

Controles locales y regionales de las interacciones tróficas (planta-herbívoro-parasitoide) en bosques secos de la Patagonia Andina

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires,
Área Ciencias Agropecuarias*

Jaquelina Marisa Chajj

Ingeniera Agrónoma - Universidad de Buenos Aires - 2010

Lugar de trabajo: Facultad de Agronomía (UBA), Cátedra de Dasonomía



Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía - Universidad de Buenos Aires



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Cristina Noemi Mazía

Ingeniera Agrónoma, Universidad de Buenos Aires, 1983
Magister Scientiae, Universidad de Buenos Aires, 1997
Dr. Cs. Agropecuarias, Universidad de Buenos Aires, 2004

Co-director

Thomas Kitzberger

Lic. Cs. Biológicas, Universidad de Buenos Aires, 1987.
Dr. Cs. University of Colorado, Department of Geography, 1994.

Consejero de Estudios

Graciela Valladares

Bióloga. Facultad de Cs. Exactas Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, 1977
Dr. Facultad de Cs. Exactas Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, 1982

JURADO DE TESIS

JURADO

Leonardo Galetto

Biólogo, Facultad de Cs. Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, 1986.
Dr. Cs. Biológicas, Facultad de Cs. Exactas, Físicas y Naturales Universidad Nacional de Córdoba, 1993.

JURADO

Juan Corley

Lic. Cs. Biológicas, Universidad de Buenos Aires, 1989.
M. Sc. en Ecología, University of Wales, Bangor, Reino Unido, 1993.
Dr. Cs. Biológicas, Universidad de Buenos Aires, 2001.

JURADO

Thomas Lewinsohn

B.Sc. Biologicas, Universidad Federal do Río de Janeiro, 1975.
M. Sc. en Ecología, Universidad de Campinas, 1980
Dr. en Ecología, Universidad de Campinas, 1988.

Fecha de defensa de la tesis: 16 de Junio del 2017

Agradecimientos

Quiero agradecer profundamente a Noemí Mazía por sus conocimientos, su manera de trabajar, su paciencia y gran motivación que han sido fundamentales para mi formación doctoral. A Enrique Chaneton por sus aportes, por estar pendiente de mis avances, por su interés en mi trabajo y sus palabras de motivación. A mis padres, por haberme proporcionado la mejor educación e inculcado que con esfuerzo, trabajo y constancia todo se consigue. A Thomas, Andy, Karin, Victoria, Marina y Lucas por sus aportes y por hacerme sentir inmensamente feliz en mis viajes expeditivos y mi estadía en Bariloche. A mis compañeros y amigos presentes y pasados, quienes sin esperar nada a cambio compartieron sus conocimientos, alegrías y tristezas y todas aquellas personas que durante estos años estuvieron a mi lado apoyándome y lograron que este gran desafío se haga realidad.

Declaración

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.

Jaquelina Marisa Chaij

Publicaciones derivadas de esta tesis

Chaneton, E. J., Mazía, N., Garibaldi, L. A., Chaij, J., y Kitzberger, T. (2014). Impact of volcanic ash deposition on foliar productivity and insect herbivory in northern Patagonia deciduous forests. *Ecología austral*, 24(1), 51-63.

Chaij J., Devoto, M., Oleriro, M., Chaneton, E.J. y Mazía, N. (2016). Complexity of leaf miner-parasitoid food webs declines with canopy height in Patagonian beech forests. *Ecological Entomology*, 41(5), 599-610.

ÍNDICE GENERAL

Capítulo I. Introducción general	1
1.1. Estratificación vertical del bosque y su efecto sobre las interacciones entre insectos herbívoros y sus parasitoides	2
1.2. Impacto de eventos extremos sobre las interacciones tróficas	4
1.3. Efecto de la productividad foliar sobre la tasa de folivoría y parasitismo	5
1.4. Efecto de la fragmentación de los bosques sobre las interacciones róficas	6
1.5. Objetivos	7
1.6. Sistema de estudio	8
1.7. Antecedentes locales	8
1.8. Estructura de la tesis	9
Capítulo II. Complejidad de las redes de interacción minador- parasitoide en bosques de <i>Nothofagus pumilio</i>	
2.1. Introducción	10
2.2. Materiales y Métodos	12
2.2.1. Sitios de estudio	12
2.2.2. Estructura vertical del doel y características foliares	14
2.2.3. Patrones verticales de herbivoría y parasitismo	15
2.2.4. Análisis de redes cuantitativas de interacción minador- parasitoide	17
2.2.5. Modelo nulo: análisis de la estructura de las redes de interacción	18
2.3. Resultados	18
2.3.1. Estructura vertical del dosel	18
2.3.2. Cambios verticales en la calidad del follaje	19
2.3.3. Patrones de herbivoría y parasitismo	20
2.3.4. Estratificación vertical de las redes de interacción minador-parasitoide	22
2.4. Discusión	29
Capítulo III. Impacto de la erupción del volcán Puyehue-Cordón del Caulle sobre las interacciones herbívoro-parasitoide en bosques del norte de la Patagonia	
3.1. Introducción	34
3.2. Materiales y Métodos	36
3.2.1. Sitios de estudios	36
3.2.2. Diseño del análisis empleado	39
3.2.3. Análisis estadístico	39
3.3. Resultados	39
3.3.1. Daño foliar por insectos minadores de hojas	39
3.3.2. Tasa de parasitismo	42
3.4. Discusión	43

Capítulo IV. Efecto de la fertilización y la sequía sobre la herbivoría por insectos y la tasa de parasitismo

4.1. Introducción	47
4.2. Materiales y Métodos	49
4.2.1. Sitio de estudio	49
4.2.2. Diseño del experimento	49
4.2.3. Análisis estadístico	50
4.3. Resultados	50
4.3.1. Calidad foliar	50
4.3.2. Frecuencia de daño	51
4.3.3. Área foliar dañada	52
4.3.4. Efecto de la fertilización sobre la tasa de parasitismo en insectos minadores de hoja	55
4.4. Discusión	56

Capítulo V. Efecto de la fragmentación natural de los bosques de *Nothofagus pumilio* sobre la herbivoría por insectos del dosel y la tasa de parasitismo que experimentan los minadores de hojas

5.1. Introducción	59
5.1.1. El efecto de la fragmentación de los bosques sobre las interacciones tróficas	60
5.2. Materiales y métodos	64
5.2.1. Área de estudio	64
5.2.2. Diseño del muestreo	65
5.3. Análisis de datos	67
5.4. Resultados	68
5.4.1. Efecto de la fragmentación natural sobre el daño foliar por insectos	68
5.4.1.1. Frecuencia de daño foliar relativa	69
5.4.1.2. Área foliar dañada relativa	72
5.4.2. Fragmentación y tasa de parasitismo sobre minadores de hojas	75
5.4.3. Características foliares y su relación con la fragmentación del bosque	77
5.5. Discusión	78

Capítulo VI. Discusión final y futuras líneas de investigación

6.1. Discusión final	83
6.2. Futuras líneas de investigación	84

BIBLIOGRAFIA	86
---------------------	----

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1. Índices de las redes de interacción minador- parasitoide para los tres estratos de vegetación	25
Cuadro 3.2. Análisis multifactorial para los efectos de cenizas volcánicas sobre frecuencia de daño, área foliar dañada y tasa de parasitismo	40
Cuadro 4.1. ANOVA de medidas repetidas para el efecto de la adición de nutrientes (N) sobre la frecuencia de daño, área foliar dañada y tasa de parasitismo	53
Cuadro 5.4.1. Resultados del análisis de modelos mixtos para frecuencia de daño total relativo y discriminado por gremio de insecto según la configuración espacial del paisaje	70
Cuadro 5.4.2. Resultados del análisis de modelos mixtos para el área foliar Dañada según la configuración espacial del paisaje.	72
Cuadro 5.4.3. Valores promedio de la tasa de parasitismo para bosque continuo y fragmentos	75
Cuadro 5.4.5. Valores promedio de las características de las hojas de árboles de <i>N. pumilio</i> en fragmentos y bosque continuo.	77

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 2.1. Sitios de estudio	13
Figura 2.2. Imagen de una hoja de <i>N. pumilio</i> dañada por diferentes larvas de minadores	15
Figura 2.3. Imagen de una hoja de <i>N. pumilio</i> disectada bajo lupa	17
Figura 2.4. Estructura vertical del dosel.	19
Figura 2.5. Características foliares para los tres estratos del bosque	20
Figura 2.6. Patrones verticales de herbivoría y parasitismo	21
Figura 2.7. Redes de interacción minador-parasitoide e índices calculados para cada red para dos sitios	23
Figura 2.8. Redes de interacción minador-parasitoide para tres estratos del dosel	26
Figura 2.9. Curvas de rarefacción.	27
Figura 2.10. Análisis de modelos nulos para cada índice calculado.	28
Figura 3.1. Ubicación geográfica de los sitios de estudio.	37
Figura 3.2. Imagen de los sitios de estudios antes y después de la erupción del VPCC.	38
Figura 3.3. Impacto de la deposición de cenizas volcánica sobre la frecuencia de daño por minadores	41
Figura 3.4. Área foliar dañada por insectos minadores de hojas.	41
Figura 3.5. Impacto de la deposición de cenizas volcánica sobre la tasa de parasitismo	43
Figura 4.1. Efecto de la adición de fertilizante y el efecto de sequía.	51
Figura 4.2. Frecuencia de daño y área foliar dañada para renovales con y sin adición de N para cada fecha de medición	54
Figura 4.3. Frecuencia de daño foliar discriminado por tipo de minador en función de árboles con y sin adición de N para dos fechas y dos años.	55
Figura 4.4. Tasa de parasitismo en función de árboles con adición de N (Fertilización) y árboles sin fertilizar (Control)	56
Figura 5.1. Algunas predicciones generalizadas de cambios en la riqueza y/o abundancia de especies de acuerdo a diferentes atributos de los fragmentos	62
Figura 5.2. Ubicación geográfica de las cuatro áreas de estudio	66
Figura 5.3. Imagen de la Matriz de bosque continuo de <i>N. pumilio</i> y fragmentos de bosque de diferente tamaño, forma y distancia a la matriz	66
Figura 5.4.1. Valores promedio de frecuencia de daño y área foliar dañada para fragmentos y bosque continuo.	68
Figura 5.4.2. Frecuencia de daño foliar por diferentes gremios en función de: la distancia a la matriz de bosque continuo, tamaño del fragmento, latitud y la distancia al parche más cercano	71

Figura 5.4.3. Área foliar dañada por diferentes gremios según el índice de forma de los fragmentos	73
Figura 5.4.4. Área foliar dañada por minadores en función del tamaño del fragmento	74
Figura 5.4.5. Área foliar dañada por minador lineal y agalladores según la distancia a la matriz de bosque continuo y la latitud, respectivamente.	75
Figura 5.4.6. Tasa de parasitismo relativo según el índice de forma de los fragmentos, distancia a la matriz de bosque continuo y latitud.	76
Figura 5.4.7. Cambios en las características foliares con la distancia al bosque continuo y la latitud a la que se encuentra cada fragmento	78

Controles locales y regionales sobre las interacciones tróficas (planta-herbívoro-parasitoide) en bosques secos de la Patagonia Andina

RESUMEN

Las interacciones entre los insectos herbívoros y sus enemigos naturales juegan un papel fundamental en el funcionamiento de los ecosistemas. Sin embargo, los factores que regulan la estructura de estas comunidades han sido aún muy poco explorados. Estudié las variaciones en los niveles de daño foliar por insectos del dosel y el control que ejercen los parasitoides sobre insectos minadores de hojas en bosques de *Nothofagus pumilio* del Norte de la Patagonia Argentina. Particularmente evalué: a) La importancia de la estratificación vertical del bosque sobre la estructura de las redes de antagonismo (herbívoro-parasitoide); b) El impacto de la deposición de cenizas volcánicas sobre los insectos herbívoros y sus parasitoides; c) El control que ejerce el aumento en la disponibilidad de nutrientes y la sequía sobre la tasa de folivoría y parasitismo y d) El efecto de la fragmentación natural de los bosques sobre la folivoría por insectos y la tasa de parasitismo. Mis resultados mostraron que a) La complejidad de las redes de interacción minador-parasitoide disminuyó hacia el estrato superior del bosque. Este patrón vertical fue impulsado, en gran parte, por un marcado descenso de la tasa de parasitismo con la altura del dosel; b) La caída de cenizas volcánicas provocó una fuerte disrupción de las interacciones herbívoro-parasitoide. No obstante, los parasitoides mostraron mayor resiliencia que los insectos defoliadores; c) La fertilización sobre renales de *N. pumilio* tuvo un efecto positivo diferencial sobre el gremio de insectos minadores, este efecto no se propagó hacia el tercer nivel trófico de los parasitoides. Luego de la sequía la herbivoría varió según el gremio de insectos. d) La fragmentación no pareció tener un efecto depresivo consistente sobre las interacciones planta-herbívoro-parasitoide. Encontré mayor riqueza y abundancia de insectos folívoros en los fragmentos que en el bosque continuo; mientras que la tasa de parasitismo sobre insectos minadores de hojas no mostró grandes variaciones. En conjunto, esta tesis me permitió evaluar la importancia del contexto ambiental en el funcionamiento de las redes tróficas a diferentes escalas espaciales de análisis. Estos resultados podrían ayudar a anticipar los efectos de los disturbios antrópicos y naturales sobre el funcionamiento del ecosistema.

Palabras clave: cenizas, fragmentación, gremios de insectos herbívoros, minadores, *Nothofagus pumilio*, parasitismo, redes tróficas.

Local and regional controls on trophic interactions (plant-herbivore-parasitoid) in dry forests of the Andean Patagonia

ABSTRACT

Interactions between herbivorous insects and their natural enemies play a fundamental role in the functioning of ecosystems. However, the factors that regulate the structure of these communities have still been little explored. I studied the variations in the levels of leaf damage by canopy insects and the control exerted by parasitoids on leafminer insects in forests of *Nothofagus pumilio* from the North of the Argentine Patagonia. I particularly evaluated: a) The importance of the vertical stratification of the forest on the structure of the antagonism networks (herbivore-parasitoid); b) The impact of volcanic ash deposition on herbivorous insects and their parasitoids; c) Evaluated the increased availability of nutrients and drought on the folivory and parasitism rate; and d) Examined the effect of natural forest fragmentation on herbivorous insects and the rate of parasitism. My results showed that a) Complexity of the interaction networks miner-parasitoid decreased towards the upper canopy strata. This vertical pattern corresponded with a marked decline in overall parasitism rates with canopy height; b) The fall of volcanic ash caused a sharp disruption of herbivore-parasitoid interactions. However, the parasitoids showed greater resilience than insects; c) Fertilization on seedlings of *N. pumilio* had a positive differential effect on miner insect guild, this effect did not spread to the third trophic level of parasitoids. d) Fragmentation did not seem to have a consistent depressive effect on plant-herbivore-parasitoid interactions. I found greater richness and abundance of insects in fragments than in continuous forest; while the rate of parasitism on leaf miner not showed large variations. Overall, this thesis allowed me to assess the importance of environmental context in the functioning of food webs at different spatial scales of analysis. These results could help anticipate the effects of anthropogenic and natural disturbances on ecosystem functioning.

Keywords: ashes, fragmentation, guilds insects, leaf miners, networks, *Nothofagus pumilio*, parasitism.

CAPÍTULO I
INTRODUCCIÓN GENERAL

1. Introducción General

Los bosques templados sostienen una elevada biomasa de herbívoros invertebrados que consumen entre el 10 y 15% del área foliar producida (Schowalter et al. 2011; Perry 1994). Estos niveles de consumo sugieren que uno o varios controles limitan el daño por herbívoros (McNaughton et al. 1989), algunos de estos controles se ubican en el nivel de los autótrofos (control *bottom-up*, Coley 1985) y otros en el control que ejercen los enemigos naturales (control *top-down*, Marquis y Whelan 1994). Entre los controles de la herbivoría que se localizan en el nivel de los autótrofos se destaca la apariencia o visibilidad de las plantas, que determina la probabilidad que una planta sea encontrada por un consumidor herbívoro (Fenny 1976). Particularmente, para especies longevas (árboles), los cambios en la magnitud del daño por insectos herbívoros podrían estar directamente vinculados con el desarrollo ontogénico que determina cambios en el tamaño y por lo tanto en la apariencia de las plantas para los insectos (Boege y Marquis 2005). Además de cambios en la apariencia de las plantas, el desarrollo ontogénico de especies longevas implica cambios en la calidad del alimento para los herbívoros (Faeth y Simberloff 1989; Connor 1991).

Por otro lado, la abundancia y diversidad de insectos fitófagos puede estar controlada por sus enemigos naturales que mantienen a las poblaciones de insectos por debajo de los niveles de densidad que llevarían a la competencia por el alimento. En sistemas de bosque hay evidencias del control que ejercen los vertebrados (aves) sobre el daño foliar, la abundancia de insectos y sobre el crecimiento de las plantas (Marquis y Whelan 1994; Van Bael et al. 2003; Mazía et al. 2004; Mazía et al. 2009; Garibaldi et al. 2010). Sin embargo, existe menos conocimiento en relación al papel que desempeñan los parasitoides como agentes de control de la folivoría por insectos en sistema de bosque (Chaij et al. 2016). Los insectos herbívoros y los parasitoides representan una fracción importante de la biodiversidad terrestre (Lewinsohn y Roslin 2008) y constituyen los consumidores dominantes del dosel en la mayoría de las comunidades forestales (Crawley 1989; Valladares et al. 2001; Dyer and Coley 2002; Novotny 1989; Lewis et al. 2002; Schowalter et al. 1986).

Los sistemas boscosos presentan una estructura vertical compleja dada por diferentes estratos de vegetación (Smith et al. 1997; Donoso Zegers 1993). A través de esos estratos existen cambios en el ambiente abiótico, en la cantidad y calidad de recursos (alimento) para los consumidores, en la abundancia de enemigos naturales así como en la distancia de cada estrato de vegetación a las fuentes de dispersión de los insectos (Ozanne et al. 2003; Stork et al. 1997; Basset et al. 2003). En conjunto, esa heterogeneidad vertical constituye un elemento esencial en el cambio de las condiciones del hábitat para los consumidores y sus enemigos naturales (Paniagua et al. 2009; Sobek et al. 2009). Por lo tanto, las acciones de manejo que alteran la estructura vertical del bosque, ya sea por eliminación de los árboles más grandes o limpieza del sotobosque, podría tener consecuencias sobre la persistencia de las interacciones bióticas (Aizen et al. 2012) y finalmente alterar el funcionamiento del bosque (Puettmann et al. 2009; Thompson et al. 2012).

La dinámica y funcionamiento de los ecosistemas naturales está afectada por la presencia de eventos extremos, ya sean climáticos, geológicos o biológicos, que en general abarcan una gran extensión espacial pero son de baja frecuencia (Guschik y BassiriRad 2003; Dale et al. 1998; Smith 2011). La ocurrencia de estos eventos modifican las interacciones entre niveles tróficos, por ejemplo, los eventos climáticos extremos (ENSO) alteran los niveles de consumo por insectos del dosel y la actividad

de sus enemigos naturales (Carson y Root 2000; Mazía et al. 2009). Además, el transporte de material entre comunidades después de eventos extremos tales como tornados, huracanes y erupciones volcánicas, cambia la disponibilidad de las presas así como las interacciones con sus enemigos naturales y finalmente la magnitud de las cascadas tróficas (Piovia et al. 2011; Spiller y Schoener 2007). Las perturbaciones producidas por la actividad volcánica en sistemas boscosos han sido intensamente estudiadas en los bosques del NO de USA después de la erupción del volcán St Helen (Franklin et al. 1995; Zobel y Antos 1997; Fagan y Bishop 2000; Dale et al. 2005; Yang et al. 2011). Diversos estudios han mostrado que la caída de cenizas sobre el dosel del bosque afecta el crecimiento individual de los árboles y la productividad del ecosistema (Yamaguchi 1983; Hinckley et al. 1984; Segura et al. 1995; Biondi et al. 2003; Lawrence 2005). El impacto de la caída de cenizas sobre las comunidades de insectos depende de las características de cada especie (Schowalter 2000; Marske et al. 2007), su posición trófica (Parmenter et al. 2005) así como del momento de la caída respecto a la fenología del insecto (Parmenter et al. 2005; Bishop et al. 2005). Dado que en general se espera un impacto negativo sobre la comunidad de insectos herbívoros (Bishop et al. 2005, Edwards y Schwartz 1981; Buteler et al. 2011), es posible que los niveles de daño foliar disminuyan marcadamente. Por ejemplo, Marske et al. (2007) encontraron que la deposición de cenizas redujo la abundancia de insectos folívoros del bosque en la isla de Monserrat. En un estudio reciente, Chaneton et al. (2014) encontraron que los niveles de consumo foliar por insectos herbívoros en bosques de *N. pumilio* disminuyó drásticamente luego de la caída de arena y cenizas emitidas por el Volcán Puyehue cordón Caulle en el norte de la Patagonia.

La fragmentación del hábitat representa otro tipo de perturbación que pueden sufrir los sistemas boscosos. Este proceso resulta en la división de grandes extensiones de bosque continuo, en un número de pequeños y aislados parches (fragmentos) inmersos dentro de una matriz de hábitat distinto al original (Ranta et al. 1998; Franklin et al. 2002; Ewers y Didham, 2006a; Didham, 2010). La fragmentación del hábitat, puede reducir o cambiar la abundancia y distribución de los insectos herbívoros y la de sus enemigos naturales (Tscharrntke y Brandl 2004), modificando las tasa de herbivoría (Didham et al. 1996, 1998; Kruess y Tscharrntke, 1994) y parasitismo (Valladares et al. 2012) así como la magnitud de las interacciones entre las especies (Aizen y Feinsinger, 1994a). En la literatura actual hay diversos estudios que evaluaron el impacto de la fragmentación del hábitat sobre poblaciones de insectos generada principalmente por la actividad humana (Fahrig 2003, Laurance et al. 2011, Tylianakis et al. 2007, Valladares et al. 2012). Sin embargo el efecto de la fragmentación natural de los bosques sobre las interacciones tróficas (planta-herbívoro-parasitoide) han sido comparativamente menos estudiados.

1.1. Estratificación vertical del bosque y su efecto sobre las interacciones entre insectos herbívoros y sus parasitoides

En una comunidad las especies se encuentran conectadas a través de complejas redes que describen la estructura y el funcionamiento de las interacciones ecológicas entre las especies involucradas (Paine 1988; Polis et al. 1997). Las redes de alimentación pueden ser representadas mediante gráficos que representan la identidad de las especies interactuantes así como la magnitud de las interacciones (Bascompte 2007; Tylianakis et al. 2010). Estos gráficos están constituidos por nodos (individuos, especies, morfotipos, etc.) y enlaces o vínculos que muestran las interacciones entre nodos (quién come a quién) (Cohen et al. 2003). Existen propiedades e índices que describen de manera

objetiva la estructura de las redes de interacción (Bersier et al. 2002, Proulx et al. 2005; Tylianakis et al. 2010), por ejemplo, la riqueza de interacción (links) podría dar una idea de la complejidad de las redes tróficas (Bersier et al. 2002; Tylianakis et al. 2007). Es así que una red de alimentación con mayor complejidad o con mayor riqueza de interacciones es más resistente a la pérdida de especies (Dunne et al. 2002). Por otro lado, una mayor riqueza de interacciones puede aumentar la tasa de algunos procesos ecosistémicos. Esto se ha probado principalmente en redes bipartitas altamente simplificadas, por ejemplo, se ha determinado que una mayor riqueza de depredadores condujo a un mayor control de los herbívoros en un agroecosistema de coliflor-áfido (Snyder et al. 2006). En los últimos años han aparecido numerosos estudios reportando propiedades e índices que describen la estructura de redes de interacciones mutualistas (Jordano 1987, Dupont et al. 2006, Vázquez et al. 2009, Sabatino y Aizen 2010), pero existen menos trabajos que describen la estructura y el funcionamiento de las interacciones tróficas de antagonismo (Memmott et al. 1994, Muller et al. 1999, Rott y Godfray 2000, Paniagua et al. 2009, Cagnolo et al. 2009, Valladares et al. 2012, Kaartinen y Roslin 2011).

La estructura vertical de los ecosistemas de bosque se caracteriza por la presencia de diferentes estratos de vegetación generados por las diferencias de tamaños de los individuos (árboles adultos, renovals y plantas pequeñas). A través de estos estratos el ambiente biótico y abiótico cambia marcadamente (Parker et al. 1992). Por un lado existen grandes diferencias en la morfología de las plantas que ocupan cada estrato de vegetación lo que determina diferencias en la estructura del hábitat para los consumidores. Además, a medida que se asciende por el dosel del bosque cambia la cantidad y calidad del alimento para los consumidores. En general la cantidad de alimento aumenta con la altura del dosel y tiende a disminuir en el extremo superior de las copas ya que a esa altura el área foliar de las hojas no está totalmente expandida. Por lo tanto la biomasa de hojas es máxima a alturas intermedias del dosel (Daniel et al. 1979, Kozlowski y Pallardy 1997, Nadkarni y Sumera 2004). Por otro lado, a medida que se asciende por el dosel aumenta la luminosidad, la temperatura del aire y el viento, mientras que la humedad relativa disminuye (Freiberg 2000, Donoso 1984a). Dado que los insectos son altamente sensibles a los cambios en el ambiente biótico y abiótico (Basset 1991, Roubik 1993, Schowalter 2008, Thompson et al. 2012), la abundancia y la diversidad de insectos herbívoros así como la de sus enemigos naturales varía marcadamente a través de los diferentes estratos del bosque (Paniagua et al. 2009, Basset et al. 2003, Ozanne et al. 2003). Actualmente existen escasos estudios que hayan evaluado el efecto de la estratificación vertical del bosque sobre la estructura de las redes de interacción de antagonismo. Un ejemplo de ello fue el trabajo realizado por Paniagua et al. (2009) donde se describió la estructura de redes de parasitoides insectos agalladores de hojas en diferentes estratos de bosque tropical (Panamá). Su estudio demostró que las redes de interacción diferían en su estructura según el estrato del bosque considerado (sotobosque vs. dosel). Las redes correspondientes al dosel superior del bosque presentaron mayor diversidad de compartimentos (sub redes), debido a la presencia de especies específicas de parasitoides, existiendo una pequeña fracción de parasitoides generalistas.

La estratificación vertical del bosque también puede influir en la capacidad de desplazamiento de los insectos y consecuentemente afectar su abundancia entre los diferentes estratos (Hespenheide 1991, Basset et al. 1992). Por ejemplo, Brown et al. (1997) observaron que los insectos minadores de hojas (*Cameraria hamadryadella*) se encontraban verticalmente estratificados y fueron más abundantes en la parte inferior.

Sus resultados sugieren que la estratificación diferencial de los minadores de hojas se debió a la falta de movimiento de las hembras y al agotamiento de huevos a medida que ascienden hacia la parte superior del dosel. Por lo tanto, es posible que aspectos relacionados a diferencias en la capacidad de dispersión de los insectos así como respuestas funcionales puedan también contribuir a modificar las redes de interacción planta-herbívoro-parasitoide a medida que se asciende por el dosel.

1.2. Impacto de eventos extremos sobre las interacciones tróficas

Los eventos extremos se caracterizan por ser discretos, de baja frecuencia pero de gran intensidad y severidad (Lindenmayer et al. 2010; Kitzberger 2012), en términos generales, se diferencian de un simple estrés por sus efectos irreversibles y perdurables, ya que a pesar de su corta duración su legado puede permanecer por décadas o aún siglos (Foster et al. 1998). Estos eventos tienen el potencial de alterar la estructura de la vegetación y transformar las propiedades asociadas del ecosistema (Gutschick y BassiriRad 2003; Overpeck and Udall 2010; Smith 2011).

Las consecuencias ecológicas de estos eventos pueden ocurrir rápidamente y se manifiestan de maneras diferentes según el nivel de organización considerado. Por ejemplo a escala de población se pueden visualizar cambios demográficos (Suarez y Kitzberger 2008), a escala de comunidad se pueden manifestar a través de cambios en la diversidad, abundancia y composición de especies y en la estructura de las redes tróficas (Jiguet et al. 2011) y a escala del ecosistema los eventos extremos pueden alterar la productividad primaria, la tasa de descomposición y el ciclado de nutrientes (Jentsch et al. 2011).

Las erupciones volcánicas, desatan la liberación de ceniza y gases a la atmósfera que alteran las condiciones bióticas y abióticas en los ambientes alcanzados por la erupción, ya que arrastran grandes volúmenes de partículas de diferentes tamaños que se dispersan a grandes distancias (NASA, 2011). La reciente erupción del volcán Puyehuecordón Caulle ubicado a 850 km al Sur de Santiago de Chile (40° 35' 36, 21'' S, 72° 07' 05,51'' W, elevación 2199 m) afectó un área 7,5 millones de hectáreas y dispersó alrededor de 100 millones de toneladas métricas de ceniza en la Patagonia argentina (Gaitán et al. 2011). Este escenario ofrece una oportunidad única para evaluar sus efectos sobre las interacciones tróficas así como sobre la dinámica de la recuperación.

La recuperación de un sistema ecológico después de la ocurrencia de un evento extremo dependerá de la "rareza" del evento en relación al conjunto de condiciones que el sistema ha experimentado previamente (Smith 2011). Este aspecto es de gran relevancia ya que implica que existiría una "memoria ecológica" que determina que las respuestas poblacionales actuales no son ajenas a las respuestas históricas frente a eventos ocurridos en el pasado (Kitzberger 2012). Actualmente el enfoque metodológico para estudiar las respuestas ecológicas de los ecosistemas a los eventos extremos es muy discutido. En primer lugar existe un sesgo en relación al sistema de estudio, mientras que en bosques las aproximaciones metodológicas son principalmente de carácter observacional, los experimentos manipulativos son más frecuentes en sistemas herbáceos (Kitzberger 2012). Una de las principales críticas a los experimentos manipulativos en comunidades herbáceas, artificialmente ensambladas, es que dada su naturaleza presentan baja complejidad y extensión espacial. Además estos sistemas artificiales no pueden incorporar el efecto legado biológico del sistema en la respuesta ecológica, ya que la historia de un sistema es imposible de manipular (Kitzberger 2012). Por estas razones, las aproximaciones múltiples (observacionales, experimentos

manipulativos a campo y en condiciones controladas) constituyen la mejor herramienta para el estudio de las respuestas ecológicas de los ecosistemas a eventos extremos.

1.3. Efecto de la productividad foliar sobre la tasa de folivoría y parasitismo

Los cambios en la densidad de la presa, ya sea entre estratos o aún dentro de un mismo estrato, tendrán implicancias sobre el comportamiento de los parasitoides y sobre las tasas de parasitismo que experimentan los insectos (Hassell y May 1988; Pacala y Hassell, 1991). Los modelos clásicos proponen que los parasitoides se agregarán en los parches de alta densidad de presa (respuesta poblacional) o permanecerán más tiempo en esos parches (respuesta individual, Hassell 1978). Sin embargo, este aspecto es discutido ya que estudios de campo han demostrado respuestas de agregación de los parasitoides independiente de la densidad del parche (Chesson y Murdoch 1986) o inversamente relacionadas (Reeve et al. 1989). Estas respuestas, aparentemente contradictorias, posiblemente reflejen cambios en el comportamiento de la presa en respuesta al riesgo que le imponen los enemigos naturales y/o a los cambios en la calidad de la presa (Preisser et al. 2007, Jones et al. 2008).

La teoría clásica de redes tróficas (Oksanen et al. 1981) propone que el aumento en la cantidad y calidad del alimento es un factor que podría afectar de manera directa la abundancia de los consumidores e indirectamente la de sus enemigos naturales. Recientemente, se ha demostrado que la fertilización de renovales en los bosques secos de *N. pumilio* tuvo un efecto positivo sobre la abundancia de insectos, posiblemente mediado por un aumento en el tamaño foliar de los renovales fertilizados (Garibaldi et al. 2010). Otros estudios demostraron que el aumento del tamaño foliar afectó positivamente la actividad de insectos de diferentes gremios (Marquis et al. 2002, Bultman and Faeth 1986, Kagata and Ohgushi 2002) y la tasa de folivoría por insectos (Sipura 1999, Forkner y Hunter 2000, Gruner 2004, Cornelissen y Stiling 2006).

La teoría de las redes tróficas predice también que la fuerza de las cascadas tróficas aumentará mientras las limitaciones abióticas para el crecimiento de las plantas y para la biomasa de herbívoros se atenúen (Oksanen et al. 1981, Leibold et al. 1997, Richards and Coley 2007). En general, hay más evidencia científica documentando el efecto de la disponibilidad de recursos (control bottom up) en las cascadas tróficas controladas por pájaros que en cascadas tróficas desatadas por parasitoides (Memmot et al. 2001). Es posible que esta mayor evidencia científica se deba a la facilidad de manipular, con exclusiones, a vertebrados de mayor tamaño (pájaros) que a invertebrados de menor tamaño corporal (parasitoides). Por otro lado, los cambios en la calidad nutricional de las plantas también pueden aumentar los niveles de defensas de los herbívoros contra sus propios enemigos naturales, lo cual debilitaría la presencia de cascadas tróficas (Gols et al. 2008 a, b). Bukovinszky et al. (2008) demostraron que larvas de orugas (*Pieris rapae*) alimentadas de plantas de repollo (*Brassica oleraceas*) de mejor calidad poseían mayor peso y altos niveles de defensa contra sus parasitoides (*Cotesia glomerata*).

1.4. Efecto de la fragmentación de los bosques sobre las interacciones tróficas

La fragmentación de un hábitat involucra dos procesos interconectados, el primero se refiere a la reducción del tamaño del hábitat original y el segundo incluye la separación de un conjunto de fragmentos de diferente tamaño y grado de aislamiento

inmersos en un nuevo hábitat, distinto a loriginal (Lindenmayer y Fischer 2006, Laurance 2008).

Los efectos de la fragmentación sobre la abundancia y riqueza de especies dependen del tamaño del parche, de su forma y del grado de aislamiento, entre otros factores (Ewers y Didham, 2006a). Se ha demostrado que la riqueza de especies disminuye con el tamaño del parche, posiblemente debido a la reducción de la heterogeneidad del hábitat, a una menor concentración de recursos así como a cambios en la dinámica de colonización-extinción (McArthur y Wilson, 1967, Ewers y Didham, 2006a). Además del tamaño, la forma de los parches también puede afectar la abundancia y riqueza de especies a través de cambios en la relación perímetro/área (P/A) (Faganet et al. 1999, Collinge y Palmer 2000, Collinge, 1996). Aquellos parches con un alta relación P/A (ej: parches muy irregulares o alargados) tendrán una mayor proporción de borde, en estrecho contacto con el hábitat vecino. En cambio parches de igual tamaño pero con menor relación P/A (ej: parches más circulares) tendrán menos borde que los anteriores (Collinge, 1996). Esto es debido a que para dos fragmentos de un mismo tamaño (área), el borde más irregular implica una mayor relación borde/área núcleo, y por tanto una disminución del hábitat núcleo (zona menos afectada por el hábitat circundante). Así, estos cambios en la estructura del hábitat conllevan a cambios en la composición y abundancia de especies (Laurence y Yensen, 1991; Murcia, 1995; Bruna, 2002). Por otro lado, el grado de conectividad entre fragmentos y el aislamiento respecto al hábitat continuo dependerá de la distancia que los separa y de las características del hábitat circundante (Cook et al. 2002). Cuanto mayor sea el contraste entre las características del hábitat circundante y de los fragmentos, mayor será la pérdida en la riqueza y abundancia de organismos. Por lo tanto, los fragmentos pueden estar cercanos en término de distancia, pero pueden estar funcionalmente aislados si están rodeados de un hábitat que limita el intercambio de especies desde el hábitat continuo hacia los fragmentos (Bustamante y Grez 1995). Es así que el grado de aislamiento así como la estructura del hábitat circundante puede alterar la dinámica de colonización-extinción en los fragmentos (Brotons et al. 2003; Cronin y Haynes, 2004).

