidad de individuos encontrados de la especie *Halticoptera sp.*, parasitoide con el 79% de abundancia total en este rango geográfico, lo que genera una inequitatividad en la abundancia de las distintas especies a esta escala, y por consecuente, una disminución en la diversidad (índice de Shannon) a este nivel. El siguiente parasitoide en abundancia es *Zaglyptonotus sp.*, pero que aporta en mucha menor medida con esta inequitatividad al sólo poseer el 12,6% de la abundancia total. A pesar de *Halticoptera sp.* ser también el principal parasitoide en la microescala, no se encuentra en una abundancia tan inequitativa (41%), teniendo esta escala una menor dominancia (menor índice de Simpson). El tener la mayor abundancia tanto a macroescala como a escala local plantea a *Halticoptera sp.* como el principal parasitoide controlador de *R.I.* Las razones detrás de la diferencia de abundancia proporcional entre escalas no son claras, pero en

estudios donde también se ha encontrado una alta dominancia por una especie de parasitoide se ha correlacionado con ambientes más intervenidos, y una mayor homogeneidad de abundancias en ambientes menos intervenidos (Tylianakis et al., 2007), lo que aparentemente tendría concordancia con nuestros resultados en el gradiente de microescala. A pesar de ello, se requiere mayor estudio de la historia natural y ecología de este tipo de sistemas dilucidar las causas reales.

Respecto al índice de Shannon calculado para ambas escalas, el mayor valor presente en la escala local (1,643 respecto a 0,735) parece contraintuitivo debido a las mismas razones mencionadas anteriormente para la riqueza de especies, donde se esperaría que en una mayor amplitud de territorio muestreado se encontrara un mayor número de especies, y por consiguiente una mayor diversidad. Esto podría ser atribuido de igual manera a la dominancia de *Halticoptera sp.* y la inequitatividad en abundancia antes mencionada, pero pesar de esto el valor del índice sigue siendo más alto de lo esperado al comparar un muestreo a lo largo de sólo 10 km versus un muestreo a lo largo de 900 km. El hecho de que esta mayor variedad de condiciones ambientales muestreadas en la macroescala no se condiga con un mayor valor de Shannon sugiere que las variables macroambientales no son las que tienen la mayor influencia sobre la diversidad en este sistema, sino como se puede observar en la microescala, las variables locales parecen desempeñar un rol de mayor importancia. En estudios donde ha sido evaluado la significancia de factores a nivel paisaje (macro) respecto a factores locales (micro) se ha encontrado una mayor correlación con estos últimos (Osorio et al., 2015), siendo concordante con el planteamiento anterior. A pesar de esto, en otros estudios también se ha descrito

significancia para factores paisajísticos además de lo local (Bennett & Gratton, 2012), por lo que sería relevante no dejar ambos factores en un estudio futuro sobre este sistema parasitoide hospedero. Cabe mencionar que la mayor diversidad presente en la microescala no debería interpretarse necesariamente como algo positivo, sino como el efecto que tienen los cambios a nivel de microescala sobre el recambio de especies en los sistemas biológicos.

6.4 Análisis de patrones de interacción ecológica

Respecto a los patrones de interacción ecológica, y puntualmente a la modularidad encontrada por escala, los resultados obtenidos no apoyan la predicción planteada en un inicio respecto a este punto, existiendo el mismo valor de modularidad tanto para la microescala como para la macroescala.

Cobra sentido encontrar módulos en la macroescala donde se presentan poblaciones que, por su distancia geográfica y diversidad de condiciones ambientales, no se encuentran interconectadas entre sí y, por ende, tienen mayor probabilidad de presentar diferencias en la composición de parasitoides y relación parasitoide-localidad. Incluso, por esta separación geoclimática y falta de conexión entre poblaciones, podría esperarse encontrar 1 módulo por población/localidad muestreada en la macroescala. A pesar de ello, lo que se observa en la escala macro es un gran módulo que involucra a las tres poblaciones del sector centro-norte de la escala, y dos módulos al sur que involucran a sólo una población cada uno (San Fernando y Chillán). La existencia de este primer módulo podría estar dándonos cuenta de que en estas localidades se encuentran en condiciones ambientales similares y que los parasitoides que integran al módulo (*Eurytoma sp.*

y *Halticoptera sp.*) podrían preferir condiciones climáticas de aridez. Al respecto, en la literatura existe controversia respecto importancia de los factores climáticos a nivel paisaje/macro, existiendo estudios donde esta se corrobora (Bennett & Gratton, 2012), versus otros que no los encuentran relevantes y le dan mayor importancia de los factores locales (Osorio et al., 2015; Tylianakis et al., 2007).

Respecto a la microescala, por la gran cercanía, esperable interconexión entre sus poblaciones y condiciones climáticas similares a lo largo de la escala se podría esperar encontrar un solo gran módulo entre todas las poblaciones del sitio; a pesar de ello también se encontraron módulos de interacción parasitoide-localidad a. En este caso la cantidad de módulos es la misma que en la macro escala (3 módulos), el primero de ellos en el sector alto (población 1 y 2, 1217 - 911 m s.n.m.), el segundo en el sector intermedio (población 3 y 4, 796 - 660 m s.n.m.) y el último en el sector más bajo (población 5, 614 m.s.n.m.), lo que se condice tanto con el gradiente de altitud y el aparente gradiente de modificación de hábitat antes mencionado. Distintos estudios han evaluado como la modificación del hábitat y los cambios en altitud tienen incidencia sobre distintos parámetros asociados a la diversidad e interacción de parasitoides (Osorio et al., 2015; Sumoski et al., 2009; Tylianakis et al., 2007; Veijalainen et al., 2014), pero ninguno de ellos ha evaluado como afectan estos factores sobre la modularidad en sistemas parasitoide-hospedero. Además, las variables que podrían estar incidiendo en esta modularidad son múltiples, encontrando estudios donde incluso se ha comprobado que la relación del insecto agallador con distintas razas de planta hospederas puede incidir en la estructura modular de los parasitoides asociados (Maldonado-Lopez et al.,

2022), por lo que es difícil tener certeza que las variables de altitud y cambio de uso de suelo sean realmente las incidentes sobre la modularidad observada en nuestros resultados.

Otro factor que podría estar contribuyendo a la generación de módulos en la microescala es la ya mencionada baja movilidad de los insectos agalladores y sus parasitoides asociados (Briggs & Latto, 2000), lo que provocaría una baja migración (aislación relativa) entre poblaciones no solo a grandes distancias como es el caso de la macroescala, sino también a las distancias entre poblaciones presentes a esta escala espacial. De esta manera los parasitoides presentes en un sector interactuarían significativamente más con su población de origen que con otras poblaciones de la escala, generándose por ende módulos de interacción.

Los resultados nuevamente le otorgan importancia a los cambios a nivel de microescala, y pone en duda al supuesto de que los módulos encontrados en la macroescala se deban al cambio en condiciones climáticas del gradiente latitudinal, pudiendo ser causa de las características locales de cada sitio muestreado.

Es importante mencionar que no se encontraron estudios que realizaran un análisis de redes para interacciones parasitoide-hospedero similar a este, es decir, entre los parasitoides de un solo hospedero y distintas localidades, los modelos más cercanos fueron los que consideraban parasitoides de distintos hospederos y diferentes localidades.

Cabe destacar para la discusión de todas las temáticas que, a pesar de que los muestreos para ambas escalas fueron realizados en la misma época, estos fueron

en distintos años (macroescala en 2015 y microescala en 2021), por lo que las diferencias anuales en las condiciones ambientales (DGAC, 2022) pueden también tener efecto sobre la composición, rasgos de historia de vida, diversidad y patrones de interacción observados por escala. Por esto, sería interesante verificar si los patrones encontrados se mantienen o cambian anualmente en ambas escalas.

VII. CONCLUSIONES

Los objetivos planteados por el estudio fueron cumplidos, pero los resultados obtenidos no apoyan la hipótesis ni las predicciones planteadas, sino al contrario, sugieren que los cambios en condiciones a nivel microclimático (escala local) son los que tienen mayor influencia sobre las variables evaluadas respecto a los cambios a nivel macroclimático (macroescala) en el sistema parasitoide-hospedero *Rachitera limbata*. Esto nos da un alcance de la importancia que tienen los cambios a nivel local sobre la biota presente en el sector, tanto en sus rasgos de historia de vida, en su diversidad ecológica y patrones de interacción. Estos resultados reafirman la importancia de investigar el efecto que tienen las acciones humanas sobre el medio natural, con el fin de guiar su diseño y ejecución para que estas generen el menor impacto negativo sobre los ecosistemas y sus integrantes.

A partir del análisis y discusión de estos resultados, surgen sugerencias para futuras investigaciones que se podrían realizar en esta misma temática o en este sistema parasitoide-hospedero: Realizar un estudio de correlación entre el cambio de uso de suelo y los rasgos de historia de vida de este sistema; Investigar las propiedades físico-químicas y de aislación de la agalla formada por *Rachiptera limbata*, lo cual

podría ser de utilidad para comprender diversas variables asociadas a este díptero y de sus parasitoides; Investigar la especificidad y posible evolución conjunta de las interacciones parasitoide-hospedero en este sistema, colaborando en la comprensión de las posibles causas de los patrones observados de parasitoidismo e interacción ecológica (modularidad).