Mientras que la relación entre el tamaño del área y la diversidad ha sido ampliamente estudiada (ej. Saunders et al. 1991, Baur y Erhardt, 1995, Jacquemyn et al. 2001, Fahrig, 2003, Ewers y Didham, 2006a), las consecuencias de la fragmentación sobre las interacciones tróficas (ej. planta-insecto herbívoro-parasitoide) han sido comparativamente menos estudiadas (Fisher y Matthies 1998; Kearns et al. 1998; Lienert, 2004; Sabatino y Aizen 2010). Algunos estudios recientes muestran que la deforestación y la fragmentación del hábitat que han sufrido los bosques templados de Chile, redundaron en el empobrecimiento de la fauna de insectos herbívoros así como en cambios en las interacciones planta-animal en comparación con el bosque continuo (Donoso et al. 2004; Jaña y Grez, 2004; Valdivia et al. 2006, Vásquez et al. 2007). Recientemente Valladares et al. (2012) analizaron los efectos de la fragmentación antrópica sobre la estructura y funcionamiento de las redes de interacción de antagonismo en los bosques del Chaco central de Argentina. Sus resultados muestran que la fragmentación afectó negativamente la complejidad de las redes de interacción, a través de la disminución del número de links (n° de enlaces en la red) y de la vulnerabilidad (menos parasitoides por presa). Asimismo, en ecosistemas de bosques tropicales, Murakami et al. (2008) observaron una menor tasa de parasitismo y menor complejidad en la estructura de las redes de interacción herbívoro-parasitoide a medida que disminuyó la conectividad entre fragmentos. Estos resultados resaltan la importancia de la existencia de corredores biológicos para la dispersión de insectos entre parches.

El impacto de la fragmentación del hábitat depende de la especie considerada (Didham et al. 1998). En general, se espera mayor efecto de la fragmentación a medida que se asciende en la cadena trófica, debido a la inestabilidad en la dinámica de los recursos basales en ambientes fragmentados y a la susceptibilidad a la extinción de las poblaciones de menor tamaño (Komonen et al. 2000, Kruess y Tschardtke 1994, Tschardtke y Kruess 1999). Por otro lado, el impacto de la fragmentación sobre las interacciones tróficas dependerá de las características de los organismos involucrados. Para aquellos organismos más generalistas o de alta movilidad o de menor tamaño corporal el impacto podría ser menor ya que su nicho nutricional es más amplio. Algunos estudios muestran que las poblaciones de organismos de mayor tamaño corporal fluctúan menos frente al impacto de la fragmentación respecto a poblaciones de menor tamaño y por lo tanto predicen que las especies más grandes son menos propensas a la extinción (Pimm, 1991; Cook y Hanski 1995). En cambio, los organismos especialistas o de baja movilidad serán más susceptibles a la fragmentación y a la pérdida de hábitat debido a que poseen una dieta más estrecha y/o debido a su baja movilidad que determina su permanencia en un único parche o que se muevan a cortas distancias (Holt et al. 1999).

En resumen, existen diversos estudios que evaluaron el impacto de la fragmentación del paisaje sobre la biodiversidad (Fahrig 2003), sin embargo se ha prestado menos atención a la pérdida de interacciones así como a los cambios en la complejidad de las interacciones tróficas mediadas por el proceso de fragmentación (Sabatino y Aizen 2010). Estudiar estos aspectos es de gran importancia ya que es posible que la pérdida de interacciones sea más relevante para el funcionamiento de una comunidad que la pérdida de especies.

1.5. Objetivos

1.5.1. Objetivo general

Estudiar las interacciones tróficas (planta- herbívoro- parasitoide) en bosques secos de *Nothofagus pumilio* del Norte de la Patagonia bajo diferentes contextos ambientales y del paisaje.

1.5.2. Objetivos Específicos

En particular, la tesis se concentrará en cuatro objetivos principales que implican diferentes escalas espaciales de análisis.

A escala de rodal: (1) Determinar si la estructura y el funcionamiento de las redes de interacción (planta- herbívoro- parasitoide) cambia a través de los diferentes estratos verticales en bosques de *N. pumilio*. (2) Evaluar el impacto de la deposición de cenizas volcánicas sobre las interacciones tróficas (planta- herbívoro- parasitoide). (3) Evaluar el efecto de la adición de nitrógeno (N) y el efecto de un evento de sequía sobre los niveles de herbivoría por insectos minadores y sus parasitoides asociados en renovales de *N. pumilio*. A escala de paisaje: (4) Conocer la influencia de la fragmentación natural de los bosques de *N. pumilio* sobre las interacciones tróficas (planta-herbívoro- parasitoide).

1.6. Sistema de estudio

Para evaluar los controles de la herbivoría por insectos y la tasa de parasitismo, seleccioné como sistema de estudio los bosques de *Nothofagus pumilio* (lenga) del Norte de la Patagonia, Argentina. Estos bosques se desarrollan a través de un marcado gradiente ambiental que abarca, más de 2000 km de latitud y que se extiende desde los 35° a 55° latitud sur. A lo largo de la mayor parte de esta región, la cordillera de los Andes forma una barrera contra los vientos del oeste que resulta en una sombra de lluvia pronunciada. Esta especie arbórea decidua se distribuye a través de un gradiente longitudinal oeste-este que ocupa una franja de ~ 60 km de ancho; a lo largo de este gradiente la precipitación anual varía desde 3000 mm sobre el límite con Chile, hasta 800 mm en la estepa patagónica (Barros et al. 1983). En la parte norte de su distribución geográfica, el clima se caracteriza por inviernos fríos y húmedos y veranos suaves, pero secos. La mayor parte de la precipitación cae en forma de lluvia y nieve durante el otoño y el invierno, antes de la estación de crecimiento. En cambio hacia el límite sur de su distribución la precipitación se distribuye más uniformemente dentro del año (González et al. 2006). La distribución altitudinal de *Nothofagus pumilio* varía con la latitud, hacia el norte de su distribución se encuentra a altitudes que oscilan entre 1300-1800 msnm. En el extremo sur de su distribución geográfica la altitud disminuye en c. 60 m por grado de latitud, hasta llegar a 0-600 msnm en el extremo más austral (Lara et al. 2005).

1.7. Antecedentes locales

Los bosques nativos de la región andino-patagónica constituyen un extenso reservorio de biodiversidad y un ecosistema con un enorme potencial productivo (Veblen et al. 1996; Martínez Pastur et al. 2000; Mittermeier et al. 2003). El conocimiento actual sobre los patrones naturales de herbivoría de las especies dominantes del dosel arbóreo es aún escaso aunque existe información taxonómica sobre los grupos de insectos fitófagos que atacan diferentes especies de *Nothofagus* (Gentili y Gentili 1988; Spagarino et al. 2001; Dapoto 2003). Otros autores han avanzado en el conocimiento de algunos de los controles bióticos y abióticos de la actividad de los insectos del dosel del bosque (Mazía et al. 2004; Mazía et al. 2009; Garibaldi et al. 2010). El desarrollo de esta línea de investigación permitió detectar un marcado reemplazo de los insectos folívoros dominantes entre los bosques secos y húmedos de *N. pumilio* (lenga). En los primeros dominan los insectos endofíticos: *minadores*, mientras que los *masticadores* dominan en el bosque húmedo (Mazía et al. 2004). Un trabajo reciente (Mazía et al. 2012) mostró que en los bosque secos de *N. pumilio* los minadores de hojas colonizan el follaje temprano en la estación de crecimiento mientras que los pegadores de hojas alcanzan su pico de actividad a fines del verano y principios de otoño (Mazía et al. 2012). Si bien se han realizado trabajos que muestran que los pájaros insectívoros constituyen un eficiente control de la actividad de los insectos en estos bosques (Mazía et al. 2009, Garibaldi et al. 2010), no se conoce aún el papel que podrían desempeñar los parasitoides sobre los niveles de herbivoría en estos bosques.

1.8. Estructura de la tesis

La tesis se divide en 6 capítulos, los capítulos 2, 3 y 4 se refieren a la escala de rodal mientras que el capítulo 5 se refiere a la escala de paisaje. El capítulo 2 muestra el

efecto de la estratificación vertical del bosque (plantas pequeñas, renovales y árboles adultos) sobre la estructura y funcionamiento de las redes de interacción de antagonismo (planta-herbívoro-parasitoide) de los insectos más conspicuos de los bosques secos de *N. pumilio* (minadores de hoja). El capítulo 3 muestra el impacto de la erupción del volcán Puyehue-Cordón del Caulle y la dinámica de la recuperación de la folivoría por insectos minadores de hojas y la tasa de parasitismo, a través de diferentes estratos verticales en bosques de *Nothofagus pumilio*. El capítulo 4 muestra el efecto de la adición de nitrógeno (N) y el efecto de un evento de sequía sobre los niveles de herbivoría por insectos defoliadores y la tasa de parasitismo sobre insectos minadores de hojas que experimentan los renovales de *Nothofagus pumilio*. A escala de paisaje, el capítulo 5 muestra la influencia de la fragmentación natural de los bosques de *N. pumilio* sobre los niveles de folivoría por insectos y la tasa de parasitismo que experimentan los insectos minadores de hojas. Finalmente, el capítulo 6 muestra la discusión final y futuras líneas de investigación.

CAPÍTULO II

Complejidad de las redes de interacción minador- parasitoide en bosques de *Nothofagus pumilio* (1)

- (1) Chaij J., Devoto, M., Oleriro, M., Chaneton, E.J. y Mazía, N. (2016). Complexity of leaf miner-parasitoid food webs declines with canopy height in Patagonian beech forests. *Ecological Entomology*, 41(5), 599-610.

2.1. Introducción

Los organismos que integran una comunidad se relacionan a través de complejas redes de interacción que varían en tamaño, topología y grado de complejidad (Bascompte, 2009; Aizen et al. 2012; Morris et al. 2014; Valiente-Banuet et al. 2015). Recientes estudios han resaltado la importancia de estudiar la heterogeneidad espacial entre hábitats sobre la estructura de las redes tróficas en ambientes naturales (Morris et al. 2015) así como en ambientes modificados por el hombre (Memmott et al. 2006; Tylianakis et al. 2007). En contraste, menos estudios se han focalizado sobre la importancia de la heterogeneidad espacial dentro de un mismo hábitat sobre la estructura y funcionamiento de las redes de interacción (Paniagua et al. 2009; Schleuning et al. 2011; Donatti et al. 2011). Encarar este tipo de estudios permite comprender el posible impacto de las perturbaciones antrópicas o naturales sobre diferentes atributos de las redes de interacción y por lo tanto sobre la biodiversidad y el funcionamiento del ecosistema (Tylianakis et al. 2007; Thompson et al. 2012).

Los insectos herbívoros y sus parasitoides representan una fracción importante de la biodiversidad terrestre (Lewinsohn y Roslin, 2008; Price et al. 2011), y constituyen los consumidores dominantes del dosel del bosque (Coley y Barone, 1996). La heterogeneidad en la estructura vertical de los bosques ofrece hábitats diferentes que son ocupados por diferentes especies y/o por las mismas especies pero en diferentes estados de desarrollo. Es así que la heterogeneidad de hábitats lleva a la partición de nichos que facilita la coexistencia de las especies dentro de una comunidad (MacArthur 1972; Lewinshon y Roslin, 2004). A pesar que existen numerosos estudios que demuestran que la abundancia y la diversidad de insectos varían con la altura del dosel (ej. Basset et al. 1992, 2003; Brown et al. 1997; Ribeiro y Basset, 2007; Sobek et al. 2009; Ulyshen, 2011), poco se sabe acerca de la estratificación vertical de las cadenas tróficas de artrópodos (Morris et al. 2015). Sólo dos estudios publicados en bosques tropicales, han examinado la estructura de las redes de alimentación de insectos a través de los estratos verticales del dosel. En un bosque seco en Panamá, Paniagua et al. (2009) encontraron que las redes tróficas integradas por insectos agalladores y sus parasitoides asociados fueron de menor complejidad y tamaño en el dosel del dosel que en el sotobosque. Sin embargo en las selvas tropicales de Australia, Morris et al. (2015) no encontraron cambios significativos en la diversidad de especies, en la tasa de parasitismo y en las propiedades de las redes de interacción entre himenópteros y sus parasitoides entre el dosel y el sotobosque. Por lo tanto, aún no está claro cómo la estructura de las redes de interacción puede variar a través de la estructura vertical de los sistemas boscosos.

La estructura de las redes de interacción resulta de múltiples procesos que afectan la riqueza de especies, su composición y la abundancia relativa en las comunidades locales (Vázquez et al. 2009a; Pillai et al. 2011). La estructura vertical de los bosques impone cambios verticales en los factores bióticos y abióticos que a su vez afectan diferencialmente a los consumidores y a sus enemigos naturales, y por lo tanto a las interacciones tróficas (Price, 2002; Basset et al. 2003; Ulyshen, 2011). En rodales maduros la cobertura foliar aumenta desde los estratos inferiores hacia los superiores, en el mismo sentido aumenta la cantidad de alimento para los insectos herbívoros y sus enemigos naturales (controles *bottom-up*) (Van Bael et al. 2003). Además, algunas características foliares (ej: área foliar específica, dureza foliar y defensas químicas) han mostrado diferencias entre el sotobosque y el dosel superior del dosel y han sido

correlacionadas con los patrones verticales de abundancia de insectos y herbivoría (Coley y Barone, 1996; Ribeiro y Basset, 2007). Además, la fuerza de los efectos de los enemigos naturales (controles *top-down*) también varía con la altura del dosel (Van Bael et al. 2003; Ribeiro y Basset 2007; Sobek et al. 2009) y por lo tanto puede potencialmente afectar las comunidades de herbívoros y la estructura de la redes de interacción (Paniagua et al. 2009).

Además, la estructura vertical del bosque impone gradientes microclimáticos que resultan del aumento en la radiación solar, la temperatura y la velocidad del viento en los estratos superiores del dosel (Parker 1995). Tal heterogeneidad en el ambiente abiótico puede afectar la distribución vertical de los insectos herbívoros y la de sus enemigos naturales (Coley y Barone, 1996; Ribeiro y Basset, 2007; Ulyshen, 2011). En conjunto estos efectos pueden afectar la dinámica de las redes de alimentación a través de los diferentes estratos verticales del bosque. Por otro lado, las interacciones entre especies podrían estar moduladas por la capacidad de dispersión de los organismos desde su fuente de propágulos (Levine, 2003). Las altas tasas de colonización puede mejorar el potencial de las interacciones entre especies durante el ensamble de la redes de alimentación (Fahimipour y Hein, 2014). Estas diferencias en la capacidad de colonización entre diferentes especies puede afectar no sólo la diversidad de especies, sino también atributos de las redes de interacción tales como la generalidad y la riqueza de links (Murakami et al. 2008; Pillai et al. 2011). En resumen, la variabilidad vertical en las redes de interacción herbívoro - parasitoide podrían estar relacionadas a las variaciones verticales del ambiente biótico y abiótico así como a la capacidad de dispersión de los organismos y a la distancia a los sitios de oviposición o pupación (Brown et al. 1997).

En general, la estructura de las redes de interacción bipartitas (ej. redes de interacción herbívoro-parasitoide) puede verse afectada por dos tipos de procesos que reflejan el rol de la abundancia de especies y su identidad durante el ensamble de la comunidad (Vázquez et al. 2005, 2009a). En primer lugar, las interacciones tróficas pueden surgir de encuentros al azar entre los individuos, por lo que la probabilidad de interacción entre dos especies dependerá exclusivamente de su abundancia relativa, un proceso denominado “neutralidad de interacción” (Vázquez et al. 2009a). En segundo lugar, si un par de especies (ej. presa- parasitoide) participa de una interacción trófica, esta puede depender de sus fenotipos particulares, o identidades específicas, un proceso conocido como ‘trait matching’ (Jordano et al. 2003; Vázquez et al. 2009a). Esto significa que puede haber limitaciones morfológicas, de comportamiento o fenológicos para que ciertas especies interactúen e influir en la complejidad de la estructura de la red observada (Vázquez, 2005; Petchey et al. 2008; Olesen et al. 2010). Tales limitaciones basadas en los rasgos que estructuran las redes de interacción podrían reflejar la influencia de los determinantes ecológicos en la composición de las especies locales (Pillai et al. 2011) o, en última instancia, limitaciones evolutivas asociadas con la historia filogenética de la comunidad (Lepänen et al. 2013). Así, tanto la abundancia y la identidad de las especies de insectos que llegan a los diferentes estratos del bosque pueden ser responsables de los patrones verticales en la estructura y complejidad de la redes.

En este capítulo, evalué en qué medida las redes de interacción minador de hoja-parasitoide cambia a través de la estratificación vertical en bosques de *Nothofagus pumilio* del norte de la Patagonia Andina, Argentina. Las redes de interacción herbívoro - parasitoide son ideales para evaluar la heterogeneidad en la estructura de la red alimentaria debido a que las interacciones tróficas pueden ser cuantificadas fácilmente

(por ejemplo, Lewis et al. 2002; Valladares et al. 2012). El pequeño tamaño y relativamente baja movilidad de estos insectos implica que la abundancia de las especies pueden ser fuertemente afectados por la dinámica de dispersión (Murakami et al. 2008), así como por leves cambios en el ambiente biótico y abiótico (Price, 2002). Los objetivos de este capítulo fueron:

(1) Evaluar si el tamaño de la red minador - parasitoide y su topología difieren a través de los estratos verticales del bosque.

(2) Examinar si los cambios verticales en la abundancia de minadores y parasitoides covarían con la cobertura foliar y las características foliares.

(3) Determinar en qué medida la abundancia de especies *vs* la identidad, determina la estructura de las redes de interacción en los diferentes estratos verticales.

Mi hipótesis de trabajo sostiene que las diferencias en la cobertura foliar entre los estratos verticales del bosque es el factor que modula la abundancia de insectos y la estructura de la red, a través de determinar la cantidad de recursos disponibles para los insectos minadores de hojas y sus parasitoides. Por lo tanto, esperaré encontrar mayor complejidad de la red de interacción minador- parasitoide a medida que aumenta la cobertura foliar desde el estrato inferior del bosque hacia el estrato superior. Además, como muestran otras redes bipartitas (Vázquez et al. 2005, 2009a), espero que la abundancia de especies (o neutralidad de la interacción) influya en los atributos de las redes de interacción en los diferentes estratos del dosel.

Particularmente, estudié las redes de interacción entre avispas parasitoides e insectos minadores que se alimentan de hojas de *Nothofagus pumilio* (Poepp. y Endl.) Krasser, árbol dominante en los bosques del norte de la Patagonia, Argentina. La naturaleza monoespecífica de estos bosques representa un escenario ideal, porque me permitió focalizar sobre los cambios verticales en la estructura de la red sin tener el efecto confundido de la composición de las especies de plantas (cf. Paniagua et al. 2009). Medí la abundancia de minadores de hojas, parasitismo sobre minadores, cobertura foliar y características foliares en árboles de *N. pumilio* para tres estratos del dosel. Luego construí redes cuantitativas de interacción para cada estrato vertical del dosel y calculé índices cuantitativos (Bersier et al. 2002; Dormann et al. 2009). Por último, realicé modelos nulos para determinar el grado en que la abundancia de especies de insectos determinan los atributos de las redes de interacción (Vázquez et al. 2009a).

2.2. Materiales y Métodos

2.2.1. Sitios de estudio

El estudio se llevó a cabo en dos sitios de bosques monoespecíficos de *Nothofagus pumilio* (*lenga*), distanciados a 71 km de distancia. Los bosques de *N. pumilio* en el norte de la Patagonia están a 1000 - 1600 msnm (Veblen et al. 1996). Los sitios de estudio se encuentran en Paso Córdoba (1270 msnm) en el Parque Nacional Lanín (40° 35 '42' 'S, 71° 08' 44 " W; en adelante "PC"), y en el Valle del Challhuaco (1230 m snm), en el Parque Nacional Nahuel Huapi (41° 14 '58' 'S, 71° 16' 59 " W; en adelante "CH", Fig. 2.1). Estos sitios son representativos de los bosques secos de *N. pumilio* (800 mm en PC y 1200 mm en CH de precipitación anual). Ambos sitios no se vieron afectados por disturbios de gran escala (ej. incendios forestales) durante al menos 100 años. Los suelos en ambos sitios son poco profundos (Andisoles) desarrollados a partir de cenizas volcánicas. El clima es frío templado, con inviernos húmedos y

veranos secos, la mayor parte de la precipitación cae en forma de lluvia y nieve durante el otoño y el invierno (abril-septiembre), antes de la temporada de crecimiento (octubre-marzo). La región se caracteriza por un fuerte gradiente de precipitación que disminuye de oeste a este (Veblen et al. 1996).

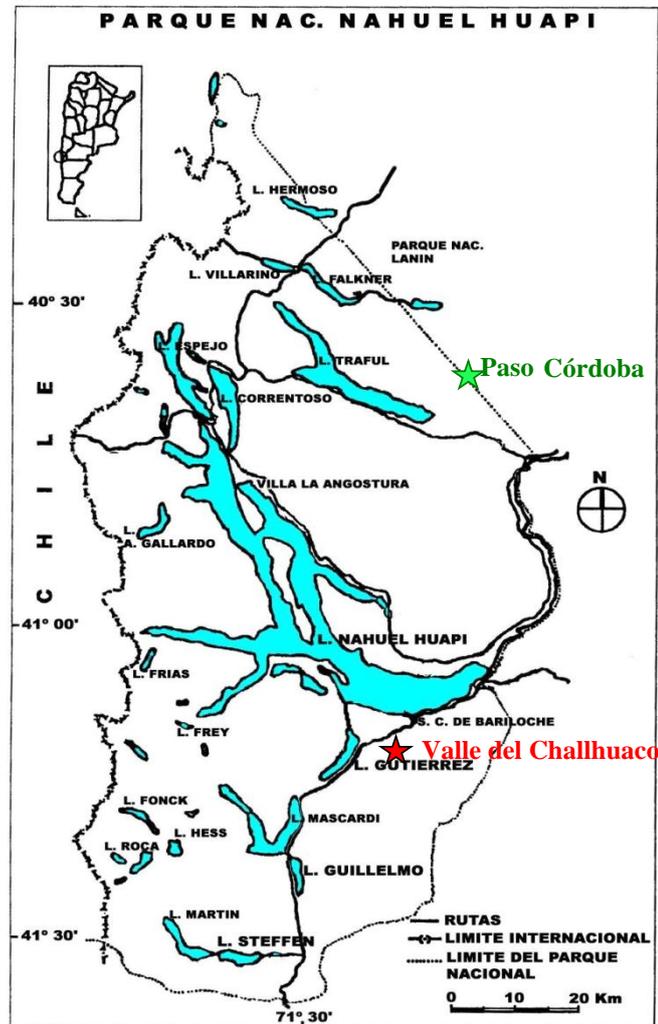


Fig. 2.1. Sitios de estudio, Valle del Challaucó en el Parque Nacional Nahuel Huapi y Paso Córdoba en el Parque Nacional Lanin, provincia de Río Negro y Neuquén, respectivamente.

Los bosques de lenga albergan diversos gremios de insectos folívoros, incluyendo minadores, pegadores de hojas, agalladores, masticadores, esqueletizadores y succionadores (McQuillan, 1993, Mazía et al. 2004, 2012). Los insectos minadores de hojas constituyen el gremio dominante de los bosques secos de lenga, produciendo entre 50-80 % del daño foliar en los bosques secos (Mazía et al. 2004, 2012). Los minadores de hojas más comunes pertenecen al orden Hymenoptera y Lepidoptera, sus larvas producen diferentes formas de minas (bolsa, lineales y serpentina). Estos insectos pasan el invierno como pupa en el suelo y emergen en octubre- diciembre (primavera) durante las primeras etapas de la temporada de crecimiento de las hojas de *N. pumilio* (octubre-

abril). El mayor daño foliar ocurre durante diciembre-enero (verano), a mediados de enero las larvas caen al suelo donde empupan. Todos los minadores de hojas tienen una generación por estación de crecimiento. Los parasitoides emergen en primavera desde la hojarasca del suelo del bosque y atacan las hojas minadas de *N. pumilio* desde finales de primavera hasta mediados del verano. Hacia el final de la temporada (abril-mayo), el parasitoide que fue exitoso empupa dentro de la mina y cae al suelo dentro de la hoja donde también hay materia fecal del minador.

2.2.2. Estructura vertical del dosel y características foliares

Los bosques de *N. pumilio* presentan una estructura vertical con tres estratos bien definidos (Paritsis et al. 2015). Estos estratos corresponden a diferentes clases de altura de árboles: el sotobosque o estrato inferior, compuesto por plantas pequeñas (~ 1-1,5 m de altura, 1.3 cm de diámetro basal), estrato medio con árboles jóvenes (3-5 m de altura, 3-10 cm dap) y el estrato superior compuesto por árboles adultos (8-20 m de altura, 10-50 cm dap). Para describir los cambios verticales en la cantidad de follaje disponible para los insectos del dosel, evalué la densidad de árboles, el área basal y la cobertura foliar de *N. pumilio* para cada clase de altura. Para ello empleé transectas de 50 m de largo por 4 m de ancho que fueron colocadas en paralelo a intervalos de ~ 20 m (n = 6 en CH y 4 en PC). El esfuerzo de muestreo fue mayor en CH debido al escaso número de plantas pequeñas y árboles jóvenes. En los 200 m² delimitado para cada transecta conté todos los árboles presentes en cada estrato (árboles pequeños, jóvenes y adultos). Además se midió el diámetro del tronco a la altura del pecho (dap) de árboles jóvenes y adultos y el diámetro basal de las plantas pequeñas. Estos datos se utilizaron para calcular el área basal total (m² ha⁻¹) para cada clase de altura de los árboles de cada estrato vertical. Además, se midió la cobertura foliar para los tres estratos del dosel en 10 estaciones de muestreo ubicadas cada 5 m en cada transecta. La cobertura foliar del estrato inferior y medio se midió en cuadrantes de 4 m². La cobertura de árboles adultos se midió utilizando un densitómetro de mano, se tomaron dos registros por cada estación de muestreo que fueron promediados. Las diferencias entre los estratos del dosel (3 niveles) y sitios (2 niveles) fueron analizados mediante ANOVAs de tipo III. Los datos de cobertura foliar fueron transformados a raíz cuadrada de arcoseno, el área basal y la densidad fueron transformados a logaritmo. Los modelos analizados cumplieron los supuestos de normalidad (gráficos de residuos acumulados) y homogeneidad de varianza (test de Levene, P = 0,05).

Para evaluar los cambios verticales en la calidad del follaje, en enero medí algunas características físicas y químicas de relevancia para los insectos (Mazía et al. 2012) para cada estrato. En cada sitio, seleccioné al azar 10 árboles de *N. pumilio* por cada estrato, debido a la limitada accesibilidad a la parte superior de la copa de los árboles adultos tomé muestras de la parte inferior y sección media de la copa (5-6 m). Coseché 1-2 ramas en árboles adultos y 2-3 ramas en juveniles por medio de una tijera con extensión de altura (pértiga). Las hojas de las plantas pequeñas (~ 1 m) fueron cosechadas manualmente. El tamaño de la hoja (cm²) se midió utilizando una cuadrícula transparente de 1mm². La dureza foliar (g mm⁻²) se registró como el peso necesario para perforar un agujero a través de las láminas utilizando una varilla de acero de 1,6 mm montado en un penetrómetro manual (Medio-Line Escala de primavera; Pesola AG, Baar, Suiza). Para estas mediciones seleccioné 30 hojas sanas no senescentes por muestra. El contenido de agua en la hoja (% masa fresca) y el peso seco (mg hoja⁻¹) se obtuvieron a partir de una sub-muestra 10 hojas, los valores de peso seco

se emplearon para calcular el área foliar específica (SLA, $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$). Otras submuestras de hojas (3 g) fueron separadas para análisis químico. El contenido de N foliar (% N) se determinó usando el procedimiento de Kjeldhal, los compuestos fenólicos totales se extrajeron con 70% de acetona y se evaluaron por espectrofotometría (Folgarait y Davidson, 1994) y se expresó como mg de ácido gálico por gramo de masa seca foliar. Las diferencias en las características foliares través de los estratos (3 niveles) y Sitios (2 niveles) fueron examinados usando ANOVAs tipo III de dos vías, datos no transformados.

2.2.3. Patrones verticales de herbivoría y parasitismo

El muestreo de insectos se realizó a principios de enero de 2011, cuando los insectos minadores de hojas tienen su máximo pico actividad (Mazía et al. 2012). En cada bosque, seleccioné al azar 10 árboles de cada estrato, para ello caminé a lo largo de tres transectas paralelas dentro de un stand de 2 hectáreas. Todos los árboles seleccionados estuvieron interespaciados y distanciados por al menos 10 m. Para la cosecha de ramas de plantas pequeñas recorté dos ramas de $\sim 0,5\text{-}1$ m de altura. Para cada árbol joven y árbol adulto, coseché la sección distal de 2-3 ramas a 2-3 m de altura y 5-6 m, respectivamente. Todas las muestras fueron tomadas de la parte exterior de la copa. El tamaño promedio de la muestra (\pm SE, $n = 20$) fue de $399,5 \pm 67,6$ (plantas pequeñas), $408,4 \pm 54,4$ (juveniles) y $381,4 \pm 54,7$ (adultos) hojas por árbol.

Las hojas minadas (media \pm ES: $90,2 \pm 6,4$ minas / árbol, rango 20 a 271, $n = 60$) fueron clasificadas de acuerdo a la forma de la mina en tres morfotipos: minas ***bolsa*** de diversos tamaños generadas principalmente por larvas de *Notofenusa sp.* (Hymenoptera: Tenthredinidae); minas ***lineal*** las larvas forman galerías de ~ 1 mm de ancho, que en ocasiones cortan la nervadura central de la hoja y son producidas por una especie de polilla (*Gracillariidae*); y finalmente minas tipo ***serpentina*** que incluyen varios patrones (ej. pequeñas galería en forma de zig zag) y son producidas por al menos dos especies de lepidópteros desconocidos (Fig. 2.2). Para estimar la abundancia de insectos minadores de hojas dentro de cada estrato del bosque, conté el número total de minadores de hojas por muestra. Además, para evaluar los cambios verticales de la herbivoría por minadores estimé el porcentaje de área foliar dañada asociado a cada morfotipo de minador ($n = 30$ hojas / árbol) utilizando una cuadrícula de 1 mm^2 (Mazía et al. 2012). La cantidad de área foliar dañada se relacionó con la capacidad de los parasitoides (himenópteros) para encontrar a sus presas dentro dosel del bosque (Yamazaki 2010).



Fig. 2.2. Imagen de hojas de *N. pumilio* dañadas por diferentes larvas de minadores. De izquierda a derecha: Minas ***bolsa*** (Hymenoptera: Tenthredinidae); minas tipo ***serpentina*** (Lepidópteros) y minas ***lineal*** (*Gracillariidae*).

Todas las hojas dañadas por minadores fueron separadas y disectadas bajo lupa binocular (100x) para evaluar la tasa de parasitismo (% minas parasitadas). Las minas fueron clasificadas como exitosas, parasitadas, o muertas por otras causas diferentes al parasitismo. En el momento del muestreo (enero), se consideró que una larva fue exitosa cuando las minas estaban ocupadas por una larva viva sin signos evidentes de parasitismo, o cuando la mina estaba vacía (sin larva) y tenía un pequeño orificio redondo que evidencia que la larva madura abandonó la mina para empupar en el suelo del bosque. Las lavas vivas se incubaron durante tres meses para la cría de adultos, cuando no hubo signos de emergencia de adulto (minador o parasitoide) se disectó la larva para ver si había escapado al parasitismo. Por el contrario, las minas parasitadas contenían restos de la larva del minador muerto y/o la pupa o larva de una avispa parasitoide (Fig. 2.3). Las minas con larva muerta contenían larva del minador sin signos vitales y sin evidencias de parasitoides, lo cual fueron disectadas en busca de evidencias de parasitismo. Por lo general, encontré una mina por hoja y sólo un parasitoide por mina, rara vez encontré más de un minador por mina. Debido a que *N. pumilio* es una especie de hojas caducas, todas las minas de la muestra se formaron dentro de una misma temporada de crecimiento. Los parasitoides fueron criados en el laboratorio para su identificación taxonómica, todas las avispas de parasitoides adultas pertenecieron a la superfamilia *Chalcidoidea* y se identificaron a nivel de género (Dr. Daniel Aquino, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, La Plata, Argentina).



Fig. 2.3. Imagen de una hoja de *N. pumilio* disectada bajo lupa donde se observan restos de una larva de minador muerto (izquierda; *Lepidoptero*) y una pupa de una avispa parasitoide (derecha; *Chalcidoidea*).

La abundancia de minadores de hoja se expresó como el número medio de minas por unidad de masa foliar fresca (1 g \approx 20 hojas) por árbol ($n = 10$ árboles, para cada clase de altura y sitio). Cada muestra de hoja se pesó y el número de minas se dividió por la masa total de hojas de la muestra por árbol. Este procedimiento permitió estandarizar las comparaciones entre diferentes estratos del dosel sobre la cobertura y tamaño medio foliar. La relación entre la densidad absoluta de minadores (no. Minadores / m²) y la cantidad de follaje del árbol (g masa seca / m²) en cada estrato del dosel se evaluó mediante regresión lineal, incluyendo los tres estratos de ambos sitios ($n = 6$). La tasa de parasitismo (%) se calculó como el número de minadores parasitados dividiendo el número total de minadores de hojas encontrados por árbol. Los patrones en la abundancia de minadores, daño foliar, número de minadores parasitados y tasa de parasitismo (%) fueron examinadas usando análisis de la varianza (ANOVA) de dos vías; con el sitio de bosque (PC, CH) y la estratificación vertical del dosel (baja, media,

alta) fueron utilizados como efectos fijos principales. Debido a que el número de minadores parasitados y la tasa de parasitismo total (%) se correlacionaron positivamente con la abundancia de minadores a través de todo el conjunto de datos ($r = 0,59$; $p = 0,0001$ y $r = 0,278$, $p = 0,031$, respectivamente, $n = 60$ árboles), el análisis de parasitismo incluía la abundancia de minadores como covariable en los modelos de tipo I ANCOVA. Estos análisis se realizaron utilizando el software STATISTICA (Statsoft Inc., 1999).