De igual manera es importante asumir las limitaciones que tuvo el estudio en su realización, siendo relevante en este sentido la falta del cálculo de muestreo mínimo a través de una curva de rarefacción/acumulación, factor importante a ser considerado en estudios similares futuros.

VIII. BIBLIOGRAFÍA

Baccharis linearis (Ruiz & Pav.) Pers. in GBIF Secretariat (2021). GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2022-09-27.

Aljaro, M. E., Frias, D., & Montenegro, G. (1983). Life cycle of *Rachiptera limbata* (Diptera, Tephritidae) and its relationship with *Baccharis linearis* (Compositae). *Revista chilena de historia natural* 57: 123-129.

Barlow, N. D., Barratt, B. I. P., Ferguson, C. M., & Barron, M. C. (2004). Using Models to Estimate Parasitoid Impacts on Nontarget Host Abundance. *Environmental Entomology*, 33(4), 941-948. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-33.4.941>

Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. L. (2006). *Ecology from individuals to ecosystems* (4.a ed.), xi-xii. Blackwell Publishing. Liverpool, UK.

Bennett, A. B., & Gratton, C. (2012). Local and landscape scale variables impact parasitoid assemblages across an urbanization gradient. *Landscape and Urban Planning*, 104(1), 26-33. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2011.09.007>

Briggs, C. J., & Latto, J. (2000). The effect of dispersal on the population dynamics of a gall-forming midge and its parasitoids. *Journal of Animal Ecology*, 69(1), 96-105. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00375.x>

Bruno, S. (2021). Recursos Naturales, Comuna de Ovalle, CIREN. Recuperado el 6 de octubre del 2023 desde www.sitrural.cl/wp-content/uploads/2021/05/Ovalle_rec_nat.pdf

Cagnolo, L., Salvo, A., & Valladares, G. (2011). Network topology: Patterns and mechanisms in plant-herbivore and host-parasitoid food webs. *Journal of Animal Ecology*, 80(2), 342-351. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01778.x>

Chase, J. M., McGill, B. J., Thompson, P. L., Antão, L. H., Bates, A. E., Blowes, S. A., Dornelas, M., Gonzalez, A., Magurran, A. E., Supp, S. R., Winter, M., Bjorkman, A. D., Bruelheide, H., Byrnes, J. E. K., Cabral, J. S., Elahi, R., Gomez, C., Guzman, H. M., Isbell, F., O'Connor, M. (2019). Species richness change across spatial scales. *Oikos*, 128(8), 1079-1091. <https://doi.org/10.1111/oik.05968>

CIREN (2015). Catastro Frutícola, Región del Libertador General Bernardo O'Higgins. Recuperado el 6 de Octubre del 2023 desde <https://bibliotecadigital.ciren.cl/handle/20.500.13082/33270>

CIREN (2016). Región de Valparaíso (Provincia de San Felipe de Aconcagua, Comuna de Putaendo) Recursos Naturales y Proyectos. Recuperado el 6 de octubre del 2023 desde https://www.sitrural.cl/wp-content/uploads/2020/03/Putando_rec_nat_proy-2.pdf.

CIREN (2021a). Base de datos Patrimonial Chile [dataset]. Recuperado el 6 de octubre del 2023 desde <https://observatorio.ciren.cl/profile/clima/ovalle-san-julian#:~:text=La%20temperatura%20promedio%20entre%20octubre,en%20promedio%20enero%20550%20d%C3%ADas>.

CIREN, (2021b). Recursos naturales comuna de San Fernando. Recuperado el 6 de Octubre del 2023 desde https://www.sitrural.cl/wp-content/uploads/2021/06/SnFernando_rec_nat.pdf.

CIREN & SITRURAL. (2016). Región Metropolitana (Provincia de Chacabuco, comuna de Til Til), Recursos Naturales y Proyectos. Recuperado el 6 de Octubre del 2023 desde https://www.sitrural.cl/wp-content/uploads/2020/03/Tiltil_rec_nat_proy.pdf.

CIREN & SITRURAL. (2018). Región de Atacama (Provincia de Huasco, comuna de Vallenar), Recursos Naturales. Recuperado el 6 de Octubre del 2023 desde https://www.sitrural.cl/wp-content/uploads/2020/03/Vallenar_Rec_naturales.pdf.