2.2.4. Análisis de redes cuantitativas de interacción minador- parasitoide

Después de criar los insectos en laboratorio, conté el número de interacciones entre insectos minadores de hojas y parasitoides (riqueza de links) observado en cada estrato vertical. Construí curvas de rarefacción con el supuesto que la riqueza de interacciones aumenta asintóticamente con el número de nuevas interacciones observadas. Además construí modelos nulos para determinar si los cambios verticales en la riqueza de interacción, una medida de la complejidad de la red (Bersier et al. 2002; Tylianakis et al. 2007), pueden ser explicados por el número de enlaces que se encuentran a través de los estratos verticales del dosel. Este procedimiento también me permitió evaluar la robustez de las redes de interacción de las muestras (Blüthgen, 2010). Calculé el número máximo de interacciones esperadas (EI_{max}) para cada estrato vertical del bosque usando el estimador Chao-1 para la riqueza de interacciones (Magurran, 2004). La curvas de rarefacción y EI_{max} se calcularon utilizando las funciones “rarefy” y “estimador” del paquete *Vegan* (Oksanen et al. 2010) en el programa R (Oksanen et al. 2010).

Las redes cuantitativas de interacción fueron construidas para toda la comunidad de insectos minadores de hojas y parasitoides en cada sitio de bosque, así como para cada uno de los estratos del dosel, utilizando el paquete *bipartite* (R Equipo central de desarrollo, 2008; Dormann et al. 2009). Me interesaba determinar si las redes de interacción minador - parasitoide encontrada a una determinada altura del dosel era una versión reducida de la red de interacción de toda la comunidad, o había algún cambio en la composición de especies y en la riqueza de las interacciones. Para construir las redes de toda la comunidad, agrupé los datos de los tres estratos para cada sitio visitado. Las redes de interacción de cada estrato del dosel fueron construidas como el promedio de las interacciones de los árboles individuales para cada estrato vertical. Esto me impidió tener replicas dentro de cada sitio de bosque (ver Morris et al. 2015), aunque me permitió describir las redes de interacción para dos sitios independientes, basados en un gran número de muestras por estrato (Paniagua et al. 2009). Las interacciones tróficas de estas redes representan el número real de parasitoides emergido de cada morfotipo de minador (Lewis et al. 2002, Murakami et al. 2008). Cuando un morfotipo de minador de hoja fue muestreado para un estrato pero no estaba vinculado a ninguna especie de parasitoide, fue excluido para los cálculos de los índices cuantitativos de la red (Dormann et al. 2009). Los gráficos de las redes cuantitativas de interacción se realizaron usando una función desarrollada por T. Hirao en R (Hirao y Murakami, 2008). Para visualizar los cambios verticales en el tamaño de la red y su topología, se representó el número real de insectos minadores y parasitoides por unidad de masa foliar, en lugar de las abundancias relativas dentro de los niveles tróficos (cf. Lewis et al. 2002; Valladares et al. 2012).

Para evaluar los cambios en la estructura de la redes de interacción entre estratos del bosque, calculé seis índices cuantitativos de la red (Bersier et al 2002, Dormann et al

2009): *Riqueza de interacción*, que representa el número de interacciones tróficas (*links*) entre diferentes especies de minadores y parasitoides; *Densidad de links*, como el número medio de enlaces por especies de insectos ponderadas por el número total de interacciones en la red, *Generalidad*, número promedio de minadores atacados por una especie parasitoide; *Vulnerabilidad*, el número promedio de parasitoides, independientemente de la especie, atacando a un morfotipo de minador dado (ambos índices ponderados por la frecuencia de interacciones); *Fuerza de interacción*, definido como el número promedio de interacción registradas entre un par de especies de minador y parasitoide dividido por el número total de links registrado por la especie de minador; y *Equitatividad de la interacción*, representa el índice de diversidad de Shannon basado en la frecuencia de los diferentes pares de links tróficos dividido por (\ln) la riqueza de interacción. Estos índices proporcionan una medida cuantitativa de la complejidad de la red, y también refleja la fuerza del control *top-down* (descendentes) sobre insectos minadores de hojas (Tylianakis et al. 2007; Valladares et al. 2012).

2.2.5. Modelo nulo: análisis de la estructura de las redes de interacción

Construí modelos nulos con el fin de evaluar si la abundancia de insectos influye en los índices cuantitativos de la red de interacción a través de los estratos del bosque. Comparé la red de interacción minador- parasitoide observada en cada estrato y sitio de bosque con la red de interacción generada por un modelo nulo que asigna al azar los datos originales (Vázquez et al. 2005b). Este análisis puso a prueba la hipótesis nula relacionada a que la estructura de la red fue generada por un número de encuentros aleatorios entre parasitoides y los minadores, independientemente de la identidad de las especies (Vázquez et al. 2009a). En primer lugar, para generar el modelo nulo, se calculó una matriz de interacción para cada estrato del dosel, asumiendo que las interacciones entre las especies (minador-parasitoide) estaban determinados exclusivamente por la abundancia de especies. La probabilidad esperada para cada interacción de la red se calculó como el producto entre la abundancia relativa de minadores y parasitoides que participan en la interacción. Luego, se utilizó un algoritmo de asignación al azar implementado con la función “*nestats*” en R (modificado por Vázquez et al. 2009 b) para probar si los parámetros de red observados en cada estrato del dosel diferían de los derivados de la matriz de interacción esperada (al azar). El algoritmo re-asigna el número total de interacciones en la matriz original de acuerdo con la matriz de probabilidad calculada para cada red, con la restricción de que cada especie involucrada reciba, al menos, una interacción. El valor medio esperado ($\pm 95\%$ i.c.) para cada índice de la red se calculó sobre la base de 99 redes seleccionadas al azar. Los índices que caen por fuera del rango ($\pm 95\%$ i. c.) derivado del modelo nulo sugirieron que otros factores distintos a la abundancia de insectos *per se*, estructuran las redes de interacción minador- parasitoide (Vázquez et al. 2005, 2009a).

2.3. Resultados

2.3.1. Estructura vertical del dosel

La cobertura foliar de los árboles fue menor para las plantas pequeñas ($F_{2,24} = 16,07$, $P < 0,0001$; Fig. 2.4). Los sitios difirieron en la densidad de árboles jóvenes y adultos (sitio $F_{1,24} = 6,49$, $P = 0,018$; estrato vertical \times sitio $F_{2,24} = 3,38$, $P = 0,051$), y la distribución vertical del follaje (estrato vertical \times sitio $F_{2,24} = 17,21$, $P < 0,0001$). El bosque de PC mostró una estructura vertical continua, sin diferencia en la cobertura

foliar y el área basal entre el estrato medio y superior. Por el contrario, el bosque de CH presentó un estrato superior bien desarrollado con alta cobertura foliar y área basal pero pocos árboles adultos y jóvenes (Fig. 2.4). La estructura descrita refleja que el bosque PC se encuentra en fase de regeneración, caracterizada por una elevada densidad de árboles y cobertura foliar en el estrato medio (árboles juveniles) y elevado número de árboles adultos caídos. En cambio el bosque de CH presenta un dosel maduro coetáneo y escasa regeneración.

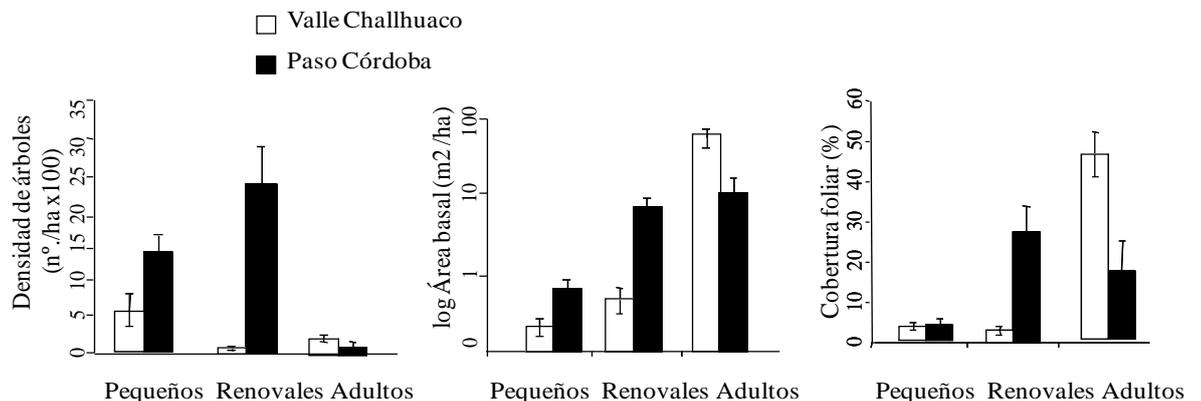


Fig. 2.4. Estructura vertical del dosel: Densidad de árboles de *Nothofagus pumilio*, área basal y cobertura foliar para tres estratos del dosel en dos sitios forestales (Paso Córdoba y Valle del Challhuaco) en el norte de la Patagonia, Argentina. Las barras son los promedios \pm SE ($n = 4- 6$ transectas). Los estratos del dosel (inferior, medio, superior) corresponden a plantas pequeñas, renovales y árboles adultos, respectivamente.

2.3.2. Cambios verticales en la calidad del follaje

No existió un patrón claro de diferencias en la calidad foliar entre los diferentes estratos del bosque, aunque algunas características foliares cambiaron entre sitios (Fig. 2.3). El estrato inferior tendió a tener hojas más pequeñas, con menor concentración de N y mayor contenido fenólico que los árboles juveniles y adultos (Fig. 2.5). En promedio, los árboles de CH tuvieron hojas más grandes y más delgadas, con alto contenido de agua y bajo contenido en compuestos fenólicos respecto al bosque de PC (Fig. 2.5).

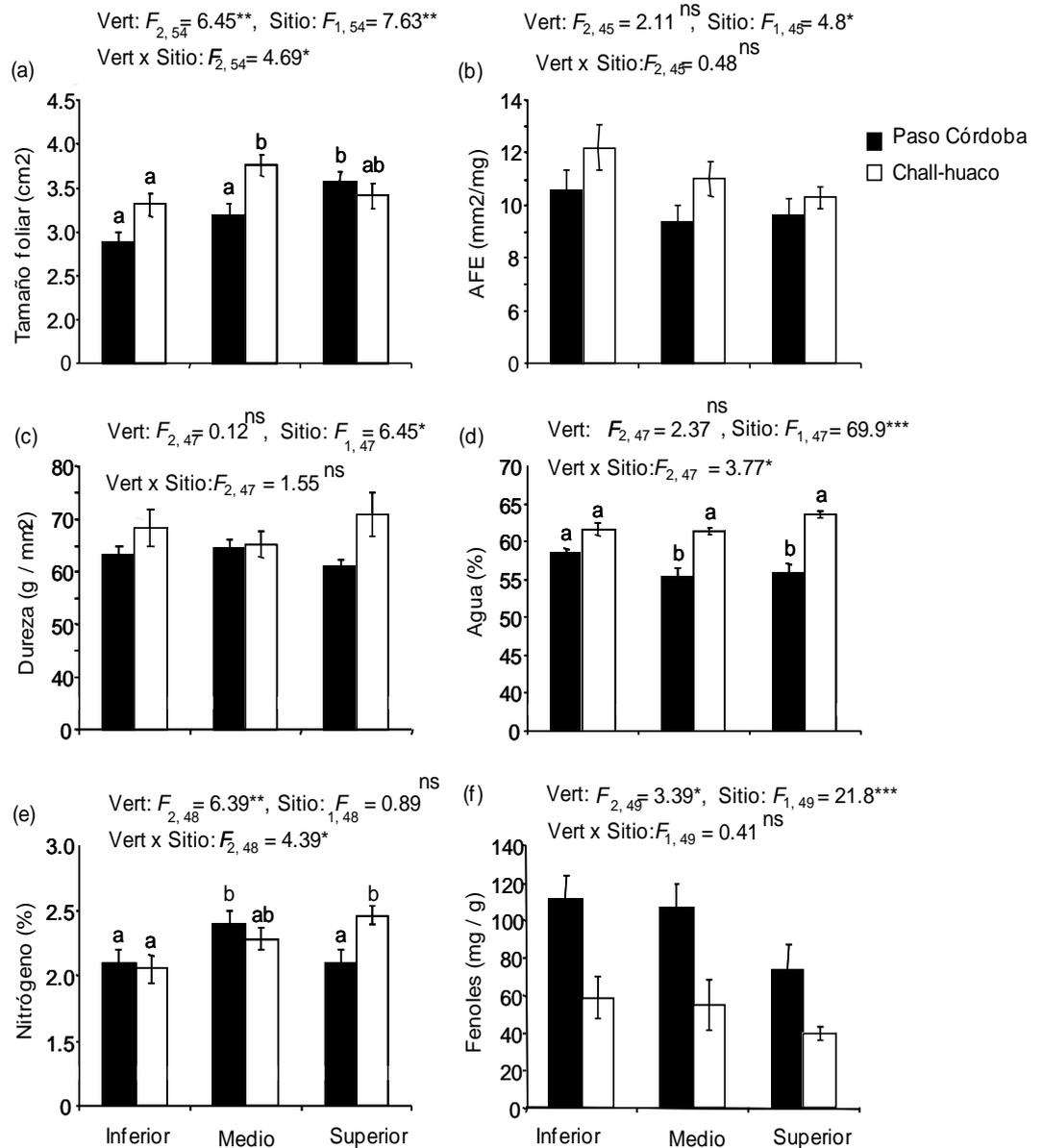


Fig. 2.5. Características foliares para los tres estratos del bosque de *Nothofagus pumilio* en dos sitios (Paso Córdoba y Valle del Challhuaco) en el norte de la Patagonia, Argentina. Las barras muestran el promedio \pm SE (n = 8-10). Los estratos verticales (inferior, medio, superior) corresponden a las plántas pequeñas, renovales y árboles adultos, respectivamente. Las letras sobre las barras indican diferencias significativas entre los diferentes estratos dentro de un sitio ($P < 0,05$, prueba de Tukey), después de la interacción sitio x estrato.

2.3.3. Patrones de herbivoría y parasitismo

En total recolecté 5413 hojas minadas entre ambos sitios forestales, incluyendo 358 hojas con signos claros que la larva del minador había sido atacada por una avispa de parasitoide. La tasa de parasitismo sobre los insectos minadores fue 6,6% mientras que la mortalidad atribuida a otras causas (distintas de parasitismo) representó el 9,5% del total de minas. La abundancia total de minadores (por g de hoja) difirió entre sitios

($F_{1,54} = 4.24$, $P=0.01$; $PC > CH$), pero no varió significativamente entre los diferentes estratos dentro de cada sitio ($P > 0.05$; Fig. 2.6 a). Esto se debió a que la densidad promedio de minadores (no. minadores /m²) por estrato fue directamente proporcional a la cantidad de follaje (g de hojas /m²) presente en cada estrato del dosel ($r^2 = 0,88$, $n = 6$, pendiente = 14 minas /g hoja). El área foliar dañada por insectos minadores también fue mayor en PC que en CH ($F_{1,54} = 46.32$, $P<0.0001$), pero no varió con la altura del dosel (Tukey $P > 0.05$; Fig. 2.6 b).

El número de minas parasitadas declinó desde el estrato inferior del bosque, hacia el estrato medio y superior en ambos sitios ($F_{2,53} = 5.98$, $P = 0.0046$; sitio \times estrato: $F_{2,53} = 1.69$, $P = 0.19$), y no fue diferente entre sitios después de ajustarlo por la abundancia de minadores ($F_{1,53} = 0.96$, $P = 0.33$; covarianza $F_{1,53} = 36.7$, $P<0,0001$). Por otra parte, la tasa de parasitismo (%) disminuyó con la altura del dosel, después de ajustar por la abundancia de minadores (covariable: $F_{1,53} = 6.06$, $P = 0.017$; Fig. 2.6 c). La tasa de parasitismo fue significativamente mayor en el estrato inferior del bosque ($F_{2,53} = 7.78$, $P<0.0001$; Fig. 2.6 c).

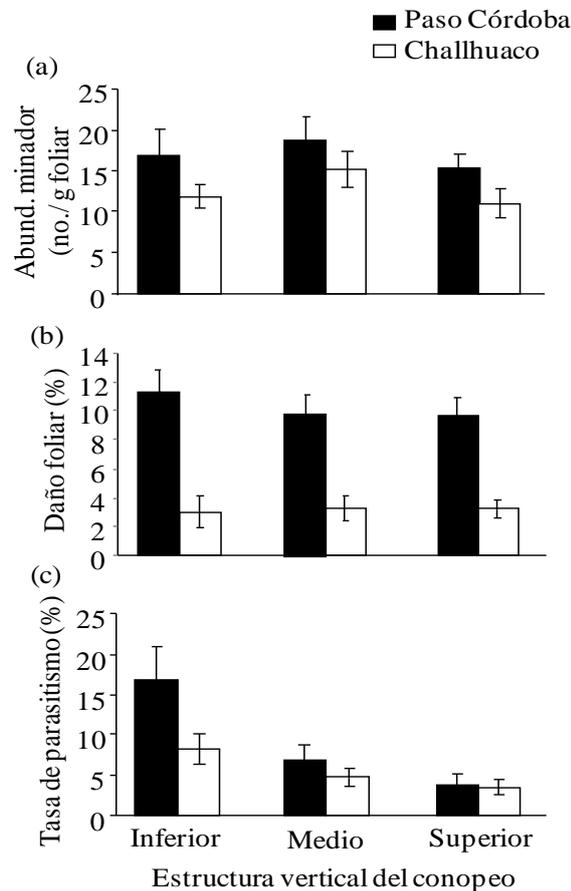
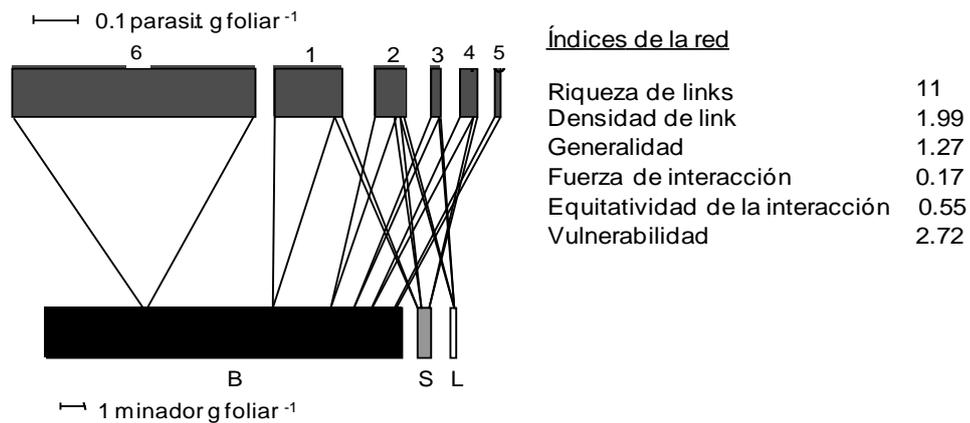


Fig. 2.6. Patrones verticales de herbivoría y parasitismo: (a) abundancia de minador, (b) área foliar dañada por minadores de hojas, y (c) tasa de parasitismo total para los tres estratos del dosel en dos sitios de bosques de *Nothofagus pumilio* (PC: Paso Córdoba y CH: Valle del Challhuaco) en el norte de la Patagonia, Argentina. Los estratos verticales del dosel (inferior, medio y superior) correspondientes a plantas pequeñas, renovales y árboles adultos, respectivamente. Las barras muestran las medias \pm SE ($n = 10$).

2.3.4. Estratificación vertical de las redes de interacción minador-parasitoide

En ambos sitios de estudio, las redes de interacción de toda la comunidad estuvieron compuestas por tres morfotipos de minadores de hojas y seis parasitoides. El minador y parasitoide dominante dependió del sitio (Fig. 2.7). El minador tipo “bolsa” (sawfly) produjo 93% del total de minas muestreadas en el bosque PC, mientras que el minador tipo “lineal” representó 70% de las hojas minadas en el bosque de CH. El minador de hoja dominante en cada bosque fue atacado por la mayoría de las especies de parasitoides (PC, minador bolsa: 6 spp; CH, minador lineal: 5 spp); los minadores menos abundantes (serpentina) fueron atacados por los mismos parasitoides en ambos bosques (3 especies). Los parasitoides más comunes fueron un especialista, *Pteromalidae*, que atacó al minador tipo bolsa, y cinco especies polífagas: *Eulophidae*, de los cuales el más común fue *Neochrysocharis* (sp 1) que parasitó a los tres morfotipos de minadores. Las redes que representan toda la comunidad tuvieron una riqueza de links moderada (9-11), en relación con el número total de posibles enlaces (18). El grado de generalidad (1.3 a 1.6) indicó que la mayoría de los parasitoides atacaron uno o dos minadores de hojas para un sitio dado. Además, la uniformidad de la interacción de toda la comunidad fue mayor en el bosque CH (Fig. 2.7).

(a) Paso Córdoba



(b) Valle del Chall huaco

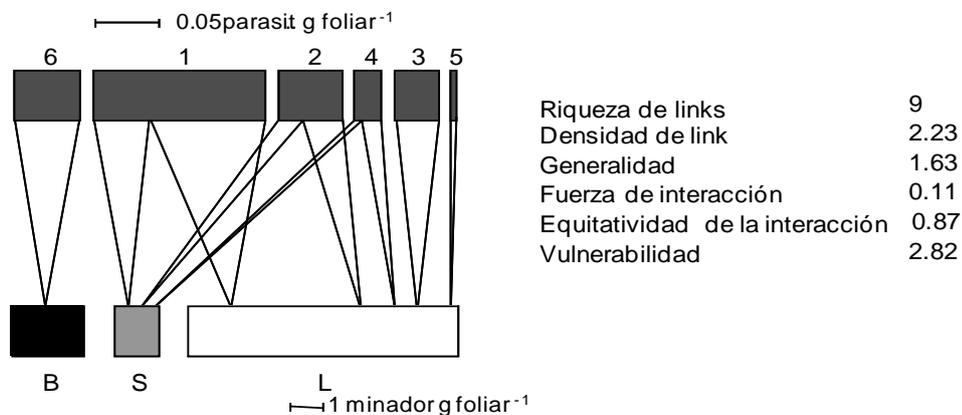


Fig. 2.7. Redes de interacción minador-parasitoide e índices calculados para cada red para dos sitios: a- Paso Córdoba, b- Valle del Challhuaco. Las barras muestran la abundancia de especies (nº de insectos por g de hojas fresca) dentro de cada nivel trófico (sumatoria de todos los estratos del bosque). Las barras inferiores representan la abundancia de los morfotipos de miandores: bolsa (B), serpentina (S) y lineal (L). Las barras de arriba representan la abundancia de especies de parasitoides (Hymenoptera, Chalcidoidea): Eulophidae, Neochrysocharis spp (1, 2, 4, 5); Eulophidae, Elachertus sp (3); Pteromalidae, no identificado (6).

La riqueza de links decreció desde los estratos inferiores hacia los estratos superiores del bosque, especialmente en el bosque de CH, donde hubo una marcada disminución en la riqueza de parasitoides (Cuadro 2.1, Fig. 2.8). El especialista *Pteromalidae* que se alimenta del minador bolsa fue relativamente común en el sotobosque de CH, aunque se encontró ausente hacia el estrato superior del bosque. Además, dos parasitoides *Eulophidae* del minador lineal dominante en el sotobosque de CH no fueron encontrados en los árboles adultos (Fig. 2.8: panel derecho). El análisis de las curvas de rarefacción indicó un descenso en el número de interacciones desde el estrato inferior hacia el estrato medio y superior (Fig. 2.9). El número de links (por g. foliar) encontrados en el estrato superior del bosque fue de 17% (CH) y 47% (PC) del registrado en el sotobosque. En general, se encontraron pocas nuevas interacciones a

medida que se incrementó el número de interacciones dentro de cada estrato del bosque (Fig. 2.9). Las curvas de rarefacción se acercaron a la riqueza de interacción prevista dentro de los límites de confianza Chao-1, lo que sugiere que el esfuerzo de muestreo fue adecuado para ambos sitios de estudio. Los amplios límites de confianza para la riqueza de interacción en los estratos medio y superior en PC (Fig. 2.9), reflejan una mayor presencia de interacciones raras (débiles) en esos estratos (ver Fig. 2.8).

La topología de la redes de interacción minador -parasitoide también cambió sustancialmente a través de los estratos del bosque, a pesar que los minadores y taxones de parasitoides dominantes no variaron entre estratos dentro de cada sitio (Fig.2.8). Las redes en los estratos superiores representaron una versión empobrecidas de las redes de los estratos inferiores. A través de los estratos del bosque no hubo ningún cambio entre los tres morfotipos de minadores dentro de los sitios, y tampoco hubo taxones de parasitoides que fueran exclusivos del estrato superior del bosque. Sólo el parasitoide menos común (*Neochrysocharis sp. 5*) no se registró en el sotobosque de PC (Fig. 2.8). Los índices cuantitativos reflejaron la variación vertical en la topología de la red. La magnitud de la fuerza de interacción, la densidad de links, y la vulnerabilidad disminuyó hacia el estrato superior en ambos bosques, aunque los dos últimos indicadores alcanzaron su pico máximo en el estrato medio del bosque (Cuadro 2.1). Además, la generalidad y la equitatividad de las interacciones disminuyeron hacia el estrato superior en el bosque de PC, pero mostró una tendencia opuesta en el bosque CH, donde solo dos especies de parasitoides se encontraron en el estrato superior (Cuadro 1, Fig. 2.8). Aun así, las diferencias verticales en la generalidad de las interacciones fueron bastante pequeñas en ambos sitios.

Cuadro 2.1. Índices de las redes de interacción minador- parasitoide para los tres estratos del dosel en dos bosques de *Nothofagus pumilio* (Paso Córdoba y Valle del Challhuaco) en el norte de la Patagonia, Argentina. Los estratos del dosel corresponden a las diferentes clases de altura de los árboles: las plántulas (estrato inferior: 0.5-2 m), árboles jóvenes (medio: 3- 5 m) y adultos (superior: 8- 20 m). Los índices se calcularon a partir de muestras del follaje (n = 10 árboles) agrupados dentro de los estratos del dosel.

Índices de la red	Paso Córdoba			Valle del Challhuaco		
	Inferior	Medio	Superior†	Inferior	Medio	Superior
Riqueza de minador*	2	3	3	3	2	2
Riqueza de parasitoide	5	6	5	6	4	2
Riqueza de links	8	8	6	8	6	3
Densidad de links	1.92	2.20	1.27	1.92	2.39	1.65
Generalidad	1.29	1.13	1.08	1.41	1.69	1.80
Fuerza de interacción	0.24	0.14	0.13	0.19	0.065	0.045
Equitatividad	0.62	0.65	0.41	0.87	0.95	0.92
Vulnerabilidad	2.54	3.28	1.47	2.43	3.09	1.50

* El número de morfotipos de minas (bolsa, lineal, serpentina) que estaban vinculados al menos a un parasitoide en la red. El número real de morfotipos que se encuentran en cada estrato dosel fue siempre tres para ambos bosques.

† Los estratos del bosque fueron muestreados a 0,5-1 m, 2-3 m, y de 5-6 m de altura arriba del suelo, respectivamente.

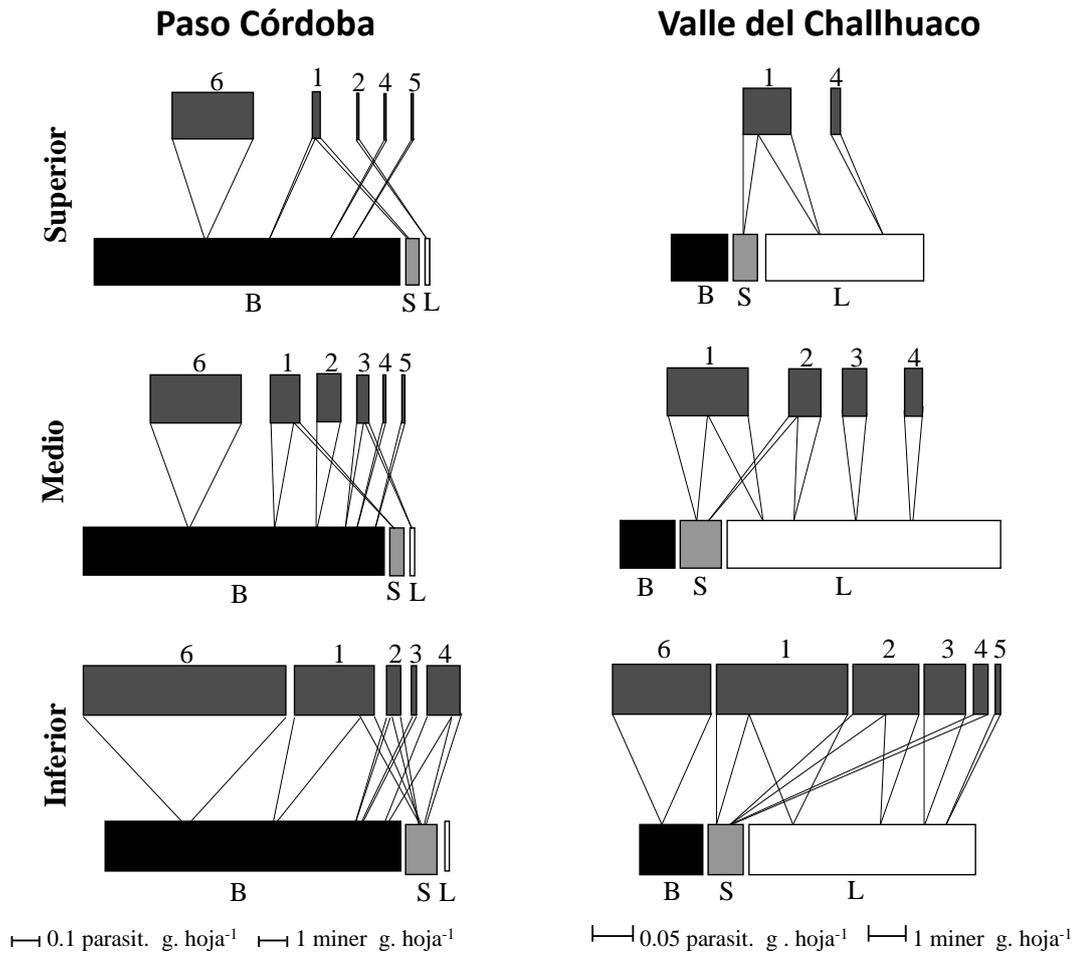


Fig. 2.8. Redes de interacción minador- parasitoide para tres estratos del dosel (inferior, medio, superior) en dos sitios forestales de *Nothofagus pumilio* (Paso Córdoba y Valle del Challhuaco) en el norte de la Patagonia, Argentina. Los rectángulos representan la abundancia de las especies (n° insectos por g foliar) para cada nivel trófico; abajo, morfotipos de minadores: bolsa (B), serpentina (S) y lineal (L); arriba, especies de parasitoides (Hymenoptera, Chalcidoidea: 1-6). El ancho de cada enlace refleja la proporción de cada especie de parasitoide que se alimenta de sus hospederos.

*La escala de cada barra se muestra para cada sitio.

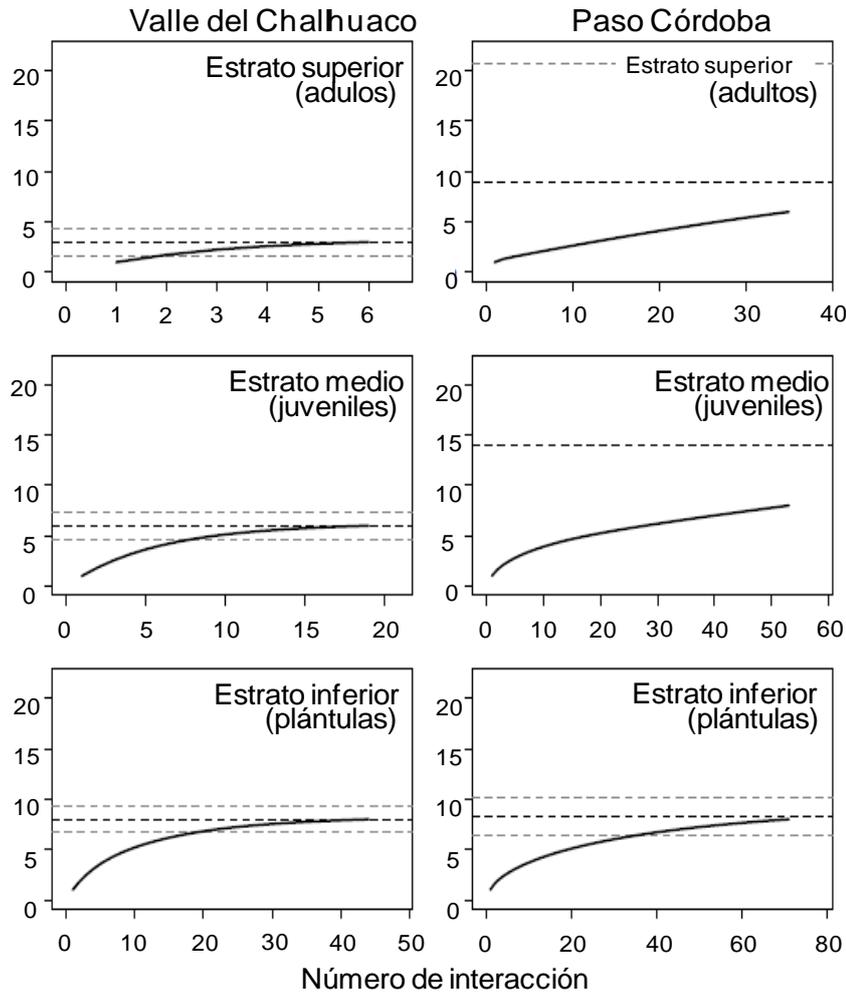


Fig. 2.9. Curvas de rarefacción mostrando el número de nuevas interacciones minador-parasitoide (riqueza de links) para los tres estratos del dosel (inferior, medio, superior) en dos sitios forestales de *Nothofagus pumilio* (Paso Córdoba y Valle del Chahuaco) en el norte de la Patagonia, Argentina. Las líneas discontinuas (negras) indican máximo número de enlaces previstos para cada estrato (± 1 SE, líneas grises). *Notar el cambio en la escala del eje x entre los paneles.

El análisis del modelo nulo, reveló que los índices calculados para las redes de interacción minador - parasitoide fueron generalmente más bajos que lo esperado por azar (Fig. 2.10). La mitad de las métricas de la red (15/30) cayeron por debajo de los límites de confianza esperado por el modelo nulo, y este patrón fue particularmente más fuerte en el estrato superior del dosel para ambos sitios (8/10 métricas, Fig. 2.10). Es decir, si los tres morfotipos de minadores hubieran sido atacados por estas especies de parasitoides con la misma intensidad, pero de manera azarosa, habríamos visto una mayor complejidad en la estructura de las redes de interacción, con altos niveles de riqueza de interacción, densidad de links, generalidad y vulnerabilidad. La excepción fue la equitatividad de las interacciones, que fue mayor de lo esperado por azar en el estrato medio y superior del bosque de CH (Fig. 2.10).