Corcos, D., Cerretti, P., Mei, M., Taglianti, A. V., Paniccia, D., Santoiemma, G., De Biase, A., & Marini, L. (2018). Predator and parasitoid insects along elevational gradients: Role of temperature and habitat diversity. *ecologia*, 188(1), 193-202. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4169-4>

Cortez Echeverría, J. (2016). Flora: Bosque Matorral Semiárido Tomo II, Guía de campo de Fray Jorge (Primera edición). Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas (CEAZA).

CR2, C. for climate and R. R. (2015). Informe Megasequía. Recuperado el 6 de Octubre del 2023 desde <https://www.cr2.cl/megasequia/>.

CR2, C. for climate and R. R. (2021). Explorador Climático (CR2) [dataset]. Accedido el 6 de Octubre del 2023 desde www.explorador.cr2.cl/

Dehling, D. M. (2018). The Structure of Ecological Networks. En W. Dáttilo & V. Rico-Gray (Eds.), *Ecological Networks in the Tropics* (pp. 29-42). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68228-0_3

DGAC, D. G. de A. C. (2022). Reporte Anual de la Evolución del Clima en Chile 2021.

Diatte, M., Brévault, T., Sall-Sy, D., & Diarra, K. (2017). Parasitoid control of the tomato fruitworm, *Helicoverpa armigera*, in smallholder farmer fields in Senegal. *International Journal of Pest Management*, 1-8. <https://doi.org/10.1080/09670874.2017.1346328>

Dormann, C., Frund, J., Bluthgen, N., & Gruber, B. (2009). Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. *Open Journal of Ecology*, 2, 7-24. <https://doi.org/10.2174/1874213000902010007>

Dormann, & Strauss, R. (2014). Detecting modules in quantitative bipartite networks: The QuaBiMo algorithm. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(1), 90-98. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12139>

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

Frías, D. (2008). Morphology of immature stages in the neotropical nonfrugivorous Tephritinae Fruit Fly Species *Rachiptera limbata* Bigot (Diptera: Tephritidae) on *Baccharis linearis* (R. et Pav.) (Asteraceae). *Neotropical Entomology*, 37, 536-545. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2008000500006>

Godfray, H. C. J. (1994). *Parasitoids. Behavioral and Evolutionary Ecology*. Princeton University Press.

Google. (2015). Imágenes Street View de Camino Cuesta la Dormida Vertiente Oriental [Map].

Google. (2023). Mapa Camino Cuesta la Dormida Vertiente Oriental [Map].

Hoffmann, J. A. (1979). *Flora silvestre de Chile. Zona central. Una guía para la identificación de las especies vegetales más frecuentes*. Fundación Claudio Gay. <https://bibliotecadigital.infor.cl/handle/20.500.12220/307>

Htwe, A. N., Murata, M., Takano, S., & Nakamura, S. (2013). Effects of constant and fluctuating temperatures on development of the coconut hispine beetle, *Brontispa longissima* (Coleoptera: Chrysomelidae) and two species of parasitoid. *Biocontrol science and technology*, 23(5), 574-583. <https://doi.org/10.1080/09583157.2013.788132>

Instituto Nacional de Estadística. (2017). *Informe anual 2017, Medio Ambiente*.

Inzunza, Juan. (2012). *Meteorología descriptiva, capítulo 15*. Universidad de Concepción.

Leniz, S. (2017). Análisis de Rasgos Fisiológicos y de Historia de vida de *Rachiptera limbata* (diptera: Tephritidae), a lo largo de un gradiente latitudinal. Tesis para optar al grado de magister, facultad de ciencias, Universidad de Chile.

Luebert, F., & Plischoff, P. (2005). Sinopsis Bioclimática y vegetacional de Chile. Editorial Universitaria.

Mailafiya, D. M., Le Ru, B. P., Kairu, E. W., Calatayud, P.-A., & Dupas, S. (2010). Factors Affecting Stem Borer Parasitoid Species Diversity and Parasitism in Cultivated and Natural Habitats. *Environmental entomology*, 39(1), 57-67. <https://doi.org/10.1603/EN09196>

Maldonado-Lopez, Y., de Araujo, W. S., Gonzalez-Rodriguez, A., Oyama, K., Fagundes, M., Diaz-Castelazo, C., Sanchez-Echeverria, K., Borges, M., Perez-Lopez, G., & Cuevas-Reyes, P. (2022). Quantitative trophic networks of insect galls and their parasitoids in the hybrid oak complex *Quercus magnoliifolia* x *Quercus resinosa*. *Arthropod – plant interactions*, 16(6), 631-643. <https://doi.org/10.1007/s11829-022-09927-8>

Montoya, J. M., Pimm, S. L., & Solé, R. V. (2006). Ecological networks and their fragility. *Nature*, 442(7100), Article 7100. <https://doi.org/10.1038/nature04927>

Moreno, C. E. (2001). Métodos para medir la biodiversidad (Vol. 1), Manuales y Tesis SEA. Sociedad Entomológica Aragonesa, UNESCO, Cooperación Iberoamericana.

Odepa, O. de E. y P. A. (2021). Superficie plantada nacional, regional, número de huertos e infraestructura frutícola. [dataset].

Okine, J. S., Mitchell, E. R., & Hu, G. Y. (1996). Low temperature effect on viability of *Diadegma insulare* (Hymenoptera: Ichneumonidae) pupae and effect of this parasitoid on feeding rate of diamondback moth larvae (Lepidoptera: Plutellidae). *FLORIDA ENTOMOLOGIST*, 79(4), 503-509. <https://doi.org/10.2307/3496062>

Osorio, S., Arnan, X., Bassols, E., Vicens, N., & Bosch, J. (2015). Local and landscape effects in a host–parasitoid interaction network along a forest–cropland gradient. *Ecological Applications*, 25(7), 1869-1879. <https://doi.org/10.1890/14-2476.1>

Pere, C., Jactel, H., & Kenis, M. (2013). Response of insect parasitism to elevation depends on host and parasitoid life-history strategies. *Biology letters*, 9(4), 20130028. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2013.0028>

Pla, L. (2006). Biodiversidad: Inferencia basada en el índice de Shannon y la riqueza. *Interciencia*, 31(8), 583-590.

Primack, R. B., Miller-Rushing, A. J., Corlett, R. T., Devictor, V., Johns, D. M., Loyola, R., Maas, B., Pakeman, R. J., & Pejchar, L. (2018). Biodiversity gains? The debate on changes in local- vs global-scale species richness. *Biological Conservation*, 219, A1-A3. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.12.023>

R Core Team (2023). *_R: A Language and Environment for Statistical Computing_*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<https://www.R-project.org/>>.

Resh, V. H., & Cardé, R. T. (2009). *Encyclopedia of Insects*. Academic Press.

Restrepo, Z., Núñez Avellaneda, L., González-Caro, S., Velásquez Puentes, F., & Bacon, C. (2016). Exploring palm–insect interactions across geographical and environmental gradients. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 182, 389-397. <https://doi.org/10.1111/boj.12443>

Sage, R. F. (2020). Global change biology: A primer. *Global Change Biology*, 26(1), 3-30. <https://doi.org/10.1111/gcb.14893>

SIMEF, S. I. D. M. de E. F. (2018). Informe comunal comuna de Chillan.

Sivinski, J., Pinero, J., & Aluja, M. (2000). The distributions of parasitoids (Hymenoptera) of *Anastrepha* fruit flies (Diptera: Tephritidae) along an altitudinal gradient in Veracruz, Mexico. *Biological control*, 18(3), 258-269. <https://doi.org/10.1006/bcon.2000.0836>

Sumoski, S. E., Johncox, A. J., Althoff, D. M., & Segraves, K. A. (2009). Impact of Urbanization on Tri-Trophic Interactions in an Endemic Scrub Community. *Florida entomologist*, 92(4), 582-587. <https://doi.org/10.1653/024.092.0408>

Tylianakis, J. M., Tschamtker, T., & Lewis, O. T. (2007). Habitat modification alters the structure of tropical host–parasitoid food webs. *Nature*, 445(7124), 202-205. <https://doi.org/10.1038/nature05429>

Ugland, K. I., Gray, J. S., & Ellingsen, K. E. (2003). The species-accumulation curve and estimation of species richness. *Journal of Animal Ecology*, 72(5), 888-897. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00748.x>

Veijalainen, A., Saaksjarvi, I. E., Tuomisto, H., Broad, G. R., Bordera, S., & Jussila, R. (2014). Altitudinal trends in species richness and diversity of Mesoamerican

parasitoid wasps (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Insect conservation and diversity* 7(6), 496-507. <https://doi.org/10.1111/icad.12073>

Zenker, M., Devries, P., Penz, C., Teston, J., Freitas, A., & Pie, M. (2015). Diversity and composition of Arctiinae moth assemblages along elevational and spatial dimensions in Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Insect Conservation*, 19. <https://doi.org/10.1007/s10841-015-9753-x>

Zou, Y., Zhao, P., & Axmacher, J. C. (2023). Estimating total species richness: Fitting rarefaction by asymptotic approximation. *Ecosphere*, 14(1), e4363. <https://doi.org/10.1002/ecs2.4363>

IX. ANEXO

Comentado [dv4]: Pone titulo de tablas arriba de la tballa.
Usa una pagina por tabla.