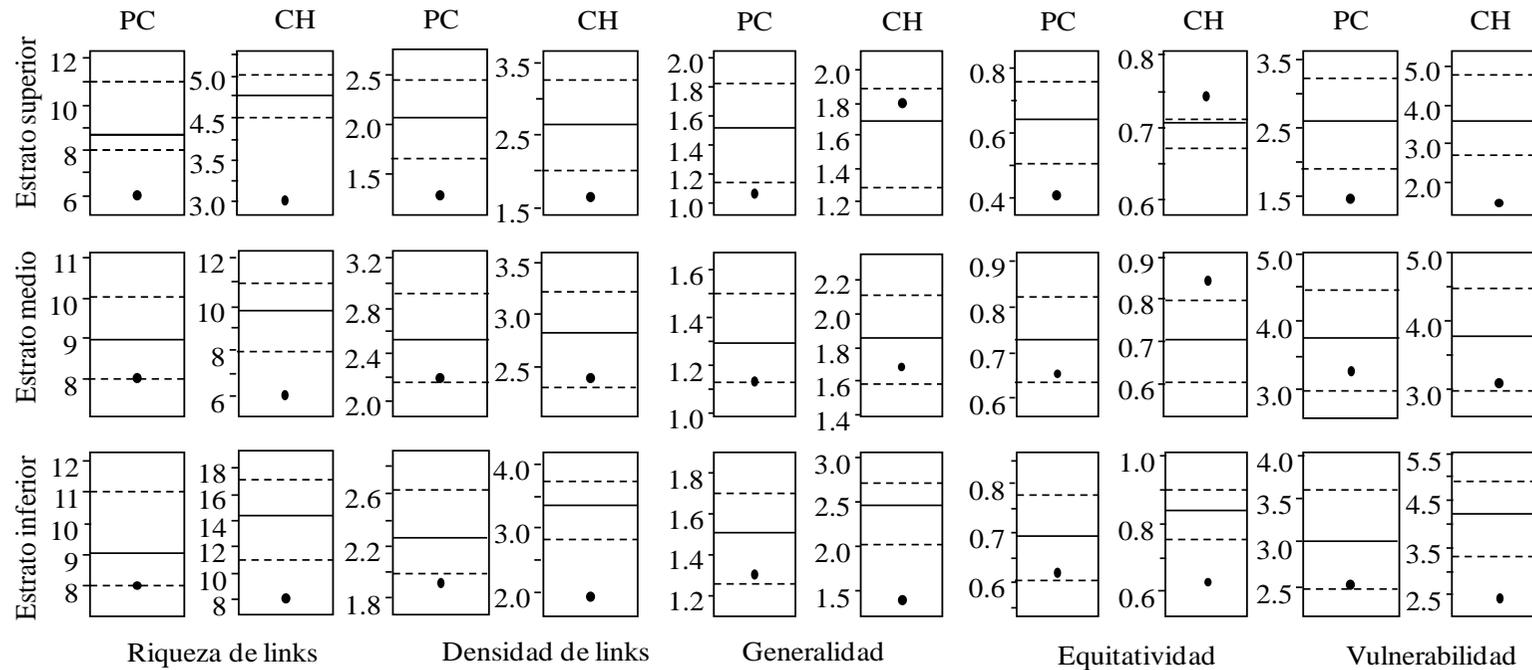


Fig. 2.10. Análisis de modelos nulos para cada índice calculado. Se muestran los valores obtenidos de los datos observados (puntos negros) y esperados (líneas continuas) a partir de un procedimiento de asignación al azar (con $\pm 95\%$ i.c., líneas punteadas). El análisis se realizó por separado para cada estrato del dosel (plantas pequeñas, juveniles, adultos) en dos sitios de bosques de *Nothofagus pumilio* (PC: Paso Córdoba, CH: Valle del Challhuaco), del norte de la Patagonia, Argentina. El punto negro que cae dentro de las líneas punteadas indica que la métrica observada no difirió de lo esperado por azar, basado en la abundancia relativa de minadores y especies de parasitoides en la red.

*Notar el cambio de escala del eje y entre los paneles.

2.4. Discusión

En este capítulo, examiné cómo la estructura vertical del bosque modificó las redes de interacción de antagonismo entre insectos minadores de hojas y sus parasitoides. Encontré que la complejidad de las redes de interacción minador- parasitoide disminuyó desde el estrato inferior hacia el estrato superior del bosque, a pesar que los estratos medio y superior del dosel proporcionaron más recursos foliares y hábitats para los insectos del dosel. Este patrón vertical fue impulsado, en gran parte, por un marcado descenso de la tasa de parasitismo con la altura del dosel. Por otra parte, los índices observados de las redes de interacción fueron en general más bajos que lo esperado por las redes de interacciones aleatorias estructuradas solamente por la abundancia relativa de las especies, particularmente en el estrato superior. Por lo tanto, podríamos pensar que rasgos funcionales entre minadores y sus parasitoides, así como la abundancia de especies, pareciera influir en el ensamble de la estructura de las redes de interacción en los bosques de la Patagonia (Jordano et al. 2003; Vázquez et al. 2009a).

Inicialmente esperaba que la abundancia de insectos minadores de hojas por unidad de g foliar y la tasa de parasitoides aumente desde el estrato inferior hacia el estrato superior del bosque, a través del efecto *bottom up* (ascendente) de la cobertura foliar, cantidad de hábitat y recursos disponibles para los insectos (Price, 2002). Sin embargo, encontré que la abundancia de minadores ni el daño foliar por insectos difirió a través de los estratos del dosel (Figs. 2.6 a, b). Este patrón refleja como la densidad absoluta de minadores (n°/m^2) sigue la variación en la cantidad de follaje proporcionado por *N. pumilio* a diferentes altura del dosel, con muy baja biomasa foliar en el estrato inferior del bosque (Figs. 2.4). Los resultados sugieren que los estratos medios y superior del dosel proporcionan una mejor calidad de follaje para los folívoros, basado en mayor contenido de N y bajo contenido de fenólicos (Figs. 2.5e, f), sin embargo, esta tendencia no se refleja en cambios verticales significativos en la abundancia de minadores (por g de hoja) o niveles de herbivoría. Aun así, cómo los insectos minadores de hojas responden a las condiciones del estrato superior más allá de la altura máxima de muestreo (5-6m) es desconocido. Por lo tanto, dentro del alcance vertical de este estudio, los minadores de hojas parecen explotar los recursos foliares en directa proporción a la disponibilidad en los diferentes estratos del dosel (cf. Brown et al. 1997).

La tasa de parasitismo disminuyó hacia el estrato superior del bosque (Fig. 2.6 c), mientras que la densidad absoluta de minadores (minadores n°/m^2) fue mayor que en el estrato inferior. Este patrón se mantuvo para ambos sitios de estudio, más allá de las diferencias existentes en los niveles de herbivoría por minadores (ver Figs. 2.6a, b) y en la estructura vertical del dosel (Fig. 2.4). Estos resultados sugieren una respuesta densidad-dependiente inversa de la tasa de parasitismo sobre la disponibilidad de la presa a través de los estratos del bosque. Algunos estudios ha demostrado que parasitoides himenópteros están limitados en explotar la densidad total de presas (Heads y Lawton, 1983; Godfray, 1994), y apuntan a que la cantidad del alimento y/o el hábitat disponible podrían actuar como posibles causas de las bajas tasas de parasitismo en los estratos medio y superior del bosque. En primer lugar, la disminución vertical de la tasa de parasitismo podría reflejar una respuesta funcional reducida de los parasitoides al incrementar la densidad de la presa, debido a limitaciones asociadas al número de óvulos maduros por parasitoide hembra disponibles para la oviposición (Heimpel et al. 1996, 1998). Además, la mayor complejidad

estructural de las copas de los árboles adultos puede proporcionar refugios a los herbívoros y por lo tanto contribuir a reducir la eficiencia de forrajeo y la tasa de ataque por parasitoides (Godfray, 1994; Yamazaki, 2010). En segundo lugar, los parasitoides pueden presentar una respuesta de agregación reducida en la escala de estudio (Heads y Lawton, 1983), quizás debido a la dispersión limitada de los sitios de hibernación en el suelo del bosque. De hecho, la baja capacidad de dispersión a menudo conduce a la agregación espacial de parasitoides con independencia de la densidad de presas (Godfray, 1994; Briggs y Lattin, 2000). Por último, los cambios verticales en el microclima del dosel podrían afectar a la intensidad de las interacciones minador-parasitoide (Basset et al. 2003; Ulyshen, 2011). Por ejemplo, el aumento de la velocidad del viento en el dosel superior puede reducir el tiempo de búsqueda de los parasitoides y las tasas de oviposición (Weisser et al. 1997).

El descenso de la tasa de parasitismo influyó en el patrón vertical en la estructura de la red de interacción. A medida que la frecuencia de las interacciones disminuyó con la altura del dosel, también lo hizo el parasitismo y / o la riqueza de interacción (Cuadro 2.1, Figs. 2.8 y 2.9). Esto dio lugar a redes tróficas menos complejas hacia los estratos superiores, de esta manera las redes de interacción minador-parasitoide en el estrato superior del bosque representaron una versión empobrecida de las redes de interacción del estrato inferior. Dentro de cada hábitat, la heterogeneidad en la estructura de las redes de interacción fue probablemente impulsada por la dinámica de las especies de parasitoides, ya que tanto los árboles hospedantes como los morfotipos de minadores fueron los mismos para los tres estratos verticales del bosque. Del mismo modo, Paniagua et al. (2009) reportaron una disminución vertical en la riqueza de especies y en la complejidad de las redes de interacción de insectos agalladores y sus parasitoides en un bosque tropical. Sin embargo, encontraron un sustancial intercambio en la composición de especies de insectos entre el sotobosque y el estrato superior del dosel, reflejando que la riqueza de especies de plantas tropicales estructuran las comunidades de insectos (Coley y Barone, 1996; Lewinsohn y Roslin, 2008). Basset et al. (2003) postularon que la estratificación de las comunidades de artrópodos puede depender de la discontinuidad vertical del hábitat del dosel, que sería mayor en bosques mixtos o tropicales que en los bosques templados o monoespecíficos. La similitud entre mis resultados y los de Paniagua et al. (2009) contradice esta hipótesis, señalando al mismo tiempo la necesidad de realizar más estudios comparativos sobre la estratificación vertical de las redes hospedero-parasitoide entre diferentes tipos de bosque.

Los índices cuantitativos de las redes fueron generalmente consistentes en mostrar que la pérdida de parasitismo llevó a la simplificación de las redes tróficas hacia el estrato superior de los bosques (Cuadro 2.1, Fig. 2.8). La densidad de links y la fuerza de interacción fueron bajas en las redes del estrato superior. La diversidad y la frecuencia de las interacciones tróficas alcanzaron su punto máximo en el dosel medio, pero disminuyeron abruptamente en el estrato superior. La disminución vertical en la densidad de links podría atribuirse a la pérdida de ciertos enlaces entre las especies (riqueza de links), así como a la reducción de la fuerza de interacción por link, dos índices que están estrechamente relacionados en redes bipartitas (Dormann et al. 2009; ver Fig. 2.9). Como consecuencia, el número de especies de parasitoides que se alimenta de cada morfotipo de minador de hoja (vulnerabilidad cuantitativa) también fue más bajo en el estrato superior. Estos resultados implican que la intensidad global del control de parasitoides sobre

minadores de hojas puede verse comprometida en el dosel superior del bosque (Ribeiro y Basset, 2007; Paniagua et al. 2009). Por otra parte, la mayor complejidad de la red de interacción encontrada en el estrato intermedio (Cuadro 2.1, Fig. 2.8) podría reflejar un compromiso entre la dispersión de parasitoides desde el suelo del bosque (Paniagua et al. 2009) y las condiciones abióticas más severas en el estrato superior (Ozanne et al. 2003; Basset et al. 2003). Sin embargo, hay que reconocer, que este muestreo no incluía la sección superior de la copa de los árboles adultos. A partir de de estos resultados, es de esperar una reducción en la complejidad de las redes de interacción hospedero-parasitoide hacia la copa más alta de los árboles (véase también Brown et al. 1997; Basset et al. 2003; Paniagua et al. 2009).

Las tendencias verticales en los atributos de la red fueron ampliamente consistentes entre bosques, a pesar de los cambios en la dominancia del morfotipo de minadores y especies de parasitoides (Cuadro 2.1, Fig. 2.8). Las diferencias específicas de sitios en la dominancia de minadores de hojas podrían ayudar a explicar algunos patrones en la estructura de la redes de interacción, tales como la baja homogeneidad de las interacciones (evenness) en el bosque de PC, que refleja la prevalencia del parasitoide especialista (*Pteromalidae*) que ataca únicamente al minador bolsa (ver Fig. 2.8). Un cambio en la dominancia de minadores también podrían conducir a cambios verticales en el conjunto de parasitoides. Mientras que el minador tipo bolsa fue atacado por la mayoría de las especies de parasitoides en todo el dosel del bosque de PC, el minador lineal perdió varios parasitoides en el dosel superior del bosque de CH (Fig. 2.8). Las diferencias específicas en la estructura del dosel entre los sitios también parece afectar los patrones de las redes verticales (Basset et al. 2003). La pérdida ascendente en la complejidad de la red fue menos abrupta en el bosque de PC, que tenía un dosel más continuo con un estrato medio denso por árboles jóvenes, en comparación con el bosque CH dominado por árboles adultos (Fig. 2.4). Por lo tanto, la pérdida de la densidad de links con la altura del dosel fue impulsado por una disminución en el número de interacciones por links en PC, pero refleja la pérdida de interacciones tróficas en CH (véase la Cuadro 2.1, Fig. 2.8). Mis resultados apoyan la idea que la estructura vertical del dosel, no sólo puede afectar a la distribución de especies de insectos (Basset et al. 2003; Ulyshen, 2011), sino también las propiedades de las redes tróficas en un mismo ambiente de bosque.

Encontré que las métricas de las redes observadas derivadas de los modelos nulos estuvieron cerca de, o fuera de los límites del intervalo de confianza en ambos bosques (Fig. 2.10). Este resultado indica que la estructura de la red de interacción no puede ser explicada simplemente por encuentros aleatorios entre insectos y sus parasitoides, generados por la abundancia relativa de especies (Vázquez et al. 2005). Por lo tanto, las redes de interacción estudiadas aquí podrían estar determinadas por un desajuste de rasgos funcionales entre minadores de hojas y parasitoides, así como por la abundancia de especies (Jordano et al. 2003; Vázquez et al. 2009a). Este patrón fue particularmente claro en el estrato superior de ambos bosques, donde las tasas de parasitismo fueron bajas (Figs. 2.6c, 2.10), lo que sugiere que las interacciones neutrales (sensu Vázquez et al. 2009a) habrían jugado un papel más importante en la estructuración de la red de interacción minador-parasitoide en los estratos inferior y medio del dosel.

Hay varias razones que podrían explicar porque la complejidad de las redes puede ser menor que lo esperado según el supuesto que las interacciones minador-parasitoide

ocurren al azar. En primer lugar, es posible que los "links perdidos" en la estructura de la red fueron generados por efectos del muestreo que conducen a una escasa representación de las interacciones débiles (o raras) (Vázquez et al. 2009a, b; Olesen et al. 2010). Sin embargo, el tamaño de muestras foliares y el número de minas disecadas no difieren sustancialmente entre los estratos del bosque (ver Métodos), lo que debería reducir las posibilidades de que la menor complejidad de la red en el estrato superior fue causada por limitaciones de muestreo (Blütghen, 2010). En segundo lugar, pueden surgir "links prohibidos" entre las especies de parasitoides y morfotipos de minadores (Jordano et al. 2003; Vázquez et al. 2009a.), debido a desajustes morfológicos (ej. tamaño corporal) o de comportamiento que evitan que los parasitoides puedan atacar a sus potenciales presas de minadores (Godfray, 1994; Petchey et al. 2008; Lepänen et al. 2013). Este podría ser el caso del *Pteromalidae* sp 6, que forma grandes pupas, y sólo parasitó al minador tipo bolsa a pesar de ser relativamente común en ambos bosques (ver Fig. 2.8). En tercer lugar, la complejidad de las redes de interacción puede verse afectada por las tasas de colonización (Pillai et al. 2011; Fahimipour y Hein, 2014), como fue sugerido en redes de interacción minador de hoja- parasitoide en hábitats fragmentados (Murakami et al. 2008). Entonces es posible que la limitada dispersión de los parasitoides desde la hojarasca del suelo del bosque no sólo restrinja los niveles totales de parasitismo (Fig. 2.6c), sino también la fuerza y riqueza de links tróficos en el estrato superior del bosque (Figs 2.9, 2.10). Esto sugiere que la habilidad de dispersión diferencial de los parasitoides y la capacidad de adaptación a las condiciones del estrato superior pueden reforzar el rol de la identidad de las especies en la configuración de la topología de redes tróficas (Paniagua et al. 2009; Fahimipour y Hein, 2014). En cuarto lugar, el hecho que los índices de las redes tróficas generalmente estuvieron por debajo de lo que predice el modelo nulo, destaca las limitaciones biogeográficas y/o filogenéticas en los rasgos funcionales de las especies disponibles, a partir de las cuales se ensamblan las redes de interacción (Vázquez et al. 2009a; Pillai et al. 2011; Lepänen et al. 2013).

Este capítulo proporciona el primer estudio que evalúa la estructura de las redes cuantitativas de interacción minador-parasitoide en bosques templado de Sudamérica. En comparación con otras redes publicadas para otros bosques (Morris et al. 2014), estas redes se caracterizan por su pequeño tamaño y su relativa simplicidad (Fig. 2.7). Esto podría no ser sorprendente, dado la naturaleza monoespecífica de los bosques de *N. pumilio* del Norte de la Patagonia que proporcionarían menos oportunidades de nicho para los insectos herbívoros (Lewinsohn y Roslin, 2008; Kaartinen y Roslin 2011), y para la diversificación de los parasitoides asociados (Lepänen et al. 2013). Además, los regímenes de temperatura sub-óptimas (Deutsch et al. 2008), junto con el aislamiento biogeográfico de los bosques de la Patagonia (Aizen y Ezcurra, 2008), pueden también contribuir a limitar la diversidad de insectos del dosel y la complejidad red trófica en el sistema de estudio.

En conclusión, encontré una fuerte estructuración vertical de las redes de interacción minador- parasitoide que fueron albergados por *N. pumilio* en los bosques del Norte de la Patagonia andina. Las tasas de parasitismo disminuyeron con la altura del dosel, lo que llevó a una marcada pérdida de diversidad de interacción y complejidad de la red en el estrato superior del bosque. Estos resultados sugieren que la respuesta funcional de los parasitoides a la disponibilidad de presas y la limitada dispersión puede contribuir a la estratificación de las redes de interacción minador- parasitoide. Sin embargo, los atributos de las redes no pueden ser explicadas únicamente por la abundancia relativa de las especies

y de encuentros al azar, sino que también parece estar influenciado por desajustes de rasgos fenotípicos entre minadores de hojas y sus parasitoides (Vázquez et al. 2009a; Blütghen, 2010). Este estudio sugiere que la diversidad funcional de la interacción hospedero-parasitoide depende de los estratos más bajos del dosel, mientras que el estrato superior del bosque alberga la mayor parte de los insectos minadores de hojas. Por lo tanto, las acciones antrópicas que alteren el estrato inferior del bosque pueden tener consecuencias en las comunidades de insectos del dosel y el control trófico en las tasas de herbivoría por insectos.

CAPÍTULO III

Impacto de la erupción del volcán Puyehue-Cordón del Caulle sobre las interacciones herbívoro-parasitoide en bosques del norte de la Patagonia (2).

2. Los datos de este Capítulo forman parte del trabajo: Chaneton, E. J., Mazía, N., Garibaldi, L. A., Chaij, J., y Kitzberger, T. (2014). Impact of volcanic ash deposition on foliar productivity and insect herbivory in northern Patagonia deciduous forests. *Ecología austral*, 24(1), 51-63.

3.1 Introducción

Las perturbaciones naturales a gran escala, tales como incendios, inundaciones, huracanes, tornados y erupciones volcánicas tienen efectos devastadores y de larga duración sobre los ecosistemas terrestres, ya que a pesar de su corta duración su legado puede permanecer por décadas o aún siglos (Foster et al. 1998). En general, la heterogeneidad espacial que generan estos eventos facilita la recuperación de diferentes organismos (Franklin et al. 1995; Turner et al. 1997; Dale et al. 2005). Esta perspectiva hace hincapié en la respuesta de corto plazo (o resiliencia) de los ecosistemas después de grandes perturbaciones. Las consecuencias ecológicas de estos eventos se manifiestan de maneras diferentes según el nivel de organización considerado. Por ejemplo a escala de población se pueden visualizar cambios demográficos (Suarez y Kitzberger 2008), a escala de comunidad se pueden visualizar cambios en la diversidad, abundancia y composición de especies y en la estructura de las redes tróficas (Tylianakis et al. 2007; Jiguet et al. 2011) y a escala de ecosistema estos eventos pueden alterar la productividad primaria, la tasa de descomposición y el ciclado de nutrientes (Jentsch et al. 2011).

Las erupciones volcánicas liberan gases calientes, flujos piroclásticos, rocas, grava, piedra pómez, arena de diferentes tamaños y ceniza de grano fino. Esta variedad de materiales liberados después de la erupción de un volcán generan un mosaico heterogéneo en el paisaje circundante (Dale et al. 2005). En general la magnitud de sus efectos disminuye con la distancia al volcán (Foster et al. 1998; Turner et al. 1997). Por ejemplo, después de la erupción del volcán Mount St. Helens el flujo piroclástico y la lava que se derramó en los ecosistemas más cercanos produjeron una gran devastación que desencadenó la sucesión primaria y un proceso de lenta recuperación que aún hoy continúa (Franklin et al. 1995; Zobely Antos 1997; Fagan y Bishop 2000; Dale et al. 2005; Yang et al. 2011). En cambio, los ecosistemas más alejados del volcán mostraron menores daños y en consecuencia una recuperación más rápida (Turner et al. 1997). Aunque en general el impacto de las erupciones volcánicas sobre los sistemas más alejados del volcán han sido relativamente poco explorada (Seymour et al. 1983; Antos y Zobel 2005). Recientes estudios demuestran que la deposición de cenizas afectó en el corto plazo la productividad primaria, el consumo por herbívoros y la producción de hojarasca (Chaneton et al. 2014). Estos cambios a su vez pueden modificar la estructura de las redes tróficas (Tylianakis et al. 2008).

El impacto de la actividad volcánica en sistemas boscosos ha sido intensamente estudiada en los bosques del NO de USA, después de la erupción del volcán St Helen (Franklin et al. 1995; Zobel y Antos 1997; Fagan y Bishop 2000; Dale et al. 2005; Yang et al. 2011). Diversos estudios han mostrado que la caída de cenizas sobre el dosel del bosque afectó el crecimiento individual de los árboles y la productividad del ecosistema (Yamaguchi 1983; Hinckley et al. 1984; Segura et al. 1995; Biondi et al. 2003; Lawrence 2005). El impacto sobre las comunidades de insectos dependió de las características de cada especie (Schowalter 2000; Marske et al. 2007), su posición trófica (Parmenter et al. 2005) así como del momento de la caída respecto a la fenología del insecto (Parmenter et al. 2005; Bishop et al. 2005). Por otro lado, la caída de cenizas puede liberar a los árboles del consumo por insectos defoliadores (Marske et al. 2007), aumentando potencialmente el área foliar fotosintética y la productividad del dosel (Schowalter 2000). Recientes estudios desarrollados en los bosques de *Nothofagus* del Norte de Patagonia, Argentina mostraron

que, en el corto plazo, la deposición de cenizas volcánicas después de la erupción del volcán Puyehue-cordón Caulle en junio de 2011 afectó negativamente la productividad foliar y la herbivoría por insectos del dosel del bosque (Chaneton et al. 2014). Es posible que los insectos que empupan en el suelo puedan quedar enterradas debajo de la capa de ceniza depositada (Parmenter et al. 2005; Bishop et al. 2005) y/o ser afectados por el impacto físico de las partículas volcánicas sobre el exoesqueleto de los insectos (Edwards y Schwartz 1981; Buteler et al. 2011). Sin embargo, la presencia de refugios representados por áreas libres de cenizas podrían sostener o aún aumentar el consumo foliar, sobre todo si son liberados temporalmente de sus enemigos naturales (Hunter y Price 1992; Bishop et al. 2005). Sin embargo, pocos estudios han abordado el impacto de las perturbaciones volcánicas sobre las interacciones herbívoro- parasitoide en ecosistemas de bosque (Marske et al. 2007).

La recuperación de un sistema ecológico después de la ocurrencia de un evento extremo dependerá de la “rareza” del evento en relación al conjunto de condiciones que el sistema ha experimentado previamente (Smith 2011). Este aspecto implica que existiría una “memoria ecológica” que determina que las respuestas poblacionales actuales no son ajenas a las respuestas históricas frente a eventos ocurridos en el pasado (Kitzberger 2012). Actualmente el enfoque metodológico para estudiar las respuestas ecológicas de los ecosistemas a los eventos extremos es muy discutido. En primer lugar existe un sesgo en relación al sistema de estudio, mientras que en bosques las aproximaciones metodológicas son principalmente de carácter observacional, los experimentos manipulativos son más frecuentes en sistemas herbáceos (Kitzberger 2012). Una de las principales críticas a los experimentos manipulativos en comunidades herbáceas artificialmente ensambladas, es que dada su naturaleza presentan baja complejidad y extensión espacial. Además estos sistemas artificiales no pueden incorporar el efecto del legado histórico del sistema en la respuesta ecológica, ya que la historia de un sistema es mas difícil de manipular (Kitzberger 2012). Por estas razones, las aproximaciones múltiples (observacionales, experimentos manipulativos a campo y en condiciones controladas) constituyen la mejor herramienta para el estudio de las respuestas ecológicas de los ecosistemas a eventos extremos.

La erupción del complejo volcánico Puyehue Cordón-Caulle (en adelante VPCC) ocurrido en junio del 2011 depositó 950 millones de toneladas de cenizas en la Patagonia Argentina, creando una capa de cenizas de espesor variable. Las cenizas eran ricas en dióxido de silicio (SiO_2) y óxido de aluminio (Al_2O_3), dos compuestos con alto potencial insecticida (Bermúdez y Delpino 2011; Buteler et al. 2011). Estas partículas de vidrio volcánico tienen bordes afilados, irregulares y altos potencial abrasivo (Bermúdez y Delpino 2011), que pueden ser letales para los insectos (Edwards y Schwartz 1981). Si bien los estudios experimentales confirmaron que las cenizas del VPCC afectaron negativamente la supervivencia y el comportamiento de varios taxones de insectos (Buteler et al. 2014; Morales et al. 2014; Chaneton et al. 2014), el efecto de la deposición de ceniza sobre las interacciones herbívoro-parasitoide no ha sido investigado en paisajes naturales. En este estudio, examiné el impacto de la caída de ceniza volcánica sobre la interacción herbívoro-parasitoide después de la erupción del VPCC en bosques de *Nothofagus pumilio* del norte de la Patagonia, Argentina. El vulcanismo ha sido parte integral de la historia geológica de los paisajes subantárticos andinos durante el Holoceno. La región ha sido afectada en varias ocasiones por grandes erupciones volcánicas que dieron forma a la dinámica de los bosques de *Nothofagus* (Veblen, 1985). El sistema VPCC estalló cuatro veces en el último siglo, sin

embargo, el evento de junio del 2011 fue el de mayor registro (Bermúdez y Delpino 2011). Varios cientos de millones de toneladas de tefra volcánica se dispersaron sobre ~ 250.000 km² a lo largo de un gradiente de oeste a este (Gaitán et al. 2011). A través de este gradiente, existió una notable disminución en el tamaño de las partículas de cenizas depositadas así como en el espesor de la capa de cenizas. Por lo tanto la intensidad de la perturbación cambió a través del gradiente

El *objetivo* de este capítulo es evaluar el impacto de la caída de cenizas volcánicas y la recuperación del daño foliar por insectos minadores de hojas y sus parasitoides a través de los estratos verticales del bosque (plantas pequeñas, renovales y árboles adultos). El estudio se desarrolló en dos bosques de *Nothofagus pumilio* que fueron diferencialmente afectados por la caída de cenizas volcánicas.

Mis hipótesis de trabajo sostienen:

- 1- La acumulación de cenizas volcánicas en el suelo del bosque afecta la herbivoría por insectos y la tasa de parasitismo sobre los minadores de hojas. *Por lo tanto se espera una disminución del daño foliar y de la tasa de parasitismo respecto a los niveles pre-erupción, esta diferencia (pre-post erupción) será mayor en el bosque que recibió mayor cantidad de cenizas.*
- 2- La deposición de cenizas volcánicas tendrá un impacto diferencial sobre las interacciones tróficas (minador- parasitoide) según el estrato vertical del bosque considerado. *Por lo tanto, la abundancia de insectos será más afectada en el estrato inferior del bosque debido a que los árboles podrían quedar parcialmente enterrados bajo las cenizas volcánicas haciendo que la disponibilidad de follaje para los insectos disminuya.*
- 3- El impacto de la caída de cenizas sobre los insectos minadores y sus parasitoides varía según la cantidad de cenizas depositadas después de la erupción. Se predice que los bosques que recibieron mayor cantidad de cenizas serán más afectados y su recuperación será más lenta que la de aquellos bosques que recibieron menor cantidad de cenizas volcánicas.

Para poner a prueba estas hipótesis utilicé datos de folivoría y de parasitismo tomados un año antes (Cap. II) y tres años después de la erupción del VPCC. La base de datos correspondiente a la estación de crecimiento de enero del 2011 (pre-volcán) me sirvió como línea base de referencia que indica los niveles basales de herbivoría y parasitismo en los bosques estudiados (Smith 2011). Durante tres años posteriores a la erupción del volcán (año 2012, 2013 y 2014) evalué la folivoría por insectos minadores de hojas y la tasa de parasitismo. Este conjunto de datos me permitió evaluar el impacto inmediato de la erupción del volcán así como la recuperación funcional de las interacciones tróficas herbívoro- parasitoide en estos bosques.

3.2. Materiales y Métodos

3.2.1. Sitio de estudio:

Seleccioné dos bosques monoespecíficos de *N. pumilio* que debido a su posición geográfica fueron diferencialmente afectados por la caída de cenizas volcánicas. Los sitios

de estudio se encuentran en Paso Córdoba y Valle del Challhuaco (en adelante, PC y CH, respectivamente, Fig. 3.1). Los vientos dominantes generaron una dispersión de las cenizas volcánicas superpuesta con el gradiente regional de precipitación oeste-este. Los bosques húmedos situados al norte del lago Nahuel Huapi recibieron cientos de toneladas de partículas gruesas, mientras que los sitios localizados hacia el este recibieron diferentes cantidades de ceniza de grano fino (Bermúdez y Delpino 2011). El espesor de la capa de cenizas que recibieron los bosques seleccionados fue de >10 cm y <1 cm en PC y CH, respectivamente, mientras que el bosque de PC recibió cenizas de partículas más finas que el bosque de CH (observación personal). Las cenizas cayeron una vez finalizada la temporada de crecimiento 2010-2011, por lo cual la hojarasca producida en condiciones “normales” de herbivoría y los insectos que pasan el invierno como pupa en el suelo del bosque quedaron enterrados bajo las cenizas. Las ramas de hojas de los árboles fueron recubiertas por una fina capa de ceniza en el sitio de PC. Por otro lado, la redistribución de partículas de cenizas por las tormentas de viento es un proceso muy activo en el área más seca de PC. Por el contrario, en el bosque de CH, el sotobosque dominado por el lirio nativo *Alstroemeria aurea* permanecía inalterado, y las ramas de hojas del árbol eran en gran parte libres de las cenizas volcánicas (Fig. 3.2).

Las características del área y sitios de estudio seleccionados, así como el diseño del muestreo de hojas, la estimación del daño foliar por minadores, frecuencia de daño y la tasa de parasitismo de insectos minadores de hojas fueron descriptos en el capítulo II.

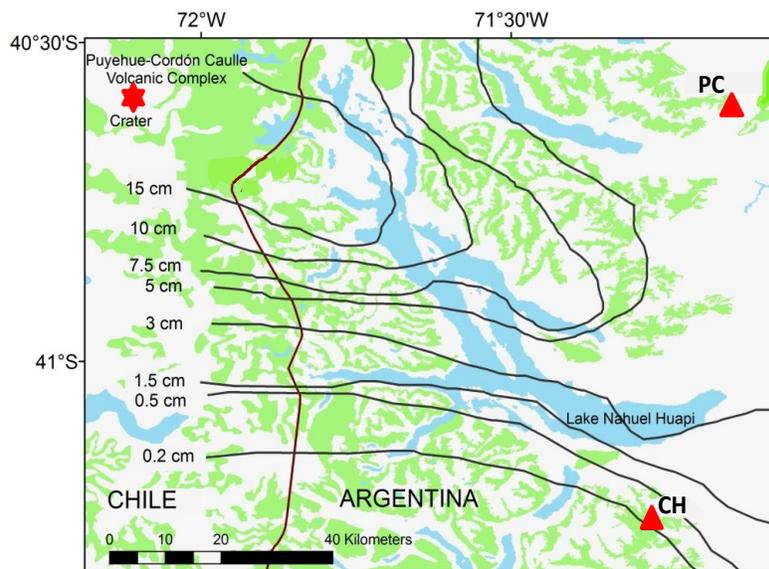


Fig. 3.1. Ubicación geográfica de los sitios de estudio en el NO de la Patagonia, Argentina. Las isocintas indican niveles de grosor de los depósitos de cenizas obtenidos por interpolación regional (tomado de Gaitán et al. 2011). Nótese que el grosor de la capa de cenizas depositada en los sitios de estudio puede diferir de la esperada según el mapa, debido a efectos locales de la elevación y la configuración del paisaje. En verde claro se representa la distribución de los bosques de *N. pumilio*. PC: Paso Córdoba, CH: Valle del Challhuaco.

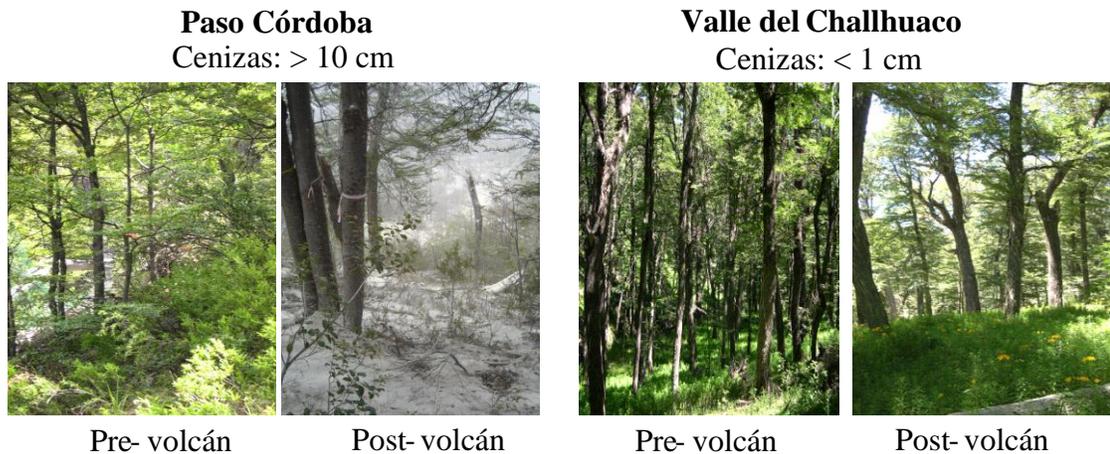


Fig. 3.2. Imagen de los sitios de estudio. Izquierda, Paso Córdoba (PC), derecha, Valle del Challhuaco (CH) antes (pre-volcán) y después (post-volcán) de la erupción del VPCC. El espesor de la capa de cenizas medido en enero de 2012 fue > 10 cm y < 1 cm en PC y CH, respectivamente.