Tabla 1: Datos de abundancia específica de parasitoides para Microescala y Macroescala.

Especies	Abundancia Microescala	Abundancia Macroescala
<i>Eurytoma sp.</i>	14	11
<i>Halticoptera sp.</i>	47	200
<i>Pteromalinae sp.</i>	20	3
<i>Zaglyptonotus sp.</i>	22	32
<i>Bracon sp.</i>	5	7
<i>nr Closterocerus</i>	4	
<i>Dexiinae sp.</i>	2	
<i>Cirrospilus sp.</i>	1	
<i>Glyptapanteles sp.</i>	1	

Tabla 2: Datos estadísticos descriptivos generales de emergencia de *Rachiptera limbata* para Microescala. Min: Mínimo; Qu: Cuartil; Sd: Desviación estándar; Max: Máximo.

<u>Variable</u>	<u>Emergencia total</u>	<u>E. Pob 1</u>	<u>E. Pob 2</u>	<u>E. Pob 3</u>	<u>E. Pob 4</u>	<u>E. Pob 5</u>
Min.	0.0000	0.3000	0.5000	0.5000	0.0000	0.0500
1er Qu.	0.3000	0.4250	0.6000	0.6000	0.1250	0.1500
Mediana	0.5000	0.4500	0.6500	0.6000	0.2500	0.3000
Media	0.4644	0.4967	0.6733	0.6167	0.2433	0.2654
Sd	0.2113908	0.11872337	0.11159024	0.07237469	0.13998299	0.13902130
3er Qu.	0.6000	0.6000	0.7000	0.6750	0.3250	0.3500
Max.	0.9000	0.7000	0.9000	0.7500	0.4500	0.5000

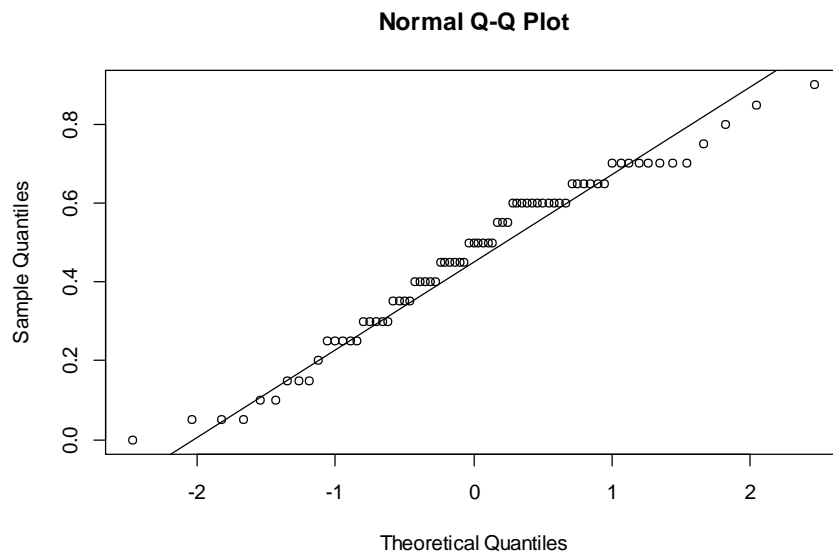


Figura 1: Gráfico cuartil-cuartil (Q-Q) de residuos con línea de tendencia de normalidad para porcentaje de emergencia de *Rachiptera limbata* a Microescala.

Tabla 3: Datos estadísticos prueba a posteriori de Tukey (HSD) para emergencia de *Rachiptera limbata* en Microescala (Evaluación de diferencias significativas entre pares de poblaciones respecto al porcentaje de parasitoidismo encontrado). Diff: Diferencia de medias entre los dos grupos; Lwr: valor de extremo inferior del intervalo; Upr: valor de extremo superior del intervalo.

Población	diff	lwr	upr	p adj
Pob 2-Pob 1	0.17666667	0.05563992	0.29769342	0.0010706*
Pob 3-Pob 1	0.12000000	-0.00102675	0.24102675	0.0530657
Pob 4-Pob 1	-0.25333333	-0.37436008	-0.13230658	0.0000014*
Pob 5-Pob 1	-0.23128205	-0.35687744	-0.10568666	0.0000225*
Pob 3-Pob 2	-0.05666667	-0.17769342	0.06436008	0.6846962
Pob 4-Pob 2	-0.43000000	-0.55102675	-0.30897325	0.0000000*
Pob 5-Pob 2	-0.40794872	-0.53354411	-0.28235332	0.0000000*
Pob 4-Pob 3	-0.37333333	-0.49436008	-0.25230658	0.0000000*
Pob 5-Pob 3	-0.35128205	-0.47687744	-0.22568666	0.0000000*
Pob 5-Pob 4	0.02205128	-0.10354411	0.14764668	0.9878571

Tabla 4: Datos estadísticos descriptivos generales de porcentaje de parasitoidismo para Microescala. Min: Mínimo; Qu: Cuartíl; Sd: Desviación estándar; Max: Máximo.

<u>Variable</u>	<u>Parasitoidismo</u>					
	<u>total</u>	<u>Población 1</u>	<u>Población 2</u>	<u>Población 3</u>	<u>Población 4</u>	<u>Población 5</u>
Min.	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00	0.05000
1st Qu.	0.05000	0.00000	0.05000	0.05000	0.10	0.05000
Median	0.05000	0.05000	0.05000	0.10000	0.10	0.10000
Mean	0.07877	0.04333	0.05333	0.08333	0.12	0.09615
Sd	0.05768558	0.04169047	0.03994043	0.06454972	0.06210590	0.04311582
3rd Qu.	0.10000	0.07500	0.05000	0.10000	0.15	0.15000
Max.	0.25000	0.10000	0.15000	0.20000	0.25	0.15000

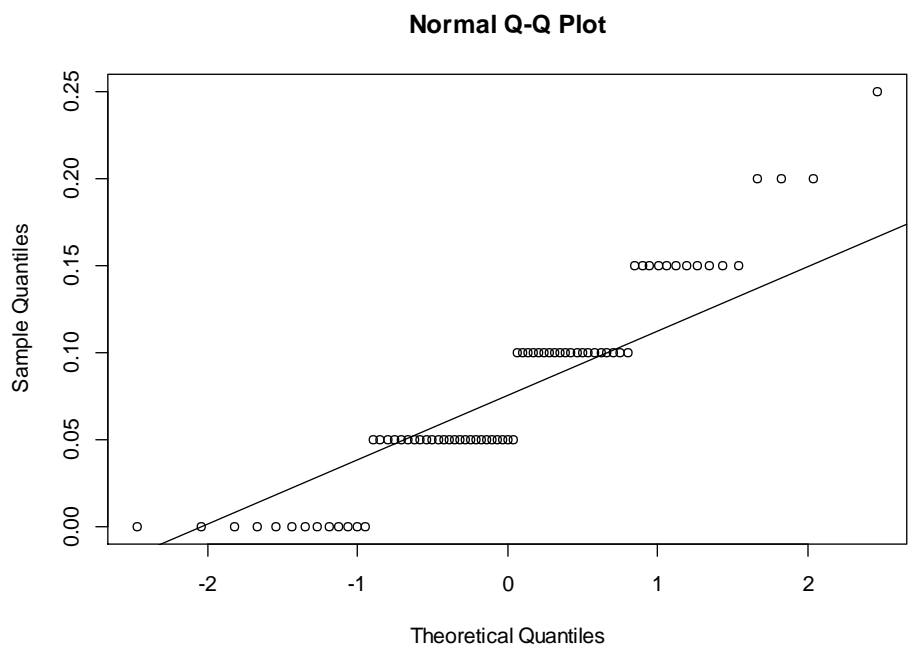


Figura 2: Gráfico cuartil-cuartil (Q-Q) de residuos con línea de tendencia de normalidad para porcentaje de parasitoidismo a Microescala.

Tabla 5: Datos estadísticos prueba a posteriori de Tukey (HSD) para porcentaje de parasitoidismo a Microescala (Evaluación de diferencias significativas entre pares de poblaciones respecto al porcentaje de parasitoidismo encontrado). Diff: Diferencia de medias entre los dos grupos; Lwr: valor de extremo inferior del intervalo; Upr: valor de extremo superior del intervalo.