3.2.2. Diseño del análisis empleado

Para examinar los efectos de la caída de cenizas volcánicas sobre las interacciones herbívoro-parasitoide en los bosques de *N. pumilio* emplee dos tipos de análisis:

Análisis espacial: Comparé dos bosques de *N. pumilio* que fueron diferencialmente afectados por el evento volcánico debido a su posición geográfica. El bosque de Challhuaco que recibió escasa cantidad de cenizas volcánicas se empleó como control. Un análisis similar fue empleado después de la erupción St. Helens (Dale et al. 2005). Los datos de herbivoría por insectos del dosel y la tasa de parasitismo sobre los minadores de hojas que fueron registrados en el año previo a la erupción del volcán fue tomado como la línea de base y me permitió evaluar la magnitud del efecto Análisis temporal: Evalué la dinámica de la herbivoría por insectos y parasitismo pre y post-erupción. La existencia de datos previos a la erupción proporciona una condición de “línea de base” contra la cual los registros posteriores a la erupción se comparan (Smith 2011; Kitzberger 2012). Este enfoque se centra en el análisis de la dinámica de la recuperación de las interacciones tróficas post volcán. Este análisis presenta algunas limitaciones que son inherentes a este tipo de estudios ya que debido a la naturaleza del evento no existen réplicas ni es posible analizar los factores covariantes, por lo tanto la causalidad no puede ser estrictamente invocada y la interpretación de los resultados debe ser tomada con precaución.

3.2.3. Análisis estadístico

Para evaluar el efecto de la deposición de cenizas volcánicas sobre los niveles de folivoría y tasa de parasitismo sobre insectos minadores de hojas, utilicé un ANOVA multifactorial implementado en el módulo de Modelos Lineales Generales (GLM) de STATISTICA (Statsoft Inc. 2007) con suma de cuadrados Tipo-III. Por otro lado, realicé

test de significancia para comparaciones planeadas entre las variables (Statsoft Inc. 2007). Los promedios y errores estándar se calcularon promediando los valores de todos los individuos para cada estrato, sitio y año. Para el análisis espacial y temporal de daño foliar por insectos minadores y la tasa de parasitismo, se utilizaron datos de un año previo a la erupción del VPCC (2011) y tres años posteriores (2012, 2013 y 2014) para cada estrato y sitio forestal. En cada año de muestreo, los valores de daño y tasa de parasitismo obtenidos fueron tomados del promedio de diez árboles por estrato y sitio ($n = 10$ árboles/estrato/sitio). En este caso, no se realizaron análisis de medidas repetidas ya que los árboles muestreados en los bosques fueron tomados al azar para cada censo anual. Para modelar varianzas heterogéneas, y cumplir con los supuestos del ANOVA los datos fueron transformados a raíz arco seno.

3.3. Resultados

3.3.1. Daño foliar por insectos minadores de hojas

Antes de la erupción del volcán (año 2011), el daño foliar por insectos minadores de hojas difirió entre sitios, la herbivoría por minadores de hojas fueron en promedio 25 % mayor en el bosque de PC que en el bosque CH ($F_1 = 24.67$, $P < 0.0001$), aunque no difirió entre los estratos verticales del bosque ($F_2 = 1.29$, $P < 0.28$; Figs. 3.3 a y b). En PC dominaron los minadores tipo bolsa (en su mayoría Hymenoptera: Tenthredinidae), mientras que en el bosque de CH dominaron los minadores de tipo lineal (Lepidoptera: Gellechiidae; Figs.3.3 c y d, respectivamente).

Luego de la caída de cenizas volcánicas, la frecuencia de daño por minadores cambió entre años y dependió del sitio (Cuadro 3.1; figs.3.3 a y b). En PC, los niveles de herbivoría por minadores inmediatamente después de la erupción (año 2012) cayeron 95%, ($F_1 = 243.3$, $P < 0.001$), mientras que en el último año (2014) la incidencia de minadores se recuperó alcanzando valores cercanos al 50 % ($F_1 = 132$, $P < 0.0001$; Fig. 3.3 a). En cambio, si bien en CH la frecuencia de daño por minadores osciló entre años, no mostró una relación evidente con la erupción ($P > 0.15$; Fig. 3.3 b). La variación en la frecuencia de daño por minadores entre estratos forestales varió según el año (Cuadro 3.1, Figs. 3.3 a y b). A pesar de la falta de interacción entre sitio, años y estratos (Cuadro 3.1), esa tendencia podría explicarse por las fluctuaciones anuales de daño ocurridas en los estratos inferiores e intermedio en el bosque de CH (Fig. 3.3 b), mientras que en el bosque de PC el nivel de herbivoría entre los diferentes estratos verticales no mostró variación (Cuadro 3.1, Fig. 3.3 a). La dinámica post-erupción involucró cambios en la abundancia relativa de los distintos insectos minadores (Fig. 3.3 c y d). En PC el minador tipo bolsa pasó de ser el gremio dominante a quedar por debajo de los niveles de herbivoría del minador lineal ($P < 0.001$, Fig. 3.3c). En cambio, en CH el minador lineal siguió siendo dominante aunque con fuertes variaciones entre años ($P < 0.0001$; Fig. 3.3 d).

El área foliar dañada por minadores fluctuó entre años y sitio (Cuadro 3.1, Fig. 3.4). En PC el daño se redujo luego de la caída de cenizas volcánicas ($P < 0.0001$, Fig. 3.4 a), mientras que en CH tendió a aumentar en relación a los niveles previos al evento ($P < 0.0001$, Fig. 3.4 b). Esta última respuesta fue impulsada por el aumento de la frecuencia de insectos minadores lineales (Lepidoptera: Gracillaridae, Fig. 3.3 d). Como resultado de ello,

las diferencias existentes en la herbivoría entre sitios de bosques se invirtieron después del evento volcánico (Cuadro 3.1, Fig. 3.4). Por otro lado, el área foliar dañada varió entre estratos forestales, sitio y años (Cuadro 3.1, Fig. 3.4). Curiosamente, en PC el estrato inferior y superior del bosque fueron los más afectados luego de la caída de cenizas volcánicas ($P < 0.0001$, $P < 0.002$; respectivamente), aunque tuvieron una rápida recuperación luego de tres años pasado el evento ($P > 0.05$, Fig. 3.4 a). Sin embargo, el área foliar dañada en el estrato intermedio del bosque no mostró cambios significativos ($P > 0.05$, Fig. 3.4 a). Si bien en CH el área foliar dañada fluctuó entre años no mostró cambios entre los diferentes estratos del bosque ($P > 0.05$, Fig. 4.3 b).

Cuadro 3.1. Análisis multifactorial para los efectos de cenizas volcánicas sobre frecuencia de daño (FDM), área foliar dañada (AFD) y tasa de parasitismo sobre minadores de hojas endos sitios de bosques de *Nothofagus pumilio* (Paso Córdoba y Valle del Challhuaco) y estratos vertical (superior, medio, inferior). Los efectos significativos se muestran en negrita $P < 0.05$.

	FDM			AFD			Parasitismo		
	<i>gl</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>Gl</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>gl</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Año (A)	3	84,27	<0,0001	3	32,5	<0,0001	3	12,17	<0,0001
Sitio (S)	1	43,01	<0,0001	1	21,83	<0,0001	1	7,8	0,006
Estrato (E)	2	2,59	0.07	2	3.62	0,03	2	0,53	0.6
S x A	3	88,7	<0,0001	3	90,58	<0,0001	3	14,28	<0,0001
S x E	2	0,4	0.66	2	0,14	0.86	2	0,6	0.55
A x E	6	2,5	0,02	6	6.26	<0,0001	6	4,21	<0,001
E x S x A	6	1,56	0.16	6	2.24	0.04	6	1,44	0.2

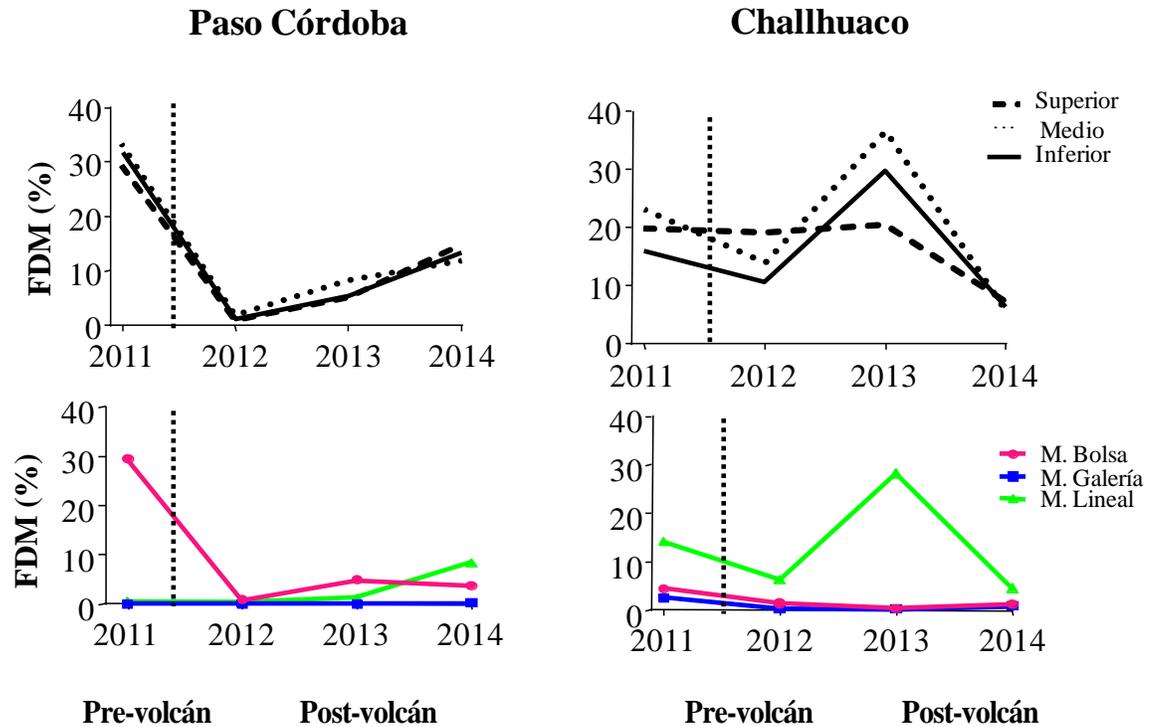


Fig. 3.3. Impacto de la deposición de cenizas volcánica sobre la frecuencia de daño por minadores % (FDM) en dos bosques de *Nothofagus pumilio*: Paso Córdoba y Valle del Challhuaco según: a y b) el estrato vertical del bosque (Superior, Medio, Inferior) y c y d) morfortipo de minador (Bolsa, Galería, Lineal) previo a la erupción del volcán (año 2011) y tres años posteriores a la erupción (2012, 2013 y 2014).

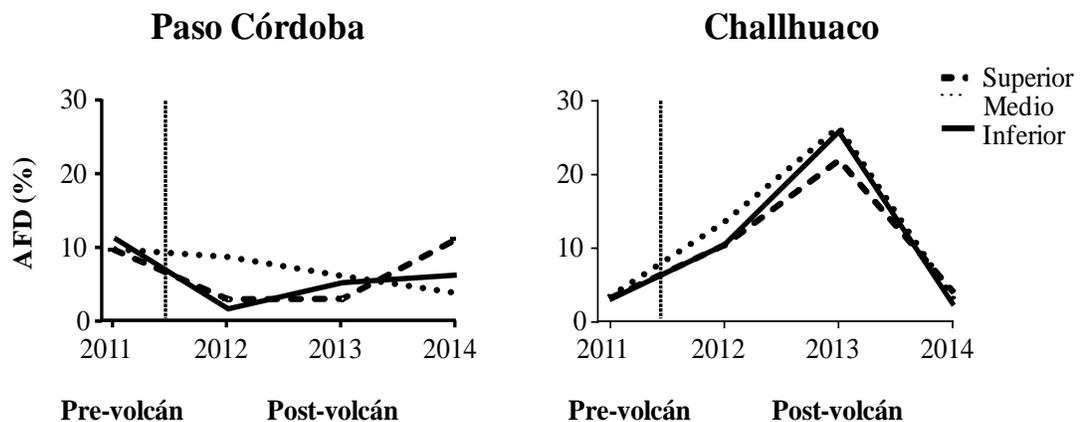
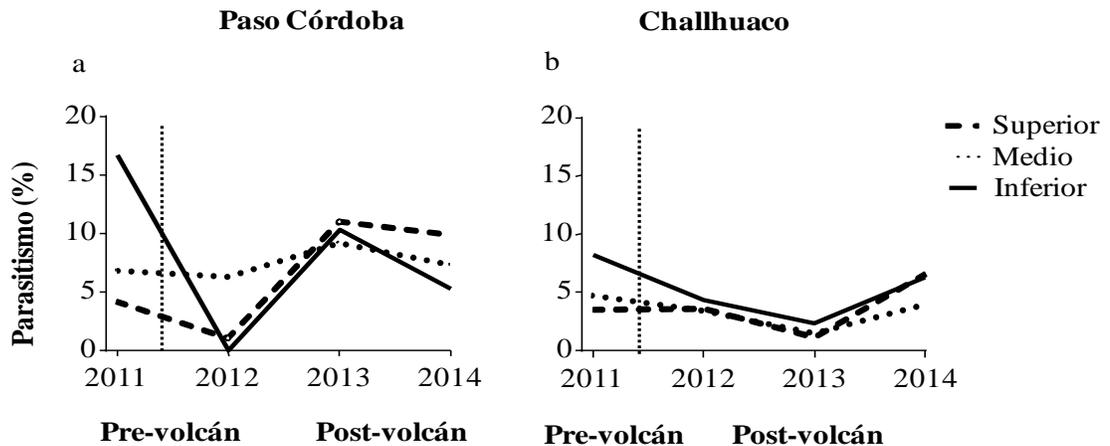


Fig. 3.4. Área foliar dañada por insectos minadores de hojas % (AFD) en dos bosques de *Nothofagus pumilio*: a) Paso Córdoba y b) Valle del Challhuaco según el estrato vertical del bosque (Superior, Medio, Inferior) previo a la erupción del volcán (año 2011) y tres años posteriores a la erupción (2012, 2013 y 2014).

3.3.2 Tasa de parasitismo

La tasa de parasitismo sobre insectos minadores de hojas difirió marginalmente entre sitios antes de la erupción volcánica ($F_1 = 4.16$, $P = 0.046$), los bosques de PC registraron en promedio (tres estratos) más del 9 % de la tasa de parasitismo total, mientras que el bosque de CH no superó el 6 % (Figs. 3.5 a y b, respectivamente). Sin embargo, el nivel de parasitismo cambió según el estrato vertical del bosque ($F_2 = 8.02$, $P < 0.001$). Para ambos sitios de estudio, los estratos inferiores tuvieron en promedio más del doble de la tasa de parasitismo que los valores registrados en los estratos medios y superiores del dosel (Figs. 3.5 a y b).

Luego de la erupción del volcán, la tasa de parasitismo se redujo aunque dependió del sitio (Cuadro 3.1, Fig. 3.5). En PC los niveles de parasitismo post-erupción (2012) cayeron más del 70 % ($P < 0.0001$) mientras que en CH el parasitismo no varió significativamente ($P > 0.05$, Figs. 3.5 a y b). En PC, luego de tres años posteriores a la erupción, la tasa de parasitismo promedio (tres estratos) se recuperó y alcanzó el nivel pre-erupción ($P > 0.05$, Fig. 3.5 a). Por otro lado, la tasa de parasitismo fluctuó entre años y estratos (Cuadro 3.1, Fig. 3.5). La tasa de parasitismo en el estrato inferior y superior del bosque fueron los más afectados luego de la caída de cenizas volcánicas ($P < 0.001$), mientras que el estrato medio no mostró variación ($P > 0.5$, Fig. 3.5 a y b). Sin embargo, el nivel de parasitismo en el estrato inferior del bosque no logró recuperarse luego de tres años pasado el evento volcánico ($P < 0.02$), mientras que el estrato superior registró valores por encima a los niveles previos a la erupción ($P < 0.01$; Figs. 3.5 a y b). La dinámica post-erupción en PC registró un aumento relativo de la tasa de parasitismo sobre los insectos minadores lineales ($P < 0.001$) mientras que en CH los minadores tipo bolsa fueron los más parasitados ($P < 0.0001$; Figs. 3.5 c y d, respectivamente).



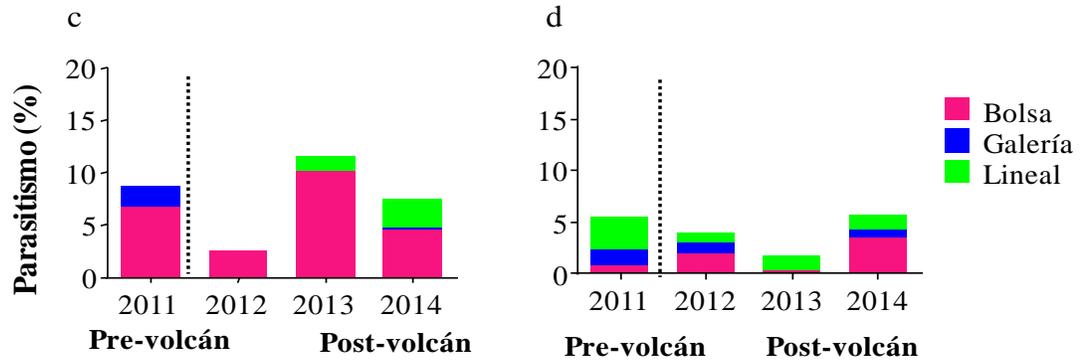


Fig. 3.5. Impacto de la deposición de cenizas volcánicas sobre la tasa de parasitismo en insectos minadores de hojas en dos bosques de *Nothofagus pumilio*: Paso Córdoba y Valle del Challhuaco: a y b) según el estrato vertical del bosque (superior, medio, inferior) y c y d) según morfotipo de minador (Bolsa, Galería, Lineal) previo a la erupción del volcán (año 2011) y tres años posteriores a la erupción (2012, 2013 y 2014).

3.4. Discusión

Los resultados de este capítulo sugieren un marcado efecto de la deposición de cenizas volcánicas sobre la actividad de los insectos del dosel y sobre las interacciones herbívoro-parasitoide en los bosques de *N. pumilio* afectados por la erupción del VPCC. La herbivoría por minadores de hojas disminuyó luego de la deposición de cenizas volcánicas en el bosque de PC (Fig. 3.3) que recibió mayor cantidad de cenizas y más fina que el bosque de CH. El nivel trófico de los parasitoides respondió en directa relación con el impacto del disturbio sobre la disponibilidad de sus presas. No obstante, los parasitoides mostraron mayor resiliencia que los insectos defoliadores, ya que luego de dos años ocurrido el evento la tasa de parasitismo promedio aumentó respecto al nivel pre-erupción (Fig. 3.5 a), mientras que los minadores se mantuvieron por debajo de los valores promedios previo a la erupción (Fig. 3.3 a).

Los niveles de daño foliar en PC durante la estación de crecimiento 2011-2012 cayeron fuera del rango histórico de variación interanual registrada antes de la erupción volcánica (año 1998-2010: media \pm ES: $9,8 \pm 0,51$; Mazía et al. 2009; Chaneton et al. 2014). El área foliar dañada por insectos minadores en los bosques de *N. pumilio* puede variar sustancialmente entre años, lo que refleja la influencia de las fluctuaciones del clima en los principales gremios de alimentación (Mazía et al. 2004, 2009; Paritsis y Veblen 2011). Sin embargo, la disminución de la folivoría por insectos minadores luego de la erupción volcánica fue más pronunciada que los valores más bajos observado durante un período relativamente frío (año 2007-2008, Mazía et al. 2009). La comparación del daño foliar entre los bosques de PC y CH sugiere que la deposición de cenizas volcánicas sobre las poblaciones de insectos pareciera ejercer un efecto equivalente a la aplicación de un insecticida de amplio espectro. Estudios recientes, mostraron el efecto insecticida provocado por la deposición de cenizas volcánicas provenientes de la misma erupción. En particular, Chaneton et al (2014) encontraron que el daño foliar por insectos en Bosque de

N. pumilio se redujo abruptamente luego de la caída de cenizas volcánicas y que el impacto fue más severo en el bosque seco que el humedo, donde los niveles endémicos de herbivoría son más elevados. Los autores argumentan que la deposición de ceniza volcánicas parecía ejercer un efecto insecticida de amplio espectro a gran escala sobre los herbívoros del dosel forestal. Por otro lado, Buteler et al. (2011, 2014) encontraron que las cenizas de partículas finas afectó negativamente las poblaciones de insectos de *Oryzaephilus surinamensis* L., *Tribolium castaneum* (Herbst) y *Sitophilus oryzae* L. en condiciones de laboratorio. Sus resultados sugieren que la mortalidad de insectos fue conducida principalmente por la adhesión de las partículas de cenizas sobre la cutícula y que las mismas resultaron tóxicas para estas especies. Por otro lado, Morales et al. (2014) encontraron que las cenizas volcánicas tuvieron efectos perjudiciales sobre las interacciones tróficas. Los autores observaron que con el aumento en el espesor de la capa de cenizas existió una consistente disminución en la abundancia y riqueza de abejas así como en las interacciones planta-polinizador. Además, Martínez et al. 2013, encontraron que abejas de *Apis mellifera* fueron afectadas por el depósito de cenizas, reduciendo su supervivencia, lo que indica que no existe un mecanismo para prevenir la ingestión de alimentos contaminados con cenizas. Finalmente, poblaciones de la avispa invasora *Vespa spp.* fueron completamente devastadas en áreas donde el espesor de ceniza era > 3 cm (Masciocchi et al. 2013).

Los datos registrados luego de tres años después de la erupción revelaron un patrón diferencial para la recuperación temprana de la herbivoría de insectos minadores de hojas y los parasitoides en los sitios de estudio. En PC, el daño foliar en el año 2014 aumentó con respecto al primer año después de la erupción, aunque se mantuvo muy por debajo de los valores promedios previo a la erupción (Fig. 3.3 a). Los parasitoides mostraron el mismo patrón que sus presas aunque recuperaron los niveles de parasitismo pre-volcán luego de dos años ocurrido el evento (Fig. 3.5 a). En cambio, si bien en CH el daño por minadores y la tasa de parasitismo oscilaron entre años, no mostró una relación evidente con la erupción. No está claro si los insectos pudieron recolonizar el follaje a partir de refugios locales o por la inmigración desde otros parches de bosque menos afectados por la caída de cenizas. Posiblemente, las larvas de insectos minadores y los parasitoides que sobrevivieron a la perturbación inicial pudieron haber empupado en micrositios sin cenizas, antes de la nueva caída de hojarasca que comenzó a acumularse en el otoño de 2012. Además, la recuperación de los niveles de herbivoría de insectos pudo haber sido también facilitado por una relajación de los controles por aves insectívoras (Butcher, 1981; Arendt et al. 1999; Hilton et al. 2003).

La frecuencia de daño foliar por minadores no varió entre estratos forestales luego de la caída de cenizas volcánicas. Sin embargo, la proporción de área foliar consumida cayó abruptamente para los estratos inferiores y superiores del bosque de PC, mientras que los estratos medios no mostraron variación respecto a los niveles iniciales (Fig. 3.4 a). La tasa de parasitismo mostró el mismo patrón que el consumo foliar (Fig. 3.5 a). En cambio, en el bosque de CH el área foliar dañada no mostró cambios entre los diferentes estratos del bosque (Fig. 4.3 b). Estos resultados son coincidentes, en parte, con lo planteado en la hipótesis 3 que postula que la deposición de cenizas volcánicas tendrá un impacto mayor sobre las poblaciones de insectos en el estrato inferior del bosque. Por un lado, los árboles que ocupan el estrato inferior del bosque (< 1 m altura) pudieron haber sido más afectados por la deposición de cenizas volcánicas debido a que sus hojas al estar relativamente cerca

del suelo pudieron haber quedado parcialmente enterradas bajo las cenizas. Por otro lado, las partículas de cenizas en el aire también pudieron haber alterado los patrones de vuelo de los insectos y por lo tanto la interacción presa-parasitoide a medida que aumenta la altura del dosel (Woyke y Gąbka 2011). En este sentido la presencia de refugios localizados en el estrato medio del bosque podría haber sido decisivo para sostener la recuperación de la tasa de parasitismo. Este aspecto podría haber sido más relevante en el bosque de PC debido a que se encuentra en una etapa de activa regeneración que favorece la presencia de refugios debido a la gran cantidad de troncos y ramas de árboles caídos. Esto pudo haber contribuido a evitar el contacto directo de los insectos con las cenizas del bosque.

La susceptibilidad de los insectos al efecto de las cenizas puede variar entre diferentes taxones (Klostermeyer et al. 1981; Shanks y Chase, 1981; Brown y Hussain, 1981, Buteler et al. 2011). Es decir, que las comunidades de insectos herbívoros podrían sufrir una drástica reducción en el número de individuos en el corto plazo, mientras que en el mediano y largo plazo podría verse alterada la composición o la abundancia relativa por la pérdida de poblaciones de especies más susceptibles al efecto nocivo de las cenizas. Este fenómeno puede ser acompañado por el aumento en la abundancia de las poblaciones de especies más tolerantes (Buteler et al. 2011). Muchas de esas respuestas podrían deberse a rasgos morfológicos, fisiológicos, comportamentales y de historia de vida que parecen importantes para determinar distintas respuestas de las especies a los efectos del vulcanismo (Marske et al. 2007; Pietrantuono et al. 2014; Elizalde 2014). Mis resultados muestran que en PC, luego de la caída de cenizas volcánicas, el minador tipo bolsa fue más susceptible a la deposición de cenizas volcánicas. Posiblemente esta susceptibilidad diferencial contribuyó a que después de la erupción el minador lineal sea el morfotipo dominante, este resultado también sugiere interacciones de competencia entre ambos morfotipos especialmente considerando que en el año 2014 el minador lineal registró valores de herbivoría superiores que los registrados previos a la erupción (Fig. 3.3 c).

En conclusión, se ha documentado cambios importantes en la herbivoría por insectos y la tasa de parasitismo en los bosques de *N. pumilio* afectados por la deposición de ceniza volcánica tras la reciente erupción del VPCC. Las diferencias encontradas entre ambos sitios de estudio, revela que dependiendo de las características de las cenizas (en este caso, cantidad y tamaño de partículas) los eventos volcánicos imponen diferentes intensidades de estrés sobre los organismos y procesos ecológicos en los que están involucrados. Los cambios en la supervivencia y el comportamiento de los insectos después de las erupciones volcánicas han sido registrados previamente (Marske et al. 2007; Woyke y Gąbka 2011). En general, los mecanismos subyacentes a este efecto son una disminución de la supervivencia que en su mayoría están relacionados con la naturaleza higroscópica y efecto abrasivo de las partículas volcánicas, que altera los tejidos, sistemas vitales (Klostermeyer et al. 1981) y procesos tales como la respiración y la digestión (Wille y Fuentes 1975). Se puede concluir que las cenizas volcánicas provenientes de VPCC actuaron como un insecticida natural a escala regional, reduciendo la abundancia de insectos, el consumo foliar y las interacciones herbívoro-parasitoide, ya que estos efectos fueron extendidos ~100 km de la zona de erupción. Sin embargo, la capacidad de recuperación del sistema luego de ocurrido el evento volcánico podría destacar la influencia de la historia del sistema que a través de la denominada “memoria ecológica” (Smith 2011) le permitiría recuperarse después de este evento extremo. Como mencioné anteriormente, el vulcanismo ha sido parte integral de la historia geológica de paisajes en la Patagonia

andina, donde la región ha sido afectada en numerosas ocasiones por grandes erupciones volcánicas que dieron forma a la dinámica de los bosques de *Nothofagus* (Veblen, 1985). Por lo tanto, la resiliencia de este sistema, podría estar fuertemente relacionado con la historia del pasado, que determina que las respuestas poblacionales actuales no sean ajenas a las respuestas históricas frente a eventos ocurridos en el pasado (Kitzberger 2012). De todos modos, estos resultados ponen de manifiesto la necesidad de examinar más a fondo cómo los eventos volcánicos a gran escala influyen en el funcionamiento del ecosistema en los Andes patagónicos.

CAPÍTULO IV

**Efecto de la fertilización y la sequía sobre la herbivoría por insectos y la
tasa de parasitismo**

4.1. Introducción

Una de las preguntas centrales en ecología de comunidades es en qué medida las poblaciones de consumidores herbívoros están limitadas por controles ascendentes (por ej. calidad de la planta hospedante) y descendentes (por ej. parasitoides, pájaros). La teoría clásica de redes tróficas (Oksanen et al. 1981) propone que el aumento en la cantidad y calidad del alimento es un factor que podría afectar de manera directa la abundancia de los consumidores e indirectamente la de sus enemigos naturales. Esta teoría predice que la fuerza de las cascadas tróficas aumenta mientras las limitaciones abióticas para las plantas y para la biomasa de herbívoros se debilitan (Oksanen et al. 1981, Leibold et al. 1997, Richards and Coley 2007). En general, se ha demostrado que la magnitud de los efectos de la planta hospedante sobre los niveles tróficos superiores aumenta con la disponibilidad de recursos (Hunter and Price 1992, Leibold et al. 1997, Hunter, 2001; Shurin et al. 2002, Denno et al. 2002). Además existe evidencia experimental que demuestra que la fertilización tiene un efecto positivo sobre la abundancia de insectos (Sipura 1999; Fagan et al. 2002; Woods et al. 2002, Forkner and Hunter 2000, Kagata and Ohgushi 2002, Marquis et al. 2002, Gruner 2004, Cornelissen y Stiling 2006, Garibaldiet al. 2010) y sobre la magnitud del control por pájaros y parasitoides (Stiling y Rossi 1997, Hartvigsen et al. 1995, Karowe and Schoonhoven 1992, Harvey et al. 2003).

El nitrógeno (N) es uno de los principales nutrientes que limita la producción primaria en sistemas terrestres (Vitousek y Howarth 1991), y puede ser uno de los recursos críticos que sustentan los gradientes de productividad para los insectos herbívoros (Mattson 1980, White 1984, Ritchie y Tilman 1993, Ritchie y Olf 1999). Más específicamente, los insectos herbívoros están limitados en mayor medida por sus enemigos naturales en ambientes ricos en recursos pero pueden responder a la adición de N con mayor fuerza en ambientes pobres en recursos (Stiling y Rossi 1997, Fraser y Grime 1998). Esto es debido a que en ambientes pobres en recursos la calidad del alimento y la producción primaria serían insuficiente para sostener el crecimiento de las poblaciones de insectos y la de sus enemigos naturales. Por el contrario, en ambientes ricos en recursos la magnitud del control descendente aumentaría ya que la mayor calidad del alimento y la productividad de estos sistemas podrían sostener un mayor tamaño de las poblaciones de insectos y de enemigos naturales (Stiling y Rossi 1997, Fraser y Grime 1998).

En condiciones de estrés abiótico (por ej. estrés hídrico) las interacciones tróficas pueden cambiar debido a la reducción de las poblaciones de herbívoros a densidades tales que ni la cantidad ni la calidad del alimento ni tampoco la de sus enemigos naturales controlen los niveles de herbivoría (Kingsolver 1989, Dunson y Travis 1991, Hunter et al. 1997, Hunter y Price 1998). Por ejemplo, varios estudios han mostrado que excesos de lluvia o severas sequía en sistemas boscosos reducen la actividad de los insectos herbívoros y el control que ejercen sus enemigos naturales (Mattson y Haack 1987; Ritchie 2000; Ovadia y Schmitz 2004; Preisser y Strong 2004; Morecroft et al. 2004, Mazía et al. 2009). Spiller y Schoener (2008) propusieron que las fuerzas de arriba hacia abajo o descendentes serían máximas a niveles intermedios de precipitación aunque su efecto podría depender del tipo de gremio de insectos (Larsson 1989). Contrariamente, diversos autores sugieren que la abundancia de insectos herbívoros aumenta bajo condiciones de estrés hídrico debido a un aumento en la disponibilidad en nitrógeno foliar (White 1974, 1983, 1984; Rhoades Mattson y Haack 1987; Waring y Cobb 1992).

La identidad y la historia de vida de los diferentes insectos herbívoros podría ser una variable importante en determinar los principales controles de la abundancia y actividad de los insectos herbívoros (Forkner y Hunter 2000; Denno et al. 2002; Monn y Stiling 2002). Por ejemplo, gremios de insectos con diferente modo de alimentación podrían estar diferencialmente limitados por la calidad y/o cantidad del alimento según la disponibilidad del recurso que consumen y a su vez podrían ser también diferencialmente vulnerables frente a sus enemigos naturales (Ritchie 2000). Por ejemplo, Forkner y Hunter (2000) demostraron en sistemas boscosos que las fuerzas ascendentes, a través de la calidad de la planta hospedante, fueron el principal control de insectos lepidópteros y de sus enemigos naturales, mientras que la magnitud de los efectos descendentes, a través de los pájaros insectívoros, dependió del gremio de insecto considerado.

El impacto de los cambios en el crecimiento de las plantas y / o en la calidad de los tejidos que resultan de cambios en la disponibilidad de nutrientes y en las condiciones abióticas pueden variar con el gremio de insecto considerado y por lo tanto sobre las interacciones tri-tróficas (Leibold et al. 1997, Forkner y Hunter 2000, Boyer et al. 2003). En general, hay más evidencia científica que documenta el efecto de la disponibilidad de recursos y estrés abiótico por sequía sobre el funcionamiento de las cascadas tróficas controladas por pájaros (Gruner 2004; Mazía et al. 2009) que sobre el funcionamiento de las cascadas tróficas controladas por parasitoides (Stilling y Moon 2005; Memmot et al. 2001). Es posible que esta mayor evidencia científica se deba a la facilidad de excluir vertebrados de mayor tamaño (ej: pájaros) que a invertebrados de menor tamaño corporal (parasitoides). Sin embargo, el parasitismo representa un control descendente significativo sobre la población de insectos herbívoros, y este efecto puede ser aún mayor que el impacto de los vertebrados o patógenos (Hawkins et al. 1997).

El **objetivo** de este capítulo es evaluar el efecto de la adición de nitrógeno (N) y el efecto de un evento de sequía sobre los niveles de herbivoría por insectos defoliadores y la tasa de parasitismo que experimentan los insectos minadores de hojas en renovales de *Nothofagus pumilio* del norte de la Patagonia. Mis hipótesis de trabajo sostienen:

1- La adición de N aplicada a renovales de *Nothofagus pumilio* aumenta la magnitud del daño foliar por diferentes gremios de insectos fitófagos, a través de modificar la biomasa y calidad foliar. Por lo tanto, la biomasa y calidad foliar será mayor en plantas fertilizadas que a su vez sostendrán los mayores niveles de daño foliar.

2- La fertilización con N sobre los renovales de *Nothofagus pumilio* tiene un efecto positivo sobre la abundancia y actividad de insectos minadores de hojas y sobre la de sus enemigos naturales. Por lo tanto la tasa de parasitismo sobre los minadores de hojas será mayor en las plantas fertilizadas.

3- El estrés por sequía afecta la magnitud del daño foliar por insectos y sus enemigos naturales a través de modificar la biomasa y calidad foliar. Se espera que la severa sequía ocurrida sobre renovales de *Nothofagus pumilio* reduzca el daño foliar por insectos herbívoros y el control por los parasitoides sobre minadores de hojas.

4.2. Materiales y Métodos

4.2.1. Sitio de estudio

El estudio se realizó en un bosque decíduo monoespecífico de *Nothofagus pumilio* (lenga) localizado a 1050 m s.n.m en el Valle del Challhuaco (41°15' S, 71°17'O, ver cap. II, Fig. 2.1). El experimento se llevó a cabo durante la estación de crecimiento: octubre a marzo 2013- 2014 y 2014- 2015 (en adelante 2014 y 2015, respectivamente). Las temperaturas medias anuales registradas fueron de 8.6 °C y 9.1 °C para el 2014 y 2015, respectivamente (Media histórica 2005-2015 \pm DE: 8.5 \pm 0.87 °C, Aeropuerto de Bariloche). La precipitación media anual fue de 1005 mm y 1067 mm, para el año 2014 y 2015, respectivamente. Durante el verano del segundo año del experimento existió una severa sequía, la precipitación ocurrida en el trimestre enero a marzo del 2015 fue de 22 mm mientras que el año anterior fue de 125 mm (Media 2005-2015: 140 mm, DE= 36 mm). Las temperatura promedio durante enero a marzo fueron de 13.9 °C y 13 °C para el año 2014 y 2015 respectivamente, cercano al promedio de largo plazo (14.5 °C, DE= 0.6°C).

4.2.2. Diseño del experimento

En enero de 2013, se delimitaron 8 bloques compuesto por renovales de *N. pumilio* de 3-5 m altura (ES= 0.11) y 3 a 10 cm de diámetro a la altura de pecho (ES= 0.17). Cada bloque fue dividido en 2 grupos de 2-3 renovales cada uno, para un total de 47 árboles muestreados. Uno de los grupos recibió una dosis de 60 g N-urea m⁻² año⁻¹ repartida en tres aplicaciones (enero, marzo y octubre) durante dos años consecutivos, mientras que otro grupo de renovales se empleó como control. Los renovales dentro de cada grupo se localizaron a una distancia promedio 2.5 m (ES= 0,43) y espaciados respecto del otro grupo a una distancia mayor a 10 m.

A mediados y hacia el final de cada estación de crecimiento (enero y marzo de 2014 y 2015), coseché una rama de cada renoval ubicada en el centro de la copa a una altura aproximada de 2.5 a 3m. Todas las hojas cosechadas en cada bloque fueron agrupadas según si habían recibido o no el tratamiento de fertilización (Media \pm ES: Control: 1295 \pm 267, Fertilización: 1269 \pm 211). Las ramas fueron inmediatamente llevadas al laboratorio y mantenidas en heladera para su conservación. El muestreo se realizó sobre hojas adultas para evitar confundir la variación debida a cambios temporales asociados con los procesos de maduración de la hoja con la variación interanual (Faeth, 1985; Kause et al. 1999).

Luego del muestreo a campo, en laboratorio estimé el daño foliar por diferentes gremios de insectos (grupo de organismos que consumen de igual modo el mismo recurso): minadores de hojas, masticadores, picadores y esqueletizadores (Mazía et al. 2004; Garibaldietal. 2010). Los insectos minadores de hojas viven y se alimentan dentro de las hojas, consumen el mesófilo sin dañar la epidermis foliar. Los rastros de su alimentación ("minas") son visibles externamente en las hojas, como áreas blanquecinas o pardas y con formas variables, desde estrechas galerías lineales hasta amplias cámaras (Hering, 1951). Los masticadores son aquellos insectos que poseen mandíbulas grandes y fuertes que les permiten cortar y triturar el tejido vegetal. Los succionadores (picadores) poseen un aparato bucal especializado para penetrar los tejidos de las plantas y extraer la savia dejando

pequeños agujeros sobre el tejido foliar. Finalmente los esqueletizadores son aquellos insectos que consumen el tejido foliar dejando solamente las nervaduras de las hojas.

La frecuencia de daño y el área foliar dañada se estimó como la proporción de hojas dañadas para cada gremio de insecto, sobre un total de 50 hojas elegidas al azar del total cosechado ($n= 50$ hojas/tratamiento/bloque). En el caso de los insectos picadores de hojas el daño foliar se estimó de acuerdo al número de agujeros ($<1 \text{ mm}^2$). El área foliar dañada se midió a través del empleo de una grilla milimetrada transparente sobre 50 hojas frescas/ árbol totalmente expandidas seleccionadas al azar (Mazía et al. 2004). Las estimaciones de daño por insectos minadores de hojas y tasa de parasitismo se explican con detalle en el Cap. II. Para cada año del experimento (2014 y 2015) analicé varios rasgos foliares químicos y físicos de importancia para los herbívoros (Nitrógeno foliar, tamaño, humedad y dureza foliar). Para estas mediciones, tomé una sub-muestra aleatoria de hojas totalmente expandidas no dañadas ($n= 20$ hojas/tratamiento/bloque). Para más detalle ver Cap. II.

4.2.3. Análisis estadístico

Para evaluar el efecto del tratamiento de fertilización (control vs fertilizado) y el efecto de la sequía sobre la frecuencia de daño, proporción de área foliar dañada y la tasa de parasitismo sobre insectos minadores de hojas emplee ANOVA de medidas repetidas para cada año. Las fechas de medición (enero y marzo) de cada año fueron empleadas como medidas repetidas (Statsoft Inc. 2007). El análisis evaluó el efecto de la fertilización sobre el daño foliar total (todos los gremios de insectos juntos), el daño discriminado por gremio de insecto y la tasa de parasitismo sobre insectos minadores de hojas. El efecto del tratamiento sobre los rasgos foliares (nitrógeno foliar, tamaño y dureza foliar) fue evaluado a mediados de la estación de crecimiento de cada año mediante ANOVAs.

4.3. Resultados

4.3.1. Calidad foliar

La fertilización aumentó el contenido de nitrógeno (N) en la hoja y fue en promedio 10% superior en árboles fertilizados respecto de los no fertilizados ($F_7 = 17.06$, $P = 0.004$, Fig. 4.1a). Además, el contenido de N foliar cambió entre años y fue mayor para el año 2015 ($F_1 = 28.78$, $P = 0.001$, Fig. 4.1a), mientras que la fertilización no afectó el tamaño ni la dureza foliar ($P > 0.05$, Figs. 4.1 b y c, respectivamente). Sin embargo, para el año seco (2015) las hojas de *N. pumilio* tuvieron menos del 95 % de humedad ($F_1 = 260$, $P < 0.0001$, Fig. 4.1 d) y fueron, en promedio 52% más duras que los valores registrado en el año 2014 ($F_1 = 240$, $P < 0.0001$, Fig. 4.1 c).

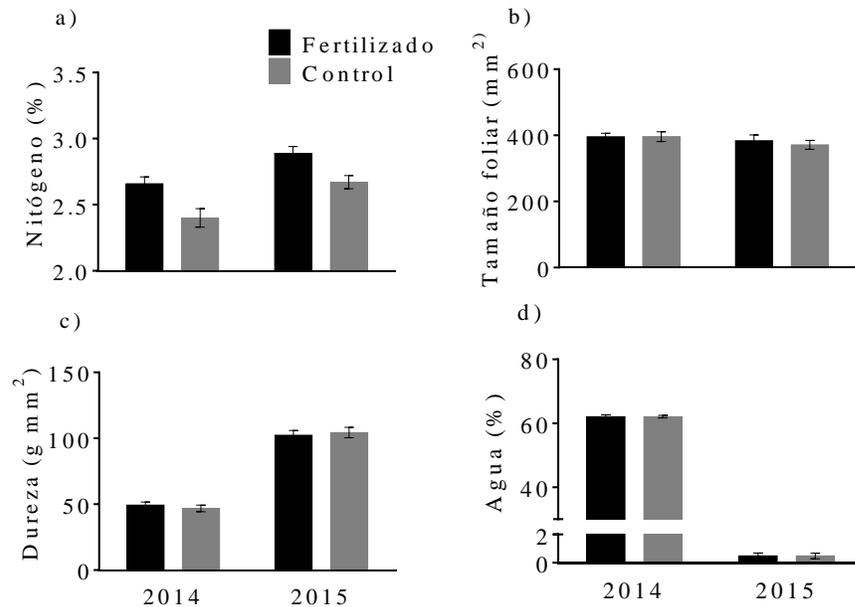


Fig. 4.1. Efecto de la adición de fertilizante y el efecto de sequía sobre: a) el contenido de Nitrógeno foliar (%), b) Área foliar (mm²), c) Dureza de las hojas (g/mm²) y d) contenido de humedad (%) para dos años consecutivos (2014 y 2015) en renovales de *Nothofagus pumilio*.

4.3.2. Frecuencia de daño

La frecuencia de daño total (FDT, todos los gremios juntos) para cada año considerado varió a lo largo de la estación de crecimiento, aunque no cambió con el tratamiento de fertilización (Cuadro 1, Fig. 4.2 a). Hacia el final de la temporada 2014 la FDT disminuyó mientras que ese patrón se invirtió para el año 2015. La frecuencia de daño por insectos picadores, masticadores y esqueletizadores no varió entre tratamientos en los dos años de estudio, mientras que la frecuencia de daño por picadores aumentó hacia marzo 2015 (Cuadro 4.1; Figs. 4.2 c, d y f, respectivamente).

La frecuencia de daño por insectos minadores de hojas (FDM, todos los minadores juntos) difirió entre tratamientos y fecha durante el año 2014 (Cuadro 4.1). La FDM aumentó hacia marzo, donde registré un aumento de 44.31 % en árboles fertilizados, mientras que en árboles sin fertilizar el aumento fue de 13 % respecto de enero (Tratamiento x Fecha $P < 0.02$, Cuadro 1, Fig. 4.2 i). La fertilización en el año 2014 aumentó la frecuencia de hojas atacadas por los minadores bolsa y lineal hacia el final de la temporada (Cuadro 4.1; Fig. 4.3 a y c). La incidencia del minador lineal se redujo marcadamente en árboles no fertilizados (Fig. 4.3 c). En cambio, el minador galería no mostró cambios con el agregado de N, aunque tendió a aumentar hacia el final de la temporada (Cuadro 4.1, Fig. 4.3 b).

En el año 2015, la FDM estuvo muy por debajo de los valores registrados en el año 2014 ($F_1 = 62.22$; $P < 0.0001$; Fig. 4.2 i) aunque aumentó hacia el final de la temporada (Cuadro 4.1; Fig. 4.2 i). La reducción del daño por minadores estuvo dada principalmente

por la menor incidencia del minador bolsa y lineal (Figs. 4.3 a y c), aunque el minador bolsa aumentó en árboles fertilizados hacia marzo de ese año (Cuadro 4.1; Fig. 4.3 a). En cambio, el minador galería tendió a aumentar hacia el final de la temporada, mientras que el minador lineal disminuyó (Cuadro 4.1; Fig. 4.3 b y c, respectivamente).

4.3.3. Área foliar dañada

La proporción de área foliar dañada total (AFDT, todos los gremios juntos) varió entre años y entre fechas dentro de cada año (Cuadro 1, Fig. 4.2 b). El AFDT en árboles sin fertilizar disminuyó hacia marzo del 2014, mientras que en árboles fertilizados se mantuvo constante (Cuadro 4.1; Fig. 4.2 b). Para el año 2015 el AFDT no difirió entre tratamientos aunque aumentó hacia el final de la temporada (marzo) (Cuadro 4.1; Fig. 4.2 b). El área foliar dañada por insectos picadores, masticadores y esqueletizadores no varió entre tratamientos en los dos años de estudio (Cuadro 4.1, Figs. 4.2 d, f y h, respectivamente). Sin embargo, el área foliar dañada por insectos picadores aumentó hacia marzo del 2015, mientras que la proporción de área foliar consumida por insectos masticadores disminuyó hacia el final de la temporada del 2014 (Cuadro 4.1; Figs. 4.2 d y f, respectivamente).

La fertilización aumentó el área foliar consumida por minadores (todos los minadores juntos) a valores cercanos al 25 % respecto de años normales, aunque ese efecto solo ocurrió durante marzo del 2014 (Cuadro 4.1, Figs 4.2 j). Sin embargo, para el año 2015, la adición de N no afectó el consumo foliar por minadores (Cuadro 4.1; Fig. 4.2 j).

Cuadro 4.1. ANOVA de medidas repetidas para el efecto de la adición de nutrientes (N) sobre la frecuencia de daño por diferentes gremios de insectos, proporción de área foliar dañada y tasa de parasitismo sobre insectos minadores de hojas. Los valores muestran el valor *F* y *P* para cada término del modelo. n/a: el efecto no pudo ser probado debido a la ausencia / baja abundancia de parasitoides en insectos minadores galería y lineal para el año 2015. Los efectos significativos se muestran en negrita.

	Año 2014						Año 2015					
	Tratamiento		Fecha		T x F		Tratamiento		Fecha		T x F	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Frecuencia de daño												
Total	0,49	0,5	7,26	0,02	0,95	0,35	0,11	0,73	200	< 0,0001	1,8	0,2
Minadores	6,35	0,03	15,46	0,006	8,35	0,02	0,18	0,67	7,3	0,02	3,2	0,09
M. Bolsa	8,19	0,02	156	< 0,0001	10,58	0,01	0,48	0,5	39,9	< 0,0001	7,1	0,017
M. Galería	1,76	0,22	27,04	0,001	4,06	0,08	0,06	0,81	13,3	0,003	0,55	0,46
M. Lineal	6,52	0,03	1,97	0,20	7,1	0,03	0,06	0,8	7,9	0,01	3,56	0,08
Masticador	0,18	0,67	0,013	0,91	0,013	0,91	2,75	0,12	1,28	0,27	0,026	0,87
Picador	0,17	0,68	12,02	0,3	0,34	0,56	3,8	0,06	225,2	< 0,0001	2,6	0,1
Esqueletizador	2,14	0,16	0,1	0,75	1,38	0,26	0,02	0,86	1,42	0,25	0,018	0,89
Área foliar dañada												
Total	6,05	0,03	1,34	0,22	1,55	0,23	0,57	0,46	74,6	< 0,0001	0,89	0,36
Minadores	2,59	0,13	0,06	0,8	5,7	0,03	0,37	0,55	3,6	0,07	1,3	0,27
Masticador	0,71	0,41	5,8	0,06	0,51	0,48	1,1	0,3	3,07	0,1	0,07	0,79
Picador	0,33	0,57	4,75	0,05	0,16	0,69	2,9	0,1	96,16	< 0,0001	2,9	0,1
Esqueletizador	0,001	0,97	1,9	0,18	1,7	0,21	0,05	0,83	3,27	0,09	0,42	0,52
Parasitismo												
Total	0,7	0,43	0	0,99	1,4	0,27	1,07	0,31	13,8	0,002	0,67	0,42
M. Bolsa	0,08	0,77	4,56	0,05	0,016	0,89	0,5	0,48	0,09	0,76	0,3	0,58
M. Galería	0,7	0,4	1,4	0,25	0,04	0,83	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
M. Lineal	1,33	0,26	2,6	0,12	1,5	0,24	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a

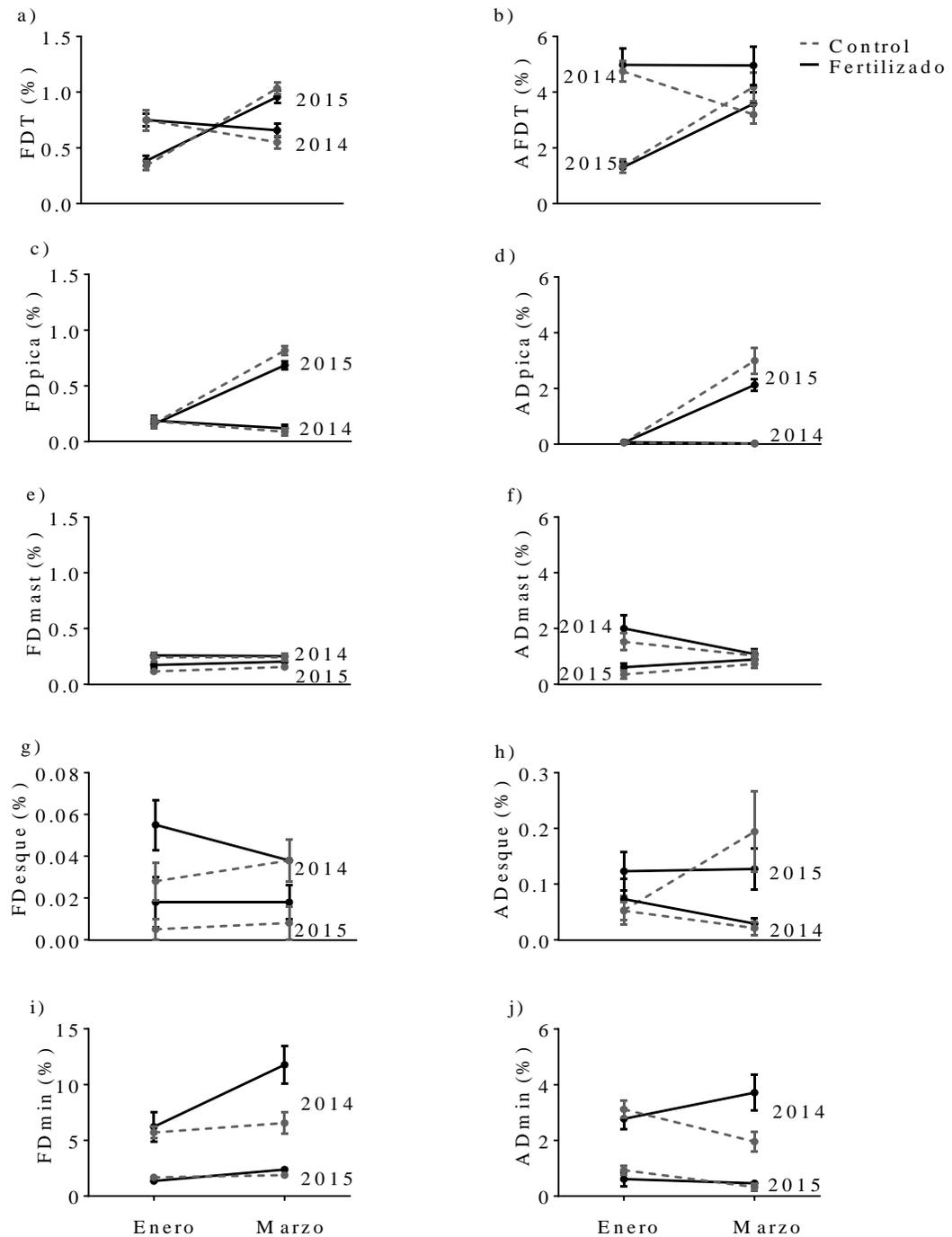


Fig. 4.2: Frecuencia de daño y Área foliar dañada: a) todos los gremios juntos: FDT y AFDT, respectivamente, b) Picadores, FDpica y ADpica; c) Masticadores, FDmast y ADmast; d) Esqueletizadores, FDesque y ADesque y e) Minadores, FDmin y Admin (todos los minadores juntos: bolsa, galería y lineal) para renovales con y sin adición de N (Control y Fertilización) para cada fecha de medición. Los datos muestran los valores promedio de todos los árboles muestreados de cada parche. *Notar la diferencia de escala en la FDmin, FDesque y ADesque.

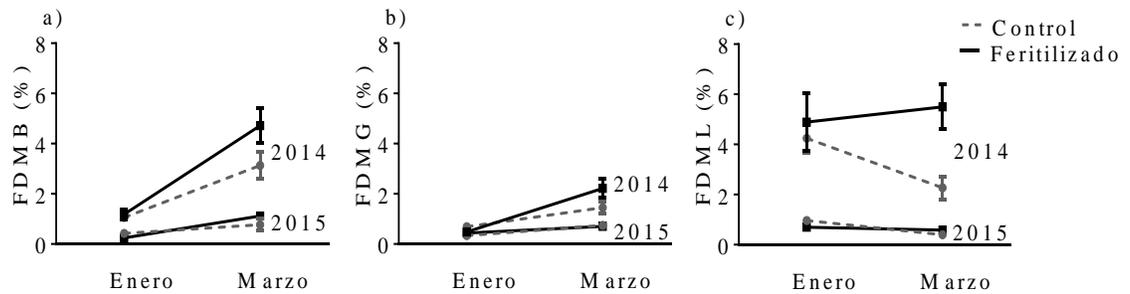


Fig. 4.3. Frecuencia de daño foliar discriminado por tipo de minador; a) Minador tipo bolsa (% FDMB), b) Minador tipo galería (% FDMG) y c) Minador tipo lineal (% FDML) en función de árboles con adición de N (Fertilización) y árboles sin fertilizar (Control) para dos fechas (enero y marzo) y dos años (2014 y 2015). Los datos muestran los valores promedio de todos los árboles muestreados de cada parche (n=8).

4.3.4. Efecto de la fertilización sobre la tasa de parasitismo en insectos minadores de hojas

La fertilización no tuvo efectos significativos sobre la tasa de parasitismo para ambos años de estudio (Cuadro 4.1, Fig. 4.4 a). La tasa de parasitismo total en insectos minadores de hojas (todos los minadores juntos) para el año 2014 fue (promedio \pm ES) $4.5\% \pm 1.41$. En general, los minadores aumentaron hacia el final de la temporada de crecimiento (marzo), mientras que la tasa de parasitismo se mantuvo constante (Fig. 4.3 y 4.4, respectivamente). Hacia el comienzo de la temporada de crecimiento de 2015 (enero) la tasa de parasitismo disminuyó 78 % respecto del año anterior ($F = 20.53$, $P = 0.0005$) aunque se recuperó hacia el final de la temporada (Cuadro 4.1).

En general, el morfotipo de minador más parasitado fue el minador tipo bolsa (% media \pm ES, 6.6 ± 1.34 , Fig. 4.4 b), luego el minador galería (4.27 ± 1.23 , Fig. 4.4 c) y por último el minador lineal (2.8 ± 0.92 , Fig. 4.4 d). No hubo diferencias significativas en la tasa de parasitismo entre tratamientos ni entre fechas para ninguno de los tres morfotipos de minadores parasitados (Cuadro 4.1). Por otro lado, al comienzo de la temporada (enero) del 2015 no se registraron parasitoides sobre insectos minadores galería y lineales en árboles fertilizados y control (Cuadro 4.1; Figs. 4.4 c y d). Sin embargo, hacia el final de la temporada (marzo) la tasa de parasitismo sobre estos gremios alcanzó valores similares al año 2014 (Figs. 4.4 c y d).

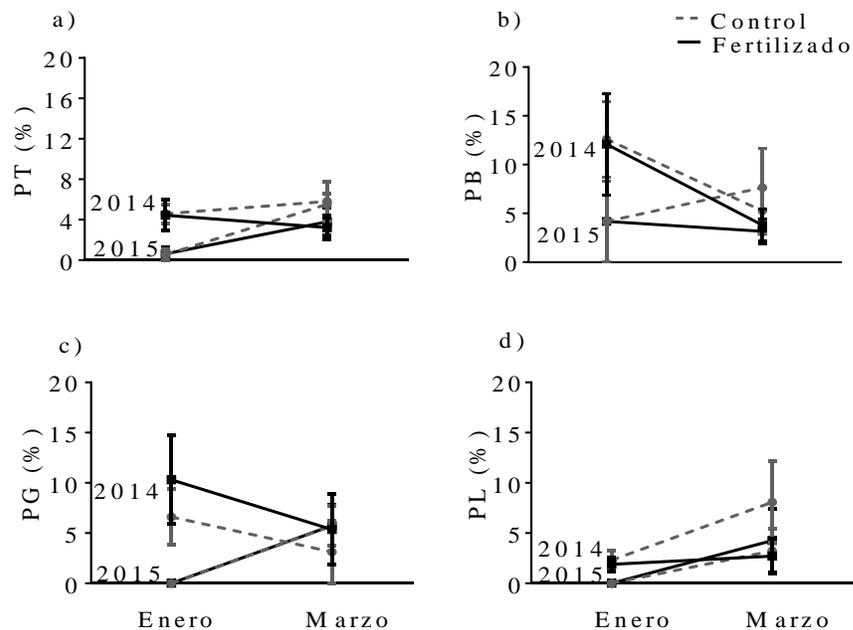


Fig.4.4. Tasa de parasitismo: a) Total (PT), b) sobre minador bolsa (% PB), c) sobre minador galería (% PG) y d) sobre minador lineal (% PL) en función de árboles con adición de N (Fertilización) y árboles sin fertilizar (Control) para dos fechas (enero y marzo) y dos años (2014 y 2015). Los datos muestran los valores promedio de todos los árboles muestreados en cada parche (n=8).

4.4. Discusión

Este capítulo muestra que la fertilización aumentó la disponibilidad de nitrógeno para los herbívoros y para los parasitoides de insectos minadores de hojas. Inesperadamente, durante el verano del 2015 el área de estudio se vio afectada por una gran sequía, este evento me permitió evaluar en qué medida la magnitud de las fuerzas ascendentes pueden ser afectadas por un estrés abiótico intenso. Mis resultados sugieren que la adición de N sobre los renovales de *N. pumilio* no modificó la frecuencia de daño y el área foliar dañada total por insectos (todos los gremios juntos) para los dos años de estudio. Sin embargo, durante el primer año la fertilización aumentó la frecuencia y daño foliar por minadores de hojas, mientras que luego de la sequía la herbivoría varió según el gremio de insectos. Los picadores fueron los insectos más abundantes, los esqueletizadores y masticadores no fueron afectados mientras que los minadores disminuyeron. Por otro lado, el efecto del subsidio de N y el estrés por sequía no se propagó hacia el nivel trófico de los parasitoides. Posiblemente debido al pequeño tamaño poblacional de los parasitoides en este sistema. En conjunto estos resultados muestran que los minadores fueron el gremio más sensible frente a la adición de N y aparentemente respondieron al aumento en la calidad de la planta. Sin embargo, esta respuesta se produjo sólo bajo un contexto climático favorable, mientras que el estrés abiótico anuló el efecto de la fertilización sobre la actividad de los consumidores. Esto sugiere que podría existir una jerarquía en los controles

de la herbivoría por insectos, ya que la respuesta de los consumidores dependió del contexto climático.

En general, la adición de N sobre renovales de *N. pumilio* pareció generar un aumento del consumo foliar en forma diferencial según el gremio de insectos considerado. Durante el primer año de estudio, solo el gremio de minadores mostró una respuesta positiva al agregado del fertilizante a través del aumento en la proporción de hojas dañadas. Los minadores tipo bolsa y lineal aumentaron con el agregado de N hacia el fin de la estación de crecimiento mientras que el minador galería no mostró variación dentro de la estación. Posiblemente el marcado aumento del daño por minadores hacia finales de la estación de crecimiento (marzo) hayan mantenido los altos niveles de daño foliar total registrado en los árboles fertilizados (Fig. 4.2 b). Por otro lado, la frecuencia de minadores se correlacionó positivamente con el contenido de nitrógeno foliar (Pearson's $r = 0.48$, $p = 0.0054$). Estos resultados sugieren que los efectos en cascada ascendente a partir de la adición de N sobre los minadores de hojas podrían haber sido mediada por la calidad nutricional de las hojas. Estudios previos en ecosistemas de bosque revelaron que cambios en la abundancia de insectos herbívoros y en la tasa de herbivoría estuvo mediada por el contenido de N foliar (Sipura 1999, Forkner y Hunter 2000, Gruner 2004, Cornelissen y Stiling 2006, Garibaldi et al. 2010). Las respuestas diferenciales encontradas entre los diferentes gremios de insectos podrían ser explicadas por diferencias en los rasgos de historia de vida asociados al crecimiento y desarrollo. Cornelissen y Stiling (2006) encontraron que la magnitud de los controles ascendentes, mediados por la calidad de la planta hospedante, fue particularmente más fuerte sobre los insectos minadores de hoja. Los autores sugieren que estos resultados se pueden atribuir a que los minadores se caracterizan por su mayor tiempo de desarrollo en contacto íntimo con la planta hospedante y por lo tanto tienen una alta probabilidad de ser afectadas por la variación espacial y estacional de la calidad de la planta hospedera. Por otro lado, los cambios temporales en la disponibilidad de recursos podrían determinar la ventana temporal de ataque para muchos insectos fitófagos (Feeny, 1970; Watt 1987; Weis et al. 1988; Kerslake y Hartley 1997). En general la oviposición coincide con la máxima disponibilidad de recursos (Anderson et al. 1989; Straw 1991; Fondriest y Price 1996) y las hembras podrían mostrar preferencia por oviponer sobre hojas de mayor calidad que maximizarán el rendimiento posterior de las larvas (Walker et al. 2008).

Luego del estrés generado por la sequía, la herbivoría total (todos los gremios juntos) aumentó hacia el final de la estación de crecimiento. Esta respuesta fue mediada principalmente por una disminución de la herbivoría por minadores y por el aumento en la frecuencia y daño foliar por insectos picadores. Varios estudios han demostrado que insectos con diferentes modos de alimentación pueden variar en su grado de sensibilidad frente al estrés por sequía (Larsson 1989; Björkman y Larsson 1991). Por ejemplo, los insectos que se alimentan de la savia del floema (como los chupadores o picadores de hojas) tienden a aumentar en plantas estresadas debido a aumentos en la concentración de N soluble (Larsson 1989; Björkman y Larsson 1997, Huberty and Denno 2004). En cambio, se ha demostrado que los insectos masticadores no se ven afectados por la calidad del alimento luego de un estrés por sequía (Koricheva et al. 1998, Bezemer y Jones, 1998; Whittaker, 2001). Aparentemente, los insectos minadores de hojas pueden ser más sensibles a los cambios en la calidad de la hoja en comparación con otros gremios de insectos como los masticadores y los que se alimentan del floema (Björkman y Larsson 1997; Bezemer y

Jones, 1998; Koricheva et al. 1998). Existen varias razones por lo cual los insectos minadores de hojas podrían verse afectados luego de un estrés por sequía (Sanderson et al. 1997, Preszler y Price 1994, Craig et al. 1989). Por un lado, la pérdida de turgencia que sufren las hojas puede disminuir la distancia entre las nervaduras y como consecuencia de ello, las hembras podrían tener dificultades para insertar su ovipositor entre dos venas contiguas (Scheirs et al. 2001a). Además, la pérdida de turgencia foliar puede disminuir la cantidad de jugos vegetales que exuda la planta al ser dañada por la hembra, lo cual puede resultar en un recurso escaso para el desarrollo de sus larvas (Scheirs y De Bruyn 2005; Björkman y Larsson 1997; Staley et al. 2006).

En los dos años de estudio la tasa de parasitismo se mantuvo constante y no cambió con el tratamiento de fertilización. A pesar que existen evidencias que apoyan la teoría que el impacto de los enemigos naturales sobre las poblaciones de insectos herbívoros aumenta con la disponibilidad de recursos (Oksanen et al. 1981), muchos otros estudios han demostrado que no existe un efecto en cascada hacia los enemigos naturales con el aumento de los recursos (Gruner 2004, Dyer and Stireman 2003, Karimzadeh et al. 2004, Bouchard et al. 2003, Down et al. 2000). En este estudio, el efecto positivo del subsidio de N sobre los minadores de hojas y el efecto negativo de la sequía no se propagaron en forma lineal hacia el nivel trófico de los parasitoides. Alguna de las razones que podrían resultar de la ausencia de efectos en cascada ascendentes hacia los enemigos naturales podrían ser la competencia entre herbívoros (Karimzadeh et al. 2004), la dilución de sustancias químicas vegetales en el cuerpo de herbívoros (Cowgill et al. 2004) y el rango de dieta de los enemigos naturales (Koricheva et al. 2000). Por otro lado, el pequeño tamaño poblacional de los parasitoides en este sistema (Chaij et al. 2016) podrían determinar la falta de una respuesta frente a aumentos de la calidad de la planta hospedera.

En resumen, la adición de N sobre la base de la cadena trófica se transmitió al nivel trófico de los herbívoros pero no sobre los parasitoides de minadores de hojas. Sin embargo, el impacto de la adición de N varió con las condiciones climáticas así como dentro y entre gremios de insectos. Mis resultados muestran que la presencia de una sequía puede anular o enmascarar los efectos de las fuerzas ascendentes sobre las poblaciones de herbívoros. Las especies de plantas consumidas por cada gremio de herbívoros pueden estar limitadas por la disponibilidad de recursos, y los gremios de herbívoros pueden ser vulnerables diferencialmente a sus enemigos naturales. En consecuencia, la disponibilidad de recursos de las plantas hospederas, la presencia de enemigos naturales como las condiciones abióticas pueden diferir en su influencia sobre diferentes gremios de insectos.

CAPÍTULO V

Efecto de la fragmentación natural de los bosques de *Nothofagus pumilio* sobre la herbivoría por insectos del dosel y la tasa de parasitismo que experimentan los minadores de hojas.

5.1. Introducción

La fragmentación del paisaje es el proceso de división de un hábitat continuo en un número variable de pequeños y aislados parches (fragmentos) inmersos dentro de una matriz de hábitat distinto al original (Ranta et al. 1998; Franklin et al. 2002; Ewers y Didham, 2006a; Didham 2010). La fragmentación se considera una de las mayores amenazas de la biodiversidad y funcionamiento de muchos ecosistemas terrestres (Sunders et al. 1991, Harrison y Bruna 1999, Laurence et al. 2002). Una de las consecuencias más evidentes de este proceso es la pérdida de hábitat ya que aumenta el aislamiento de cada fragmento respecto del hábitat continuo (Didham 2010). Sus efectos incluyen cambios en la composición y abundancia de especies y en las interacciones tróficas, tales como planta-herbívoro (Debinsky y Holt 2000).

Durante las últimas tres décadas, el problema de la fragmentación de hábitats ha sido abordado desde diferentes perspectivas. Una de las teorías que más ha influido en los estudios de ambientes fragmentados es la *teoría de biogeografía de islas* desarrollada por MacArthur y Wilson (1967). La aplicación de esta teoría a los sistemas terrestres considera a los remanentes de vegetación original como “islas” rodeadas por áreas altamente modificadas e inhóspitas para las especies que persisten en los fragmentos (Haila 2002). El modelo de islas asume que el número de especies se encuentra en equilibrio dinámico entre la inmigración y la extinción de especies, y que las tasas de estos procesos sólo varían en función del tamaño de la isla y su grado de aislamiento de la masa continental (MacArthur y Wilson 1967, Simberloff 1974). Las islas de mayor tamaño y más cercanas a la fuente de especies (“el continente”) tendrán un mayor número de especies que aquellas más pequeñas y más alejadas. La teoría asume también que las poblaciones serán de mayor tamaño en las islas de mayor área, y que por lo tanto su riesgo de extinción será más reducido.

Sin embargo, el hecho que muchos paisajes fragmentados no dispongan de una auténtica fuente de colonizadores, ha estimulado el desarrollo de la *teoría de metapoblaciones* como hipótesis alternativa a la teoría insular (Hanski, 1998). La idea de metapoblación (población de poblaciones, Levins 1970) propone un escenario alternativo para aquellas regiones donde los hábitats naturales han quedado reducidos a pequeños fragmentos interconectados (archipiélagos). Este modelo propone que las poblaciones locales de organismos están sometidas a una dinámica propia de extinción y colonización. Mientras esta dinámica tenga un balance positivo, la metapoblación persistirá en el tiempo. La probabilidad de recolonización de un fragmento tras un evento de extinción dependerá de su distancia media al resto de los fragmentos que integran el archipiélago, así como de la proporción de archipiélagos ocupado por la especie en cuestión (Hunter, 2002).

La diferencia entre ambas teorías es que la teoría de metapoblaciones se enfoca en la dinámica de una población viviendo en una red de fragmentos. En cambio la teoría de islas modela la dinámica de la riqueza de especies en islas que reciben inmigrantes en una sola dirección, desde el continente hacia las islas. Aunque la teoría de metapoblaciones fue utilizada como marco teórico en diversos estudios sobre fragmentación de hábitat a partir de la década de los noventa, presenta algunas dificultades en su aplicación en paisajes fragmentados (Gonzalez et al. 1998, Tschardt et al. 2002a; Laaksonen et al. 2008). Esta dificultad recae en que no considera la influencia de la matriz continua sobre la dispersión

de los organismos y además asume un número “infinito” de fragmentos. Actualmente, la ecología del paisaje contribuyó al desarrollo del concepto *parche-matriz-corredor* (Forman y Godron 1986). Este modelo reconoce, que los fragmentos de vegetación pueden estar compuestos por diferentes tipos de vegetación y pueden variar en tamaño, forma y distribución espacial. Reconoce también la importancia del contexto espacial, la matriz que rodea a los fragmentos es el tipo de vegetación dominante y más extensa en el paisaje. Los corredores son estructuras lineales de la vegetación que conectan los fragmentos y que generalmente tienen el mismo tipo de vegetación de los fragmentos que conectan (Forman y Godron 1986, Forman 1995a, b). Por lo tanto, en contraste con la teoría de islas, los fragmentos y su biota están fuertemente influenciados por procesos físicos y biológicos de la matriz que los rodea. El grado de aislamiento de los fragmentos depende de la distancia a un hábitat de características similares, de su posición en el paisaje, y del contraste entre el uso de la tierra que rodea a los fragmentos (matriz) que influye en el movimiento de los organismos (Saunders et al. 1991; Ricketts 2001). Con el transcurso de los años las teorías se fueron complejizando aún más. Actualmente la teoría de metacomunidades incorpora las interacciones entre múltiples especies dentro de parches de vegetación (Leibold et al. 2004). Esta teoría ha sido también muy utilizadas en el estudio de paisajes fragmentados (Helm et al 2006, Joshi et al. 2006, Chisholm et al. 2011). Es así que en la actualidad, la ecología del paisaje así como la teoría de metacomunidades proporcionan un marco teórico más completo. Este nuevo marco teórico permite entender cuáles son los patrones y procesos asociados a la fragmentación del hábitat que pueden influir en la abundancia y riqueza de especies, así como en las interacciones tróficas (Forman y Gordon 1968; Turner, 1989; Hanski y Simberloff, 1997; Hanski, 2003; Aizen y Feinsinger, 1994a).

5.1.1. El efecto de la fragmentación de los bosques sobre las interacciones tróficas

La composición y configuración del paisaje pueden afectar la distribución y abundancia de los organismos (Forman y Godron 1986, Turner 1989, Turner et al. 2001, Turner 2005, Lindenmayer y Fischer 2006). En particular, la fragmentación de un bosque continuo en una serie de pequeños fragmentos aislados podría afectar negativamente la abundancia y diversidad de especies debido a la disrupción de procesos biológicos claves como la dispersión y la adquisición de recursos (Saunders et al. 1991, Harrison y Bruna 1999, Lindenmayer y Fischer 2006). Por lo tanto, la abundancia y riqueza de especies podría disminuir con el tamaño del fragmento, debido a la reducción de la heterogeneidad del hábitat que influye sobre la cantidad y calidad de recursos (Leibold et al. 2004, Ewers y Didham, 2006a, Fig. 5.1a). La forma de los fragmentos también puede afectar la abundancia y riqueza de especies a través de cambios en la relación perímetro/área (P/A) (Faganet al. 1999, Collinge y Palmer 2002 Collinge, 1996). La forma determina principalmente la longitud y las propiedades del borde (“efecto de borde”), así como su interacción con los hábitats adyacentes o matriz circundante (Laurence y Yensen, 1991). Cuando se generan hábitats de borde ocurren cambios en la temperatura, luminosidad, evapotranspiración y velocidad del viento que disminuyen hacia el interior del fragmento, mientras que la humedad del suelo aumenta (Kapos, 1989). Por lo tanto, la importancia relativa del “efecto borde” dependerá del tamaño del fragmento (Murcia 1995), en un fragmento pequeño el “efecto borde” es comparativamente más importante que en un

fragmento de mayor tamaño. El impacto de los cambios en el ambiente abiótico generado por el efecto borde dependerá de la capacidad de los organismos de adaptarse a estas nuevas condiciones (Murcia 1995; Gascon et al. 1999; Lopez-Barrera et al. 2007). Comparativamente, el “efecto de borde” sería más marcado en fragmentos de formas complejas (por ej. alta relación P/A) que en fragmentos de formas regulares (círculos o cuadrados). Esto es debido a que para dos fragmentos de un mismo tamaño (área), el borde más irregular implica una mayor relación borde/núcleo, y por tanto una disminución del hábitat núcleo (zona menos afectada por el hábitat circundante). Así, estos cambios en la estructura del hábitat conllevan a cambios en la composición y abundancia de especies (Laurence y Yensen, 1991; Murcia, 1995; Bruna 2002, Fig. 5.1 a).

El grado de conectividad entre fragmentos y el aislamiento respecto al bosque continuo dependerá de la distancia que los separa y de las características del hábitat circundante (Cook et al. 2002). Cuanto mayor sea el contraste entre las características del hábitat circundante y de los fragmentos, mayor será la pérdida en la riqueza y abundancia de organismos. Por lo tanto, los fragmentos pueden estar cercanos en término de distancia, pero pueden estar funcionalmente aislados si están rodeados de un hábitat que limita el intercambio de especies desde el hábitat continuo hacia los fragmentos (Bustamante y Grez 1995). Es así que el grado de aislamiento así como la estructura del hábitat circundante puede alterar la dinámica de colonización- extinción en los fragmentos (Brotons et al. 2003; Cronin y Haynes, 2004, Fig. 5.1 a).

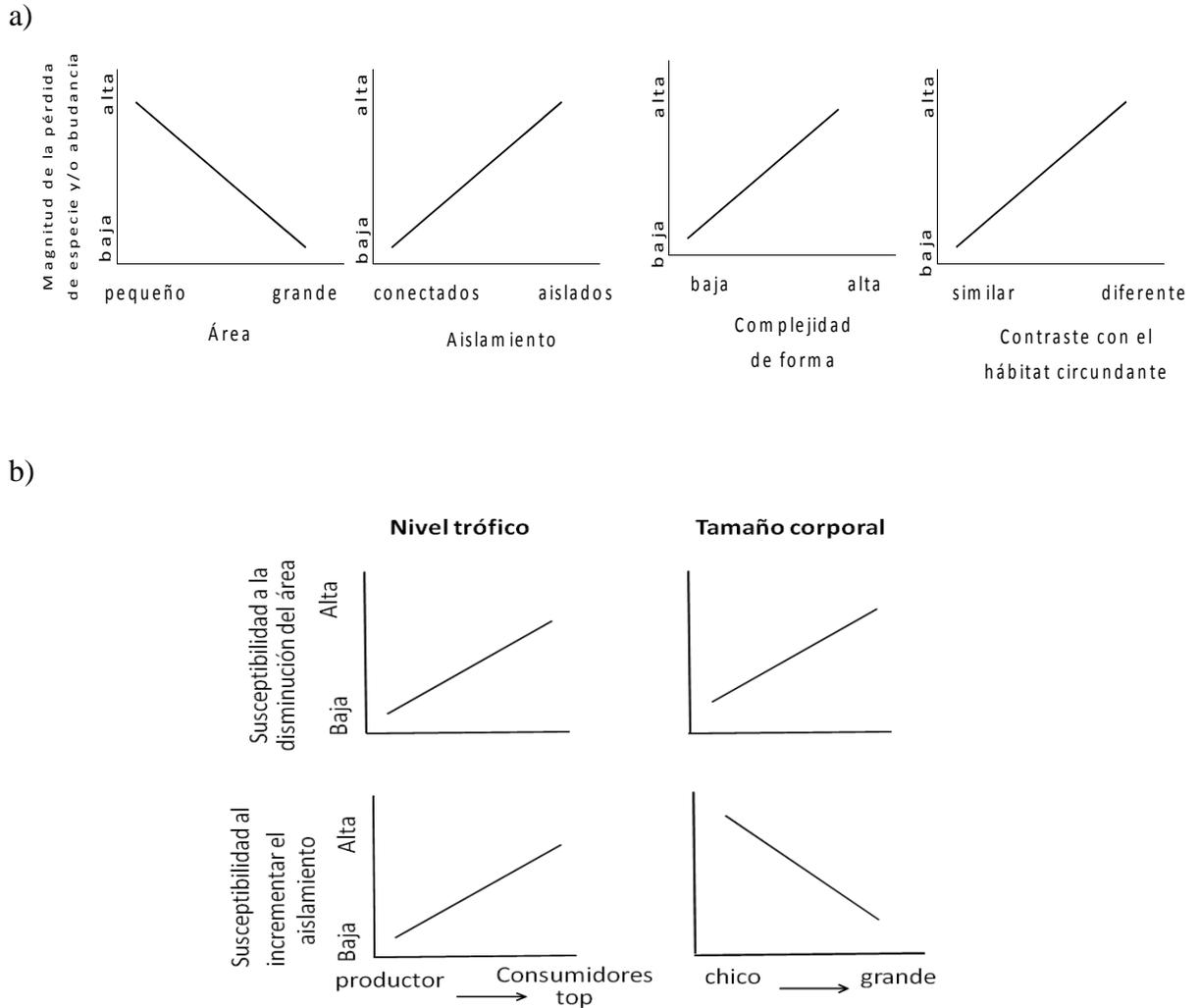


Fig. 5.1. a) Algunas predicciones generalizadas de cambios en la riqueza y/o abundancia de especies de acuerdo a diferentes atributos de los fragmentos, según: el área de un fragmento; aumento de la distancia a la matriz principal de bosque; complejidad de forma y contraste con la matriz de hábitat circundante y b) según la posición de los organismos en la red trófica (izquierda) y del tamaño corporal de los mismos (derecha) (modificado de Laurance, 1991; Didham et al. 1998b; Davies et al. 2000; Tschardt et al. 2002a; Henle et al. 2004).

Mientras que la relación entre el tamaño del área de un fragmento y la diversidad de especies ha sido ampliamente estudiada (e.j. Saunders et al. 1991; Baur y Erhardt, 1995; Jacquemyn et al. 2001; Fahrig 2003; Ewers y Didham, 2006a; Watling y Donnelly 2006), las consecuencias de la fragmentación sobre las interacciones tróficas (e.j. planta-insecto herbívoro-parasitoide) han sido comparativamente menos estudiadas (Fischer y Matthies 1998; Kearns et al. 1998; Lienert 2004; Sabatino y Aizen, 2010). Algunos estudios recientes muestran que la deforestación y la fragmentación del hábitat en los bosques templados de Chile redundaron en el empobrecimiento de la fauna de insectos herbívoros así como en cambios en las interacciones planta-animal en comparación con la matriz de bosque

continuo (Donoso et al. 2004; Jaña y Grez, 2004, Valdivia et al. 2006, Vásquez et al. 2007). Recientemente Valladares et al. (2012) analizaron los efectos de la fragmentación antrópica sobre la estructura y funcionamiento de las redes de interacción de antagonismo (planta-herbívoro-parasitoide) en los bosques del Chaco central de Argentina. Sus resultados muestran que en los fragmentos más pequeños el número de interacciones registradas fue 40 % menor que en los fragmentos de mayor tamaño. Asimismo, en ecosistemas de bosques tropicales, Murakami et al. (2008) observaron una menor tasa de parasitismo y menor complejidad en la estructura de las redes de interacción herbívoro-parasitoide a medida que disminuyó la conectividad entre fragmentos.

Por otro lado, no todas las especies son igualmente afectadas por la fragmentación del hábitat (Didham et al. 1998). En general, se espera mayor efecto de la fragmentación a medida que se asciende en la cadena trófica, debido a la inestabilidad en la dinámica de los recursos basales en ambientes fragmentados y a la susceptibilidad a la extinción de las poblaciones de menor tamaño (Komonen et al. 2000, Kruess y Tschamntke 1994, Tschamntke y Kruess 1999, Fig. 5.1b). Es así que en general los parasitoides y depredadores son más propensos a la extinción que sus presas (Zabel y Tschamntke 1998; Komonen et al. 2000; Hoyle y Gilbert 2004). Sin embargo, el impacto de la fragmentación sobre las interacciones tróficas dependerá también de las características de los organismos involucrados (Mikkelsen 1993; Starzomski y Srivastava 2007). Para aquellos organismos más generalistas o de alta movilidad o de menor tamaño corporal el impacto podría ser menor ya que su nicho nutricional es más amplio. Algunos estudios muestran que poblaciones de mayor tamaño corporal fluctúan menos al impacto de la fragmentación respecto de poblaciones de menor tamaño y por lo tanto predicen que las especies más grandes son menos propensas a la extinción (Pimm, 1991; Cook y Hanski 1995). En cambio, los organismos especialistas o de baja movilidad serán los más susceptibles a la fragmentación ya que la baja movilidad y la dieta más estrecha que los caracteriza determinan su permanencia en un único parche o que se muevan a cortas distancias (Holt et al. 1999; Didham et al. 1998b; Davies et al. 2000; Fig. 5.1b).

El impacto de la fragmentación sobre la abundancia y composición de insectos herbívoros puede variar con la latitud (Andrew y Hughes, 2005a; Pennings y Silliman, 2005; Adams y Zhang, 2009, Garibaldi et al. 2011). La latitud representa un gradiente ambiental complejo que afecta las interacciones tróficas, en particular los cambios en la temperatura y en el fotoperíodo que ocurren con la latitud afectan directamente la actividad de los insectos herbívoros y la de sus enemigos naturales e indirectamente a través de cambios en la cantidad y calidad del alimento (Andrew y Hughes, 2004). En bosques de *N. pumilio* se ha demostrado que el daño foliar por insectos, la densidad de herbívoros y el tamaño foliar disminuyen con la latitud (Garibaldi et al. 2011). Los autores concluyeron que la variación latitudinal en las tasa de folivoría fue parcialmente manejada por la temperatura ya que por cada grado centígrado en el aumento de la temperatura, la proporción de hojas consumidas por insectos creció 11%. Asimismo, Pennings et al. (2009) encontraron que la abundancia de herbívoros y el daño foliar disminuye con el aumento de la latitud, aunque se registró una gran variabilidad que dependió de la identidad de la planta hospedante y los herbívoros asociados. Sin embargo, Andrew y Hughes (2005a, b) no encontraron ninguna tendencia latitudinal en la densidad de insectos ni en los patrones de herbivoría sobre *Acacia falcata*. Estudios actuales sugieren que la abundancia de enemigos naturales (parasitoides y/o depredadores) puede ser relativamente constante o disminuir con

la latitud (Price 1991; Cornell et al. 1998; Andrew y Hughes, 2005b). Sin embargo, aún no se conoce en qué medida el efecto de la fragmentación de los bosques sobre las interacciones tróficas (planta-herbívoro-parasitoide) podría variar con la latitud (Travis, 2003).

Los bosques de *Nothofagus pumilio* (“lenga”) en el norte de la Patagonia andina forma extensos bosques monoespecíficos (Veblen et al. 1996) con más de 2000 km de extensión latitudinal en el sur de Argentina (35 a 55° S). Existen también fragmentos de diferente tamaño, forma y grado de aislamiento respecto a la matriz de bosque continuo que se encuentran inmersos en la estepa semiárida. Esta fragmentación natural del paisaje, que ocurre a través de un gradiente latitudinal, puede modificar los niveles de herbivoría crónica así como la magnitud del control que ejercen los enemigos naturales (parasitoides).

El objetivo general de este capítulo fue evaluar la influencia de la fragmentación natural de los bosques de *N. pumilio* sobre los niveles de folivoría por insectos y la tasa de parasitismo que experimentan los insectos minadores de hojas.

Hipótesis 1: La fragmentación del bosque reducirá el tamaño de las poblaciones de insectos herbívoros y de sus parasitoides. El impacto sobre los consumidores y sus enemigos naturales dependerá del grado de aislamiento respecto a la matriz continua de bosque, de la distancia entre fragmentos, de su tamaño y su forma.

Se predice que las poblaciones de consumidores y sus enemigos naturales localizadas en los fragmentos más aislados, de menor tamaño y de formas más irregulares serán las más afectadas, respecto a las mismas poblaciones localizadas en la matriz de bosque continuo.

Hipótesis 2: El efecto de la fragmentación sobre las interacciones consumidor - presa aumentará a medida que se asciende en la cadena trófica, debido al menor tamaño poblacional de las especies que ocupan los niveles más altos de la cadena trófica (parasitoides) y al impacto de los fenómenos estocásticos (demográficos o ambientales) sobre las poblaciones pequeñas.

Los fragmentos más aislados, de menor tamaño y de formas más irregulares así como el aumento de la distancia entre fragmentos tendrán un efecto negativo mayor sobre la tasa de parasitismo que sobre los niveles de herbivoría.

5.2. Materiales y métodos

5.2.1. Área de estudio

El área de estudio abarcó el extremo oriental de la distribución de *N. pumilio* en la provincia de Río Negro y Chubut (Fig. 5.2). Esta especie arbórea decidua se distribuye a través de un gradiente ambiental oeste - este que ocupa una franja de ~ 60 km de ancho; a lo largo de ese gradiente la precipitación anual varía desde los 3000 mm sobre el límite con Chile a 300 mm en la estepa patagónica (Barros et al. 1983). Este fuerte gradiente de precipitación, determina importantes diferencias para el establecimiento y desarrollo de la regeneración natural de la especie. En la región central de su distribución, en el ecotono bosque -estepa (800 mm), se caracteriza por extensos bosques puros de *N. pumilio*. Un gran

porcentaje de estos bosques se encuentran bajo la jurisdicción y protección de Parques Nacionales. Hacia el este de la región, inmerso en la estepa semiárida y sobre laderas altas, se desarrollan fragmentos de bosques puros de *N. pumilio* que en su gran mayoría están asociados a pequeños cañadones.

5.2.2. Diseño del muestreo

Durante cuatro años en el mes de marzo (2011-2014), seleccioné cuatro áreas de bosque puros de *N. pumilio* localizadas entre 41° y 44° latitud Sur (Fig. 5.2). Cada área de estudio estuvo representada por una matriz de bosque continuo y fragmentos naturales de bosque a la misma latitud. Dos áreas de bosque se localizaron en la provincia de Río Negro (Valle del Challhuaco, 41°15' S, 71°17'O y Foyel, 41°33' S, 71°20' O, Fig. 5.2) y las otras dos en la provincia de Chubut (Estancia La Súñica, 43°12' S, 71°12' O y Lago Guacho, 43°49' S, 71°25'O, Fig. 5.2). Asociados a cada matriz de bosque continuo seleccioné 7 y 8 fragmentos en el Valle del Chalhuaco y Foyel, y 10 y 11 fragmentos asociados a la Estancia La Súñica y Lago Guacho, respectivamente. Todos los fragmentos seleccionados tuvieron diferente tamaño, forma y distancia a la matriz de bosque continuo y a otros fragmentos localizados a la misma latitud. Los fragmentos de bosques más cercanos entre sí conformaron un archipiélago (Fig. 5.3).



Fig. 5.2. Ubicación geográfica de las cuatro áreas de estudio, de norte a sur: Valle del Challhuaco (fragmentos=10), Cacique del Foyel (fragmentos=11), La Súñica (fragmentos=7) y Lago guacho (fragmentos=8).

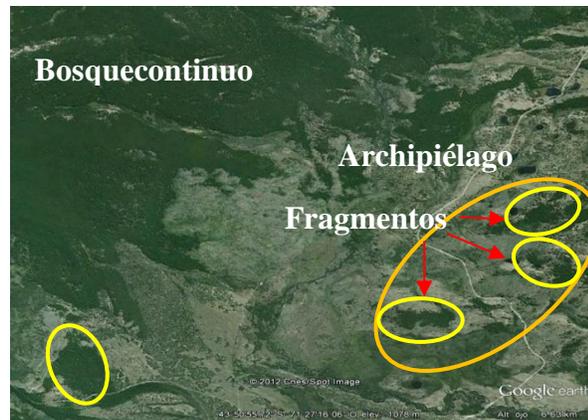


Fig. 5.3. Imagen de la Matriz de bosque continuo de *N. pumilio* (izquierda/arriba) y fragmentos de bosque de diferente tamaño, forma y distancia (círculos amarillos) a la matriz. Los fragmentos más cercanos entre sí forman un archipiélago (círculo naranja).

La matriz de bosque continuo y los fragmentos asociados fueron georreferenciados a través del análisis de las imágenes de Google Earth. En total seleccioné 36 fragmentos inmersos en la estepa semiárida dentro de un rango de tamaños que abarcó 0.5 a 100 has (Fig. 5.3). Estos fragmentos fueron agrupados en 15 archipiélagos en total, cada archipiélago tuvo un promedio de 2 a 3 parches de bosque. Los fragmentos fueron caracterizados por su tamaño (ha), relación perímetro/área y la distancia de cada fragmento a la matriz de bosque continuo y al fragmento más cercano. La caracterización de los fragmentos se realizó mediante el uso de *Photoshop cs6*. Para evaluar el tamaño de la matriz de bosque continuo y de los fragmentos asociados, primero delimité el perímetro de cada uno de ellos en las imágenes de Google Earth. Posteriormente calculé la superficie de cada fragmento y matriz de bosque continuo, para ello estimé los píxeles (px) de cada fragmento y la comparé con la superficie de un rectángulo de tamaño conocido. La forma de los parches es un atributo espacial difícil de cuantificar debido al número infinito de formas posibles. Las medidas de forma más comunes están basadas en la cantidad relativa de borde o perímetro por unidad de área y es frecuentemente estandarizada a una forma simple (círculo o cuadrado). Para poder comparar la forma de los parches de distintos tamaño calculé el índice de forma (IF). Este índice mide la complejidad de la forma de un parche comparado con una forma estándar (en este caso cuadrada) del mismo tamaño. Este índice se calculó como: $IF = 0.25 * p_i / \sqrt{a_i}$, donde p_i es el perímetro del parche i y a_i es el área del parche i . El valor de este índice es cercano a uno cuando el parche tiende a ser cuadrado mientras incrementa su valor cuando los parches son irregulares (Pauchard et al. 2006). Para estimar la distancia entre parches medí la distancia al vecino más cercano, que corresponde a la distancia más corta entre un parche y su vecino. La distancia vecina más cercana se obtiene calculando la distancia en línea recta más corta entre el borde del parche focal y el borde de su vecino. La misma metodología fue utilizada para estimar la distancia entre cada parche respecto a la matriz continua de bosque (Pauchard et al. 2006).

En cada matriz de bosque continuo y en los fragmentos, seleccioné al azar 10 árboles adultos (~ 30 m. de altura) separados a una distancia de 10 m aproximadamente y a una distancia del borde de 20 m. Los árboles seleccionados fueron de tamaño similar (D.A.P., media \pm ES = 49.34 \pm 27.5 cm). En cada árbol se cosechó una rama a 5-6 m de

altura aproximadamente y en general tenían un promedio de 500 hojas. Las ramas fueron inmediatamente almacenadas en bolsas de plástico dentro de un recipiente refrigerado y llevadas al laboratorio y mantenidas en heladera para su conservación. El muestreo se realizó sobre hojas adultas para evitar confundir la variación debida a cambios temporales asociados con los procesos de maduración de la hoja con la variación interanual (Faeth 1985, Kause et al. 1999). En cada hoja se estimó el daño foliar por diferentes gremios de insectos (frecuencia de daño y porcentaje de área foliar dañada), la tasa de parasitismo sobre insectos minadores de hojas y algunas características físicas y/o químicas de las hojas de importancia para los insectos. Para más detalle ver Cap. II y IV.

5.3. Análisis de datos

Para evaluar el efecto de la fragmentación sobre los niveles de folivoría y la tasa de parasitismo sobre insectos minadores de hojas empleé modelos lineales mixtos con estructura jerárquica, utilizando la función `lme` del paquete `nlme` (Bates y Maechler 2009). En todos los casos la variable respuesta se expresó en forma relativa, como la diferencia entre el valor promedio de los fragmentos respecto a la matriz de bosque continuo (%). Un valor negativo indica una disminución de la variable con respecto a la matriz principal de bosque mientras que un valor positivo indican aumentos (Aizen y Feinsinger 1994a). El diseño de muestreo se caracterizó por una estructura anidada, que incluyó los fragmentos agrupados en archipiélagos y estos dentro de áreas. Los fragmentos fueron incorporados al modelo como factor fijo, mientras que los archipiélagos y áreas como factor aleatorio (Crawley 2007). Los factores predictivos del modelo fueron: 1) tamaño del fragmento, 2) índice de forma, 3) distancia de los fragmentos respecto a la matriz de bosque continuo, 4) distancia al parche más cercano y 5) latitud a la que se encuentra cada fragmentos. Para ajustar el modelo algunos parámetros de covarianza (interacciones) fueron descartados ya que no disminuyeron significativamente los residuos del modelo (Littell et al. 1996).

Para estimar los efectos de la fragmentación sobre algunas características físicas y/o químicas de las hojas de importancia para los insectos herbívoros realicé regresiones lineales jerárquicas. En particular evalué la relación entre el área foliar dañada y la frecuencia de daño con el tamaño de las hojas (mm^2), dureza foliar (g/mm^2), área foliar específica (mm^2/mg) y porcentaje de humedad (%).

Todos los análisis se realizaron con el paquete estadístico R versión 2.13.1 (R Development Core Team 2005) usando el método de máxima verosimilitud restringida (REML) para la estimación de los parámetros (Crawley 2007). Para modelar varianzas heterogéneas y cumplir con los supuestos del modelo incorporé una función llamada varianza de identidad (`varIdent`). Esta función estima una varianza diferente para cada nivel del factor, agregando $n-1$ parámetros al modelo (Pinheiro, y Bates 2000). Para determinar colinealidad entre las variables utilicé en la sintaxis de R el Factor de Inflación de la Varianza (VIF). En general, se considera que existen problemas de colinealidad si algún VIF es superior a 10, que corresponde a un $R^2 \sim 0,9$. Sin embargo, existe controversia al respecto (ver Fox 1992, O'Brien 2007, Zuur et al. 2009). Para todas las variables estudiadas, mis resultados arrojaron valores de VIF inferior a 2, por lo tanto fueron todas incluidas en

el modelo mixto. Sin embargo, el análisis de interacciones entre las variables estudiadas se limita por el número de casos independientes (n efectivo). En este caso, se combinaron y se redujeron a aquellas variables que no fueron significativas dentro del modelo mixto y seleccioné aquellas interacciones con un conocimiento biológico previo (Zuur et al. 2010). Además para solucionar problemas de convergencia entre las interacciones incorporé la función `lmeControl` (`opt='optim'`) (Belisle, 1992). Para la selección de los modelos de mejor ajuste empleé el criterio de información de Akaike (AIC, Anderson et al. 2000, Burnham y Anderson 1998, 2001).

5.4. Resultados

5.4.1. Efecto de la fragmentación natural sobre el daño foliar por insectos

En términos absolutos la frecuencia de daño total (FDT, todos los folívoros juntos) fue similar entre bosque continuo y los fragmentos (media \pm ES: Bosques continuos: 65.05 ± 11.5 Fragmentos 72.69 ± 2.64 ; $F= 3.2$, $P= 0.07$), mientras que la proporción de área foliar dañada (AFD) fue en promedio menor en el bosque continuo que en los fragmentos (Media \pm ES: Bosques continuos: 5.45 ± 1.18 , Fragmentos 8.83 ± 0.85 ; $F= 11.48$, $P= 0.001$). Sin embargo, esa tendencia no fue consistente para todas las áreas estudiadas. El bosque continuo del Lago Guacho registró la menor frecuencia de hojas dañadas ($F= 20.35$, $P= 0.0001$; después de la prueba de Tuckey, Fig 5.4.1 a). En cambio, fragmentos de Challuaco mostraron los niveles más altos de área foliar consumida, siendo significativamente diferente del bosque continuo de la Suñica y lago Guacho ($P < 0.05$, después de las pruebas de Tuckey, Fig. 5.4.1 b).

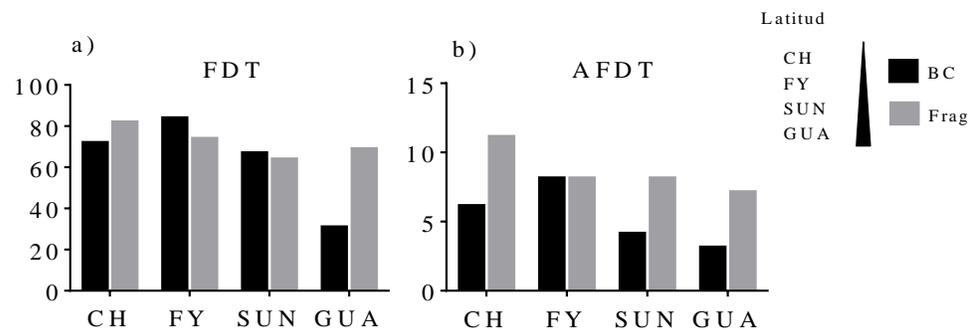


Fig. 5.4.1. a y b) Valores promedio de frecuencia de daño y área foliar dañada total (todos los gremios juntos: FDT y AFDT, respectivamente) para fragmentos (Frag) y bosque continuo (BC) según la Latitud. El daño foliar corresponde al valor promedio según bosque continuo ($n=4$) y fragmentos ($n=36$). De norte a sur: CH: Challhuaco, FY: Foyel, SUN: Suñica y GUA: Lago Guacho.

5.4.1.1. Frecuencia de daño foliar relativa

La frecuencia de daño foliar relativa total (FDTR, todos los gremios juntos) decreció con la distancia a la matriz de bosque continuo, mientras que la latitud tuvo un efecto marginal (Cuadro 5.4.1; Fig. 5.4.2a). En general los fragmentos ubicados a la latitud del Foyel registraron valores de FDTR por debajo de los valores registrados en el bosque continuo, mientras que los fragmentos ubicados a la latitud del Lago Guacho mostraron un patrón inverso (Fig. 5.4.2a). Ninguna de las otras variables estructurales del paisaje (tamaño de los fragmentos, distancia al parche más cercano e índice de forma) fueron significativas para explicar la frecuencia de daño total por insectos en estos bosques ($P > 0.05$).

El análisis de los resultados discriminado por tipo de gremio de insectos, mostró que la frecuencia de daño relativa por minadores (FDM, todos los minadores juntos) disminuyó con la distancia al bosque continuo y su efecto dependió de la latitud (Cuadro 5.4.1; Fig. 5.4.2b). El efecto de la distancia sobre la FDM se mantuvo para todas las áreas estudiadas excepto para los fragmentos ubicados a la latitud del Lago Guacho. En este caso el daño por minadores no mostró un patrón claro con la distancia al bosque continuo (Fig. 5.4.2b). La FDM aumentó marginalmente con el tamaño de los fragmentos (Cuadro 5.4.1, Fig. 5.4.2d). Sin embargo, la mayoría de los fragmentos visitados estuvieron dentro de un rango de tamaño de 0.5 a 20 ha (Fig. 5.4.2d), en ese rango de tamaños la FDM relativa no mostró un patrón claro de aumento con el área de los fragmentos. Por otro lado, los patrones observados para la FDM fueron explicados por el minador lineal (Cuadro 5.4.1; Figs. 5.4.2c y 5.4.2e), mientras que el minador bolsa y galería no fueron significativos para explicar la FDM en estos bosques ($P > 0.05$).

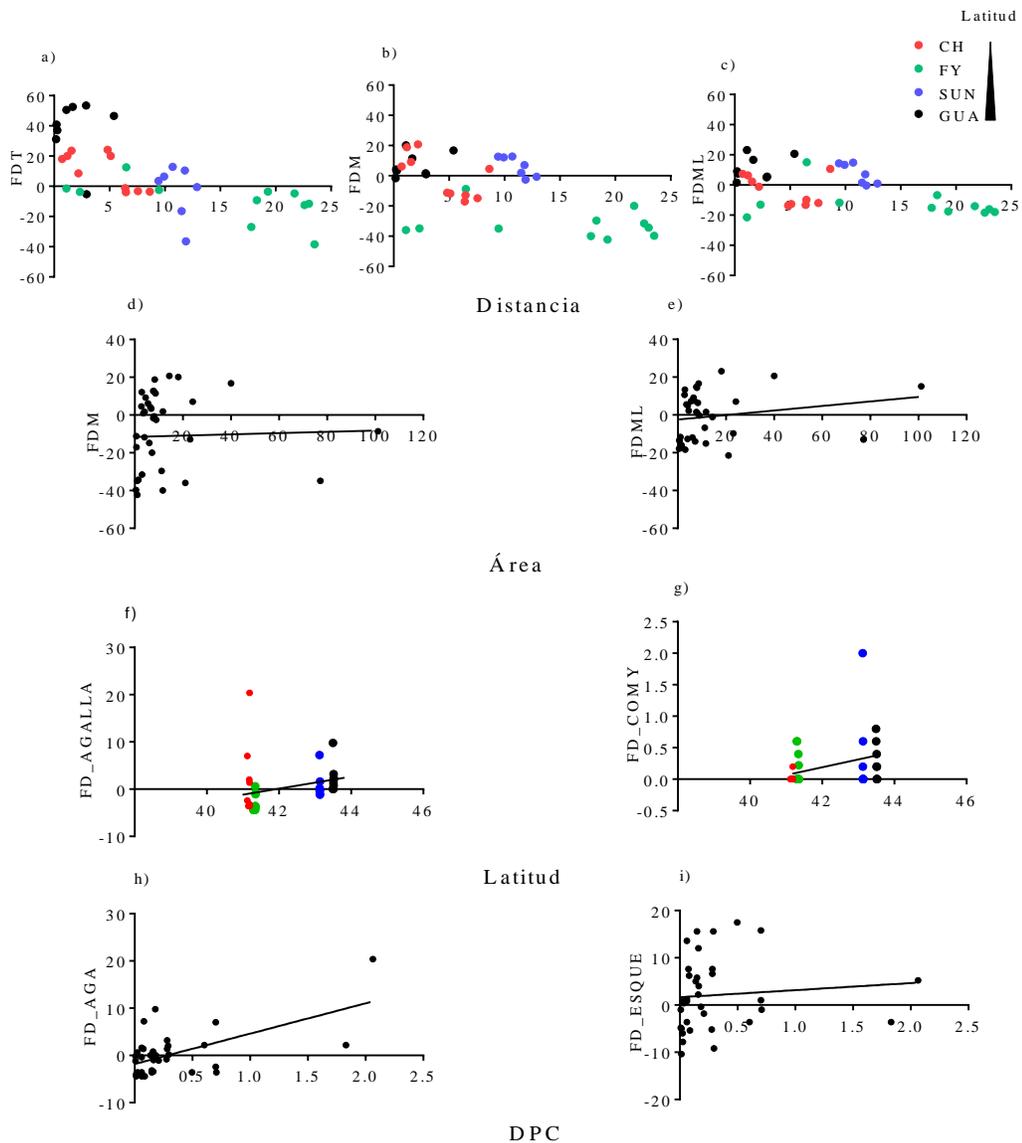
La frecuencia de daño relativa por insectos comedores de yemas y agalladores aumentó con la latitud (Cuadro 5.4.1; Fig. 5.4.2f y 5.4.2g), mientras que la frecuencia de daño por esqueletizadores y agalladores aumentaron con la distancia al parche más cercano (Cuadro 5.4.1; Fig. 5.4.2h y 5.4.2i). Sin embargo, las tendencias observadas fueron poco claras ya que la mayoría de los fragmentos estuvieron a una distancia no mayor de 0.7 km respecto de otros fragmentos y dentro de ese rango de distancias, la herbivoría por estos gremios no presentó una tendencia clara (Fig. 5.4.2h y 5.4.2i).

Por otro lado, en ninguna matriz de bosque continuo hubo insectos comedores de yemas y solo en la matriz de Challhuaco se detectaron pegadores. Además, en varios fragmentos hubo ausencia de insectos agalladores y comedores de yemas. A pesar de la alta frecuencia de daño por insectos masticadores y picadores, y en menor medida de pegadores ninguna de las variables estructurales del paisaje fueron significativas para explicar la frecuencia de daño por estos gremios ($P > 0.05$, Cuadro 5.4.1).

Cuadro 5.4.1. Resultados del análisis de modelos mixtos para frecuencia de daño total relativo (Todos los folívoros juntos) y discriminado por gremio de insectos en bosques de *Nothofagus pumilo* según la configuración espacial del paisaje (DPC: distancia al parche más cercano, DBC: distancia a la matriz de bosque continuo). Los efectos significativos se muestran en negrita: *** $P < 0,001$; ** $P < 0,01$; * $P < 0,05$.

Gremios de insectos	FRECUENCIA DE DAÑO (%)											
	Área		Índice forma		DPC		Latitud		DBC		Lat. x DBC	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Todos los folívoros	0,01	0,91	1,78	0,2	2,04	0,17	4,56	*	16,36	**	2,52	0,13
Minadores totales	5,17	*	4,1	0,06	0,38	0,54	0,81	0,38	0,21	0,65	5,26	*
Minador Bolsa	0,67	0,42	0,77	0,39	4,12	0,06	1,5	0,24	0,24	0,63	1,53	0,23
Minador Galería	0,67	0,42	1,85	0,19	1,52	0,24	0,91	0,34	2,5	0,13	0,006	0,94
Minador Lineal	25,48	***	4,9	0,15	0,02	0,88	0,86	0,37	0,25	0,62	13,97	**
Comedor de yemas	4,32	0,05	3,26	0,09	4,39	0,05	8,2	*	0,04	0,84	3,3	0,89
Agalladores	1,24	0,28	0,91	0,35	18,61	***	7,06	*	0,62	0,44	0,35	0,56
Masticadores	1,68	0,21	0,46	0,5	0,17	0,68	1,74	0,68	1,74	0,2	2,25	0,15
Picadores	2,46	0,13	2,65	0,12	1,66	0,21	2,13	0,16	2,56	0,13	0,01	0,89
Esqueletizadores	2,72	0,11	1,57	0,15	5,42	*	0,04	0,83	0,001	0,97	0,51	0,48
Pegadores	0,001	0,96	3,38	0,08	0,75	0,39	1,34	0,26	1,23	0,28	1,61	0,22

Fig. 5.4.2. a) Frecuencia de daño foliar total relativo (FDT) y b) Frecuencia de daño foliar por minadores (FDM; todos los minadores juntos), c) Frecuencia de daño foliar por minadores lineales (FDML) en función de la distancia a la matriz de bosque continuo (km). d) FDM y e) FDML según el tamaño del fragmento (Área, ha). f) frecuencia de daño por agalladores (FD_AGA) y g) frecuencia de daño por comedores de yemas (FD_COMY) según la latitud. h) FD_AGA, i) frecuencia de daño por esqueletizadores (FD_ESQUE) según la distancia al parche más cercano (DPC, km). Los datos muestran los valores promedio de todos los árboles muestreados para las cuatro áreas estudiadas. La frecuencia de daño se expresó como la diferencia entre el valor promedio de los fragmentos respecto a la matriz de bosque continuo (%). Valores positivos indican que los fragmentos poseen valores mayores de frecuencia de daño que la matriz de bosque continuo, mientras que un valor negativo indica una disminución. De norte a sur: CH: Challhuaco, FY: Foyel, SUN: Suñica y GUA: Lago Guacho.



5.4.1.2. Área foliar dañada relativa

El área foliar dañada (AFD) total no fue afectada por ninguna de las variables estructurales del paisaje analizadas (tamaño de los fragmentos, distancia al parche más cercano, distancia a la matriz de bosque continuo e índice de forma) ni por la latitud ($P > 0.05$, Cuadro 5.4.2). Sin embargo, al analizar el AFD discriminada por gremio de insecto, el análisis mostró que la mayoría de ellos respondieron a la forma de los fragmentos ($P < 0.05$, Cuadro 5.4.2) y su tendencia dependió del tipo de insecto. El área foliar dañada por insectos comedores de yemas, pegadores y minadores de hojas (galería y lineal) tendió a aumentar en los fragmentos de formas más irregular, mientras que el AFD por los insectos agalladores y picadores disminuyó a medida que aumentó la irregularidad del parche. Sin embargo, a pesar de los valores significativos del modelo, las tendencias observadas fueron poco claras para la mayoría de los insectos (Fig. 5.4.3).

Cuadro 5.4.2. Resultados del análisis de modelos mixtos para el área foliar dañada total (Todos los folívoros juntos) y discriminado por gremio de insectos en bosques de *Nothofagus pumilo* según la configuración espacial del paisaje (DPC: distancia al parche más cercano, DBC: distancia a la matriz de bosque continuo). Los efectos significativos se muestran en negrita: *** $P < 0,001$; ** $P < 0,01$; * $P < 0,05$.

Gremios de insectos	ÁREA FOLIAR DAÑADA (%)											
	Área		Índice forma		DPC		Latitud		DBC		Latitud x DBC	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Todos los folívoros	0,32	0,57	2,53	0,13	0,4	0,53	0,04	0,83	3,31	0,08	1,18	0,29
Minadores totales	4,39	*	9,6	**	0,58	0,45	0,04	0,84	3,29	0,09	0,122	0,73
Minador Bolsa	8	*	0,002	0,96	5,37	0,08	0,1	0,75	1,3	0,27	0,18	0,67
Minador Galería	7,3	*	29,8	***	0,5	0,49	1,13	0,3	1,82	0,19	0,53	0,47
Minador Lineal	17,6	**	29,1	**	0,29	0,59	0,04	0,82	4,6	*	0,01	0,9
Comedor de yemas	0,91	0,35	6,36	*	0,22	0,64	2,63	0,13	0,25	0,62	< 0,01	0,98
Agalladores	1,33	0,26	5,13	*	3,31	0,08	6,26	*	1,51	0,23	0,52	0,48
Masticadores	1,05	0,32	0,01	0,94	0,04	0,84	0,39	0,54	0,51	0,49	0,5	0,49
Picadores	0,06	0,8	8,8	**	2,38	0,14	3,06	0,1	1,99	0,17	0,05	0,83
Esqueletizadores	0,14	0,7	1,27	0,27	1,53	0,23	0,08	0,77	2,02	0,17	1,22	0,28
Pegadores	0,001	0,96	4,6	*	1,01	0,1	0,6	0,44	0,86	0,37	0,33	0,57

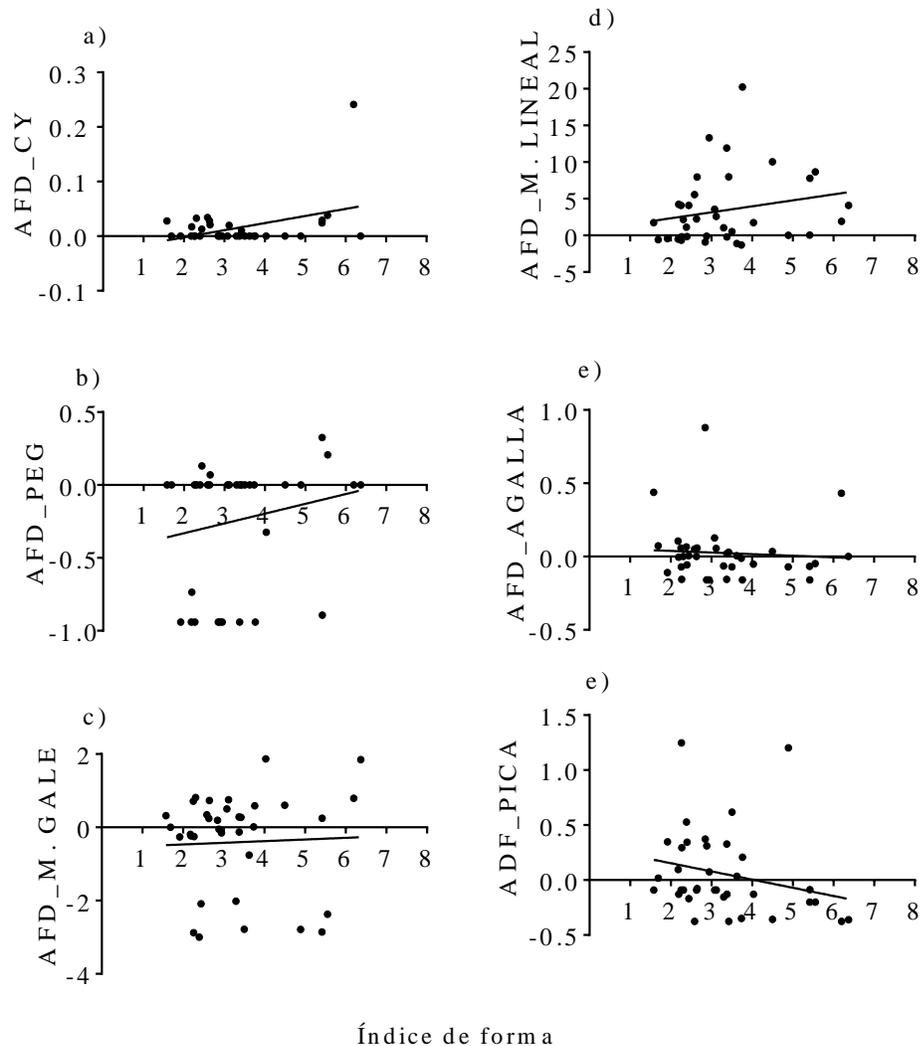


Fig. 5.4.3. a) Área foliar dañada por comedor de yemas (AFD_CY), b) área foliar dañada por pegadores (AFD_PEG), c) Área foliar dañada por minador galería (AFD_M. GALE), d) área foliar dañada por minador lineal (AFD_M. lineal), d) área foliar dañada por agalladores (AFD_AGALLA), e) área foliar dañada por picadores (AFD_PICA) según el índice de forma de los fragmentos. El área foliar dañada se midió como el valor promedio de cada gremio por fragmento respecto a la matriz de bosque continuo (%). Valores positivos indican que los fragmentos poseen valores mayores de área foliar dañada que el bosque continuo, por el contrario, valores negativos indican una disminución.

El tamaño de los fragmentos tuvo un efecto marginal sobre el área foliar dañada por minadores (todos los minadores juntos: Cuadro 5.4.2, Fig. 5.4.4a) y la tendencia dependió del tipo de minador. El AFD por minadores tipo bolsa disminuyó con el tamaño del fragmento (Cuadro 5.4.2, Fig. 5.4.4b) mientras que los minadores galería y lineal tendieron a aumentar (Cuadro 5.4.2, Fig. 5.4.4 c y d). Sin embargo, y como se mencionó más arriba, la mayoría de los fragmentos visitados estuvieron dentro de un rango de tamaño de 0.5 a 20

ha (Fig. 5.4.4), en donde el AFD por minadores tampoco mostró un patrón claro para ese rango de tamaños. Por otro lado, el AFD por minadores lineales disminuyó con la distancia al bosque continuo, mientras que la AFD por agalladores aumentó con la latitud (Cuadro 5.4.2, Fig. 5.4.5 a y b, respectivamente), mostrando el mismo patrón que la frecuencia de daño por estos gremios (Fig. 5.4.2 c y f). Ninguna de las variables estructurales del paisaje fueron significativas para explicar el AFD por insectos masticadores y esqueletizadores ($P > 0.05$, Cuadro 5.4.2).

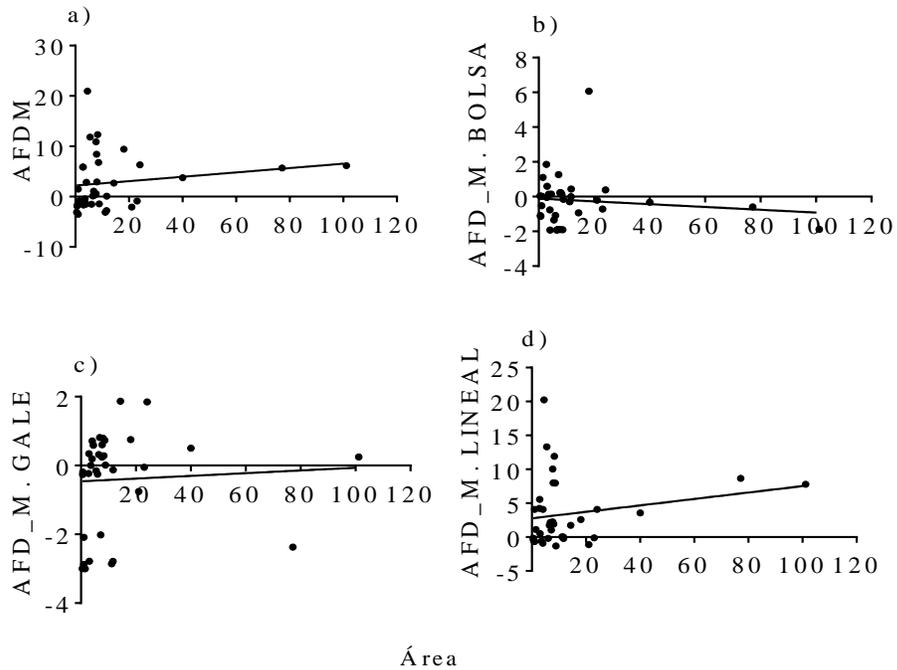


Fig. 5.4.4. a) Área foliar dañada por minadores (AFDM, todos juntos), b) área foliar dañada por minador bolsa (AFD_M. BOLSA), c) área foliar dañada por minador galería (AFD_M. GALE) y d) área foliar dañada por minador lineal (AFD_M. LINEAL) en función del tamaño del fragmento (Área, ha). El área foliar dañada se midió como el valor promedio de cada tipo de minador de cada fragmento respecto a la matriz de bosque continuo (%). Valores positivos indican que los fragmentos poseen valores mayores de área foliar dañada que el bosque continuo, por el contrario, valores negativos indican una disminución.

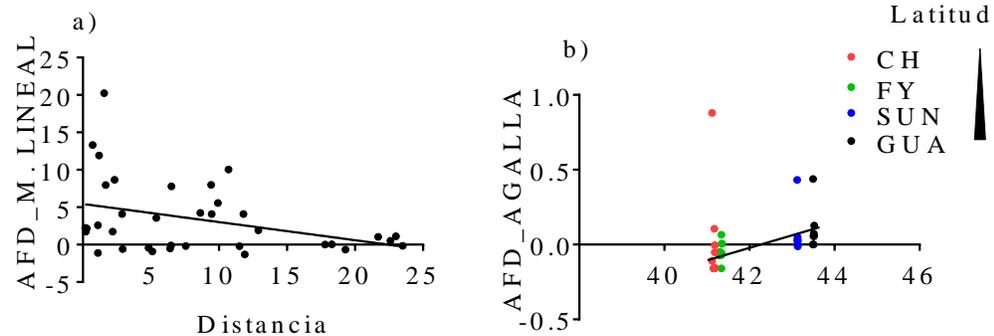


Fig. 5.4.5. a) Área foliar dañada por minador lineal (AFD_M. LINEAL) según la distancia a la matriz de bosque continuo (km), y b) área foliar dañada por insectos agalladores (AFD_AGALLA) según la latitud. El área foliar dañada se midió como el valor promedio de cada tipo de gremio de cada fragmento respecto a la matriz de bosque continuo (%). Valores positivos indican que los fragmentos poseen valores mayores de área foliar dañada que el bosque continuo, por el contrario, valores negativos indican una disminución.

5.4.2. Fragmentación y tasa de parasitismo sobre minadores de hojas

En términos absolutos la tasa de parasitismo total sobre insectos minadores de hoja fue similar entre la matriz de bosque continuo y los fragmentos ($P > 0.05$; Cuadro 5.4.3). En general, se registró una disminución de la tasa de parasitismo en los fragmentos con la latitud (Spearman's $r = -0.51$, $P = 0.0016$), mientras que sus presas (FDM) no mostraron variación (Spearman's $r = -0.02$, $P = 0.92$) (% media \pm ES, Challhuaco y Foyel: FDM: $14,22 \pm 2,39$; Parasitismo: $9,63 \pm 0,63$; Súnica y Guacho: FDM: $13,82 \pm 1,88$; Parasitismo: $6,65 \pm 0,51$). El morfotipo de minador más parasitado fue el tipo bolsa, luego le siguió el minador galería y por último el minador lineal (Cuadro 5.4.3).

Cuadro 5.4.3. Tasa de parasitismo total (%) y discriminada por diferentes morfotipo de minador para bosque continuo y fragmentos de árboles de *N. pumilio*. Los datos son los promedios \pm ES. Matriz (n= 4) y fragmentos (n= 36).

Tasa de parasitismo	Total	Minador Bolsa	Minador Galería	Minador Lineal
B. continuo	8,83 \pm 1,2	10,55 \pm 6,93	9,21 \pm 3,86	6,73 \pm 2,43
Fragmentos	7,40 \pm 0,66	9,83 \pm 1,38	6,95 \pm 0,95	5,41 \pm 0,60

El análisis de la tasa de parasitismo relativa total (todos los minadores juntos) no mostró ninguna tendencia significativa en relación a las variables de configuración espacial (área, forma, distancia al parche más cercano, distancia al bosque continuo) ni con la latitud ($P > 0.05$). Sin embargo, al analizar el parasitismo discriminado por tipo de minador, los resultados mostraron respuestas diferenciales. La tasa de parasitismo sobre diferentes morfotipos de minadores respondió de manera opuesta a la forma del fragmento. El

parasitismo sobre el minador galería disminuyó en fragmentos de forma más irregular, mientras que el parasitismo sobre el minador lineal aumentó marginalmente (Minador galería: $F= 10.59$, $P= 0.005$; Minador lineal: $F= 4.7$, $P= 0.045$, Figs.5.4.6 a y b).

Por otro lado, la tasa de parasitismo sobre el minador lineal aumentó con la distancia a la matriz de bosque continuo ($F= 8.45$, $P= 0.01$. Fig.5.4.6 c); sin embargo este efecto dependió de la latitud (Distancia x Latitud: $F= 6.68$, $P= 0.02$. Fig.5.4.6 c). La mayoría de los fragmentos ubicados a las latitudes más altas (Súñica y Guacho) registraron, en promedio, valores de parasitismo por debajo de los valores registrados en el bosque continuo, mientras que los fragmentos a latitudes más bajas (Challhuaco y Foyel) mostraron un patrón inverso (Latitud: $F= 28.95$, $P= 0.0001$. Fig.5.4.6 c). Los fragmentos ubicados a latitudes del Lago Guacho tuvieron en promedio una distancia menor respecto de la matriz de bosque continuo (km, distancia media \pm ES: 1.83 ± 0.6), mientras que los fragmentos ubicados a latitudes del Foyel resultaron los más aislados (km, distancia \pm ES: 15.05 ± 2.5). Ninguna de las otras variables estructurales del paisaje analizadas (tamaño de los fragmentos y la distancia al parche más cercano) fueron significativas para explicar la tasa de parasitismo sobre insectos minadores de hojas ($P > 0.05$).

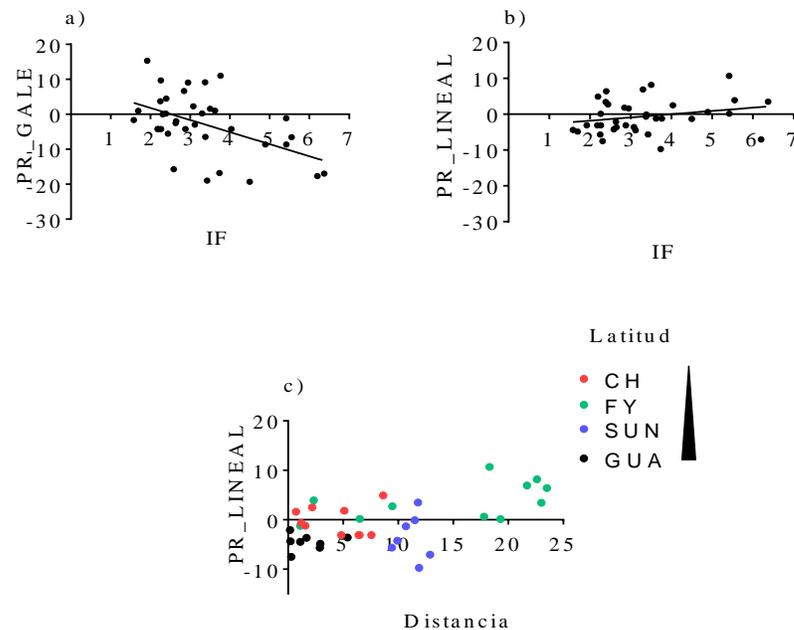


Fig. 5.4.6. a y b) Tasa de parasitismo relativo sobre minadores de hojas tipo lineal (PR_LINEAL) y galería (PR_GALE) según el índice de forma de los fragmentos (IF), c) Tasa de parasitismo relativo sobre minadores de hojas tipo lineal (PR_LINEAL) según la distancia a la matriz de bosque continuo (km) y latitud. El parasitismo relativo se midió como el valor promedio de parasitismo por tipo de minador de cada fragmento respecto a la masa de bosque continuo. Valores positivos indican que los fragmentos poseen valores mayores de parasitismo que el bosque continuo, por el contrario, valores negativos indican una disminución. De norte a sur: CH: Challhuaco, FY: Foyel, SUN: Súñica y GUA: Lago Guacho.

5.4.3. Características foliares y su relación con la fragmentación del bosque

Las características foliares de *N. pumilio* mostraron cierto grado de variación en respuesta a la fragmentación del paisaje. El tamaño foliar y el área foliar específica (AFE), ambos, fueron en promedio menores en fragmentos que en el bosque continuo. La dureza y el agua de las hojas no difirieron entre los fragmentos y el bosque continuo (Cuadro 5.4.4). Sin embargo, la dureza foliar tendió a disminuir con la distancia al bosque continuo ($F = 9.06$ $P = 0.0057$, Fig. 5.4.7), mientras que el contenido de humedad no varió para ninguna de las variables estructurales del paisaje analizadas. El área foliar específica mostró heterogeneidad entre sitios, donde se registraron altos valores de AFE en fragmentos de la Suñica a distancia intermedia del bosque continuo (Latitud x Distancia: $F = 11,7$, $P = 0,0007$, Fig. 5.4.7). En cambio, el tamaño foliar en fragmentos localizados en Challhuaco disminuyó con la distancia al bosque continuo mientras que los fragmentos de la Suñica tendieron a aumentar (Latitud x Distancia: $F = 8,26$ $P < 0,01$, Fig. 5.4.7).

Cuadro 5.4.4. Características de las hojas de árboles de *N. pumilio* en fragmentos y bosque continuo. Los datos son los promedios \pm ES.

	Tamaño foliar (mm ²)	AFE (mm ² /mg)	Humedad foliar (%)	Dureza (g/cm ²)
Bosque continuo	374,57 \pm 4,4	18,33 \pm 0,37	58,58 \pm 0,51	41,01 \pm 0,68
Fragmentos	284,99 \pm 4,36	13,44 \pm 0,52	57,88 \pm 0,38	41,34 \pm 0,76

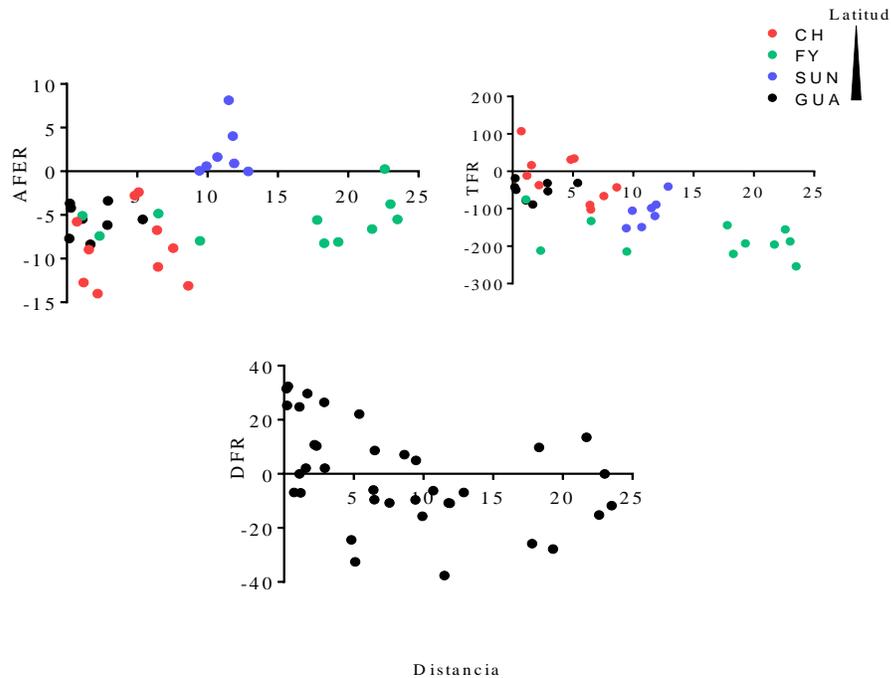


Fig. 5.4.7. Cambio en las características foliares con la distancia al bosque continuo (km) y la latitud a la que se encuentra cada fragmento. Cada variable se midió como la diferencia entre el valor promedio de los fragmentos respecto al bosque continuo (valores relativos). Un valor negativo indica una disminución de la variable con respecto al bosque continuo, mientras que un valor positivo indica aumentos. Área foliar específica relativa (AFER, mm²/mg), tamaño foliar relativo (TFR, mm²) y dureza foliar relativa (DFR, g/mm²), y. de norte a sur: CH: Challhuaco, FY: Foyel, SUN: Suñica y GUA: Lago Guacho.

5.5. Discusión

La fragmentación de los bosques ha sido ampliamente asociada a cambios en la estructura de la comunidad y el funcionamiento de los ecosistemas fragmentados y por lo tanto a cambios en la abundancia y diversidad de especies (Sunders et al. 1991, Harrison y Bruna 1999, Laurence et al. 2002). En sistemas boscosos diversos trabajos han reportado el impacto de la fragmentación antrópica sobre diferentes atributos de la comunidad y del ecosistema (Fahrig 2003, Galetto et al. 2007, Laurance et al. 2011, Tylianakis et al. 2007, Valladares et al. 2012). En este estudio evalué el efecto de la fragmentación natural de los bosques de *Nothofagus pumilio* del Norte de la Patagonia Andina sobre las interacciones tritróficas planta- herbívoro-parasitoide. Los fragmentos que estudié representan poblaciones marginales de *Nothofagus pumilio* que aún persisten inmersos dentro de la estepa del norte de la Patagonia. Presumiblemente, estas poblaciones marginales podrían haber funcionado como refugios durante los períodos fríos (Premoli et al. 2010).

Mis resultados muestran que la magnitud de la herbivoría fue afectada, en parte, por la configuración espacial de los fragmentos. En general, la frecuencia y el área foliar dañada relativa tendieron a disminuir con el aumento de la distancia al bosque continuo y con la latitud de los fragmentos, mientras que tendió a aumentar con el tamaño del fragmento. Sin embargo, los minadores fueron el gremio que mostró mayor variación frente a estos cambios. Otros gremios de insectos (agalladores, esqueletizadores, picadores, pegadores y comedores de yemas) mostraron tendencias poco claras con la distancia al parche más cercano, índice de forma y latitud a la que se encuentran los fragmentos. La tasa de parasitismo total no varió en relación a las variables de configuración espacial, aunque el parasitismo discriminado por tipo de minador respondió de manera opuesta a la forma del fragmento, mientras que el parasitismo sobre el minador lineal tendió a aumentar con la distancia al bosque continuo.

El aumento de la distancia de los fragmentos a la matriz de bosque tuvo un efecto negativo sobre la frecuencia de daño de todos los insectos, mientras que la latitud tuvo un efecto marginal. Sin embargo, la latitud y la distancia a la matriz tuvieron un efecto más claro sobre los minadores de hojas. Los fragmentos localizados a latitudes más altas (SUN y GUA) tuvieron mayores niveles de frecuencia de daño por minadores que el bosque continuo, mientras que registré un patrón inverso para los fragmentos localizados a latitudes más bajas (CH y FY). Esta interacción estuvo asociada a la configuración natural del paisaje, ya que los fragmentos localizados a latitudes más bajas se encuentran en promedio a mayor distancia del bosque continuo. Los minadores fueron el gremio más afectado por el aumento de la distancia al bosque continuo con la latitud. En cambio el efecto de la distancia al bosque continuo sobre la actividad de los insectos (área dañada) fue más específico aún e independiente de la latitud, ya que sólo afectó la actividad del minador lineal. Estos resultados sugieren que los minadores fueron el gremio más sensible al efecto del aislamiento con la latitud, y posiblemente tenga que ver con la falta de capacidad de colonizar un sitio (frecuencia), mientras que otros factores podrían condicionar la actividad (área dañada) una vez que arribaron al sitio.

Independientemente de la latitud el aislamiento afectó negativamente la frecuencia de daño total de todos los gremios. Este resultado podría estar asociado por un lado, a la baja movilidad de los insectos del dosel y por otro lado posiblemente estos insectos se comportan como especialistas y tienen escasa capacidad para incorporar la matriz de vegetación que rodea a los fragmentos como hábitat y fuente de alimento (Laurence 2011). Observaciones personales sugieren que la matriz de estepa arbustiva gramínea que rodea a los fragmentos no es utilizada como fuente de alimento por los insectos del bosque. Además, mis resultados muestran que la disminución de la frecuencia de daño registrada en los fragmentos respecto a al bosque continuo podría también estar asociada a cambios en las condiciones abióticas en los fragmentos que impactan sobre la palatabilidad de las hojas (Coley y Barone 1996, Repetto 2006). En particular la disminución en el tamaño foliar con la distancia al bosque continuo podrían haber disminuido la palatabilidad de las hojas y por lo tanto el daño foliar registrado en los fragmentos. Estos cambios en la calidad del alimento disponible para los consumidores pueden reducir la tasa de crecimiento poblacional debido a una menor eficiencia de forrajeo de los herbívoros (Brown et al. 1991). Además, dado efecto negativo de la distancia al bosque continuo sobre la frecuencia de daño, posiblemente la tasa de inmigración hacia los fragmentos sería insuficiente para

permitir el aumento del tamaño de las poblaciones de insectos en los fragmentos (San Vicente y Valencia 2012; Debinski y Holt, 2000; Bender et al. 1998).

La disminución en el área de los fragmentos también afectó negativamente la actividad de los insectos minadores (frecuencia y área dañada), posiblemente, el mayor efecto borde en esos ambientes haya modificado las condiciones microclimáticas resultando en ambientes menos favorables para la vida de los insectos (Saunders et al. 1991; Laurance et al. 2001; Hunter 2002). Este efecto pudo haber sido particularmente importante en el sistema estudiado dado que los fragmentos de bosque se encuentran inmersos dentro de una matriz de estepa semiárida. Esto sugiere que las poblaciones de insectos podrían estar restringidas por las condiciones abióticas más desfavorables dentro de los fragmentos y por lo tanto a la reducción en el tamaño del hábitat respecto a la matriz de bosque continuo (Ewers y Didham, 2006a). Sin embargo, es importante considerar que esta tendencia estuvo originada principalmente por parches mayores a 80 has, que fueron poco frecuentes, mientras que la mayoría de los fragmentos estuvieron dentro de un rango de tamaño de 0.5 a 15 has (Figs 5.4.2 d y e). En este rango de tamaños la herbivoría por minadores no presentó un patrón claro de aumento. Por lo tanto, la tendencia encontrada debería ser confirmada o rechazada en estudios posteriores que incluyan un mayor número de fragmentos mayores a 15 has.

A diferencia de lo ocurrido con la frecuencia de daño, el área foliar dañada no mostró un patrón consistente de cambio con la configuración espacial del paisaje. En general encontré que diferentes gremios de insectos y morfotipos respondieron de manera opuesta con la forma del fragmento y con el área (ver resultados). La frecuencia y el área dañada muestran aspectos diferentes de la actividad de los insectos, la frecuencia se refiere a la abundancia mientras que el área dañada refleja además, la actividad de los insectos, que podría estar más influenciada por efectos aleatorios. Posiblemente a la escala de análisis empleada en este estudio la medida de frecuencia refleje con más acierto la influencia de la configuración espacial de los fragmentos sobre la herbivoría por insectos.

La tasa de parasitismo relativa mostró algunos cambios con la fragmentación del paisaje. El parasitismo sobre minadores lineales tendió a aumentar con la distancia al bosque continuo en los fragmentos localizados a menor latitud (Fig. 5.4.6). Este resultado es opuesto al de sus presas que mostraron un patrón inverso con la distancia en los fragmentos localizados más al norte (Fig. 5.4.2). Este resultado sugiere que las poblaciones de parasitoides fueron menos afectadas por la fragmentación de los bosques que sus presas y que aparentemente la tasa de parasitismo no dependió de la habilidad de agregación en respuesta a la abundancia de sus presas. Posiblemente la mayor tasa de parasitismo relativa en los fragmentos esté asociada a una mayor frecuencia de dispersión entre parches vecinos y a una mayor eficiencia de forrajeo (Murakami