Población	diff	lwr	upr	p adj
Pob 2-Pob 1	0.01000000	-0.042837309	0.06283731	0.9839118
Pob 3-Pob 1	0.04000000	-0.012837309	0.09283731	0.2230360
Pob 4-Pob 1	0.07666667	0.023829358	0.12950398	0.0011628*
Pob 5-Pob 1	0.05282051	-0.002011354	0.10765238	0.0644438
Pob 3-Pob 2	0.03000000	-0.022837309	0.08283731	0.5081830
Pob 4-Pob 2	0.06666667	0.013829358	0.11950398	0.0064123*
Pob 5-Pob 2	0.04282051	-0.012011354	0.09765238	0.1965222
Pob 4-Pob 3	0.03666667	-0.016170642	0.08950398	0.3042415
Pob 5-Pob 3	0.01282051	-0.042011354	0.06765238	0.9650830
Pob 5-Pob 4	-0.02384615	-0.078678020	0.03098571	0.7405696

Tabla 6: Datos estadísticos descriptivos generales de porcentaje de parasitoidismo para Macroescala. Min: Mínimo; Qu: Cuartíl; Sd: Desviación estándar; Max: Máximo.

<u>Variable</u>	<u>Parasitoidism</u>					
	<u>o total</u>	<u>P. Chillan</u>	<u>P. San Fern</u>	<u>P. Putaendo</u>	<u>P. Ovalle</u>	<u>P. Vallenar</u>
Min.	0.00	0.000	5	5.00	0.000	10.00
1st Qu.	6.25	5.000	20	20.00	0.000	10.00
Median	15.00	5.000	25	25.00	5.000	15.00
Mean	16.09	7.333	24	25.31	5.625	18.12
Sd	10.94993	4.577377	8.701396	9.393038	5.439056	7.500000
3rd Qu.	25.00	10.000	30	31.25	10.000	25
Max.	40.00	15.00	40	40.00	15.00	30

Tabla 7: Datos estadísticos prueba a posteriori de Tukey (HSD) para porcentaje de parasitoidismo a Macroescala (Evaluación de diferencias significativas entre pares de poblaciones respecto al porcentaje de parasitoidismo encontrado). Diff: Diferencia de medias entre los dos grupos; Lwr: valor de extremo inferior del intervalo; Upr: valor de extremo superior del intervalo.

Población	diff	lwr	upr	p adj
Ova-Chi	-1.708333	-9.116453	5.6997865	0.9670407
Put-Chi	17.979167	10.571047	25.3872865	0.0000000*
San-Chi	16.666667	9.140009	24.1933239	0.0000003*
Vall-Chi	10.791667	3.383547	18.1997865	0.0010689*
Put-Ova	19.687500	12.399845	26.9751546	0.0000000*
San-Ova	18.375000	10.966880	25.7831198	0.0000000*
Vall-Ova	12.500000	5.212345	19.7876546	0.0000795*
San-Put	-1.312500	-8.720620	6.0956198	0.9875426
Vall-Put	-7.187500	-14.475155	0.1001546	0.0550680
Vall-San	-5.875000	-13.283120	1.5331198	0.1846273

Tabla 8: Matriz de interacción para Microescala entre parasitoides asociados a *R.I.* (filas) y poblaciones (columnas). Valor de celda corresponde a frecuencia de interacción (abundancia específica de parasitoide).

	<i>Eurytoma</i> <i>sp.</i>	<i>Halticoptera</i> <i>sp.</i>	Pteromalinae <i>sp.</i>	<i>Zaglyptonotus</i> <i>sp.</i>	<i>Bracon</i> <i>sp.</i>	<i>nr</i> <i>Closterocerus</i>	Dexiinae <i>sp.</i>	<i>Cirrospilus</i> <i>sp.</i>	<i>Glyptapanteles</i> <i>sp.</i>
p1	6	1	2	1	2	0	0	0	0
p2	4	5	1	2	3	1	1	0	0
p3	4	13	2	4	0	0	1	0	0
p4	0	19	8	7	0	0	0	1	0
p5	0	9	7	8	0	3	0	0	1

Tabla 9: Matriz de interacción para Macroescala entre parasitoides asociados a *R.I.* (filas) y poblaciones (columnas). Valor de celda corresponde a frecuencia de interacción (abundancia específica de parasitoide)

	<i>Eurytoma</i> <i>sp.</i>	<i>Halticoptera</i> <i>sp.</i>	<i>Pteromalinae</i> <i>sp.</i>	<i>Zaglyptonotus</i> <i>sp.</i>	<i>Bracon sp.</i>
Vallenar	7	49	0	3	0
Ovalle	1	18	0	0	0
Putando	1	75	0	1	3
San Fernando	2	58	3	9	0
Chillan	0	0	0	19	4

Tabla 10: Datos de especímenes encontrados dentro de agallas no emergidas. NA: No aplica dentro de ninguna de las demás categorías.

	Revizados	Vacías	Parasitoide	Mosca	NA
Población 1	50	20	0	3	26
Población 2	50	20	3	5	21
Población 3	44	25	1	3	14
Población 4	50	44	2	1	3
Población 5	50	34	15	0	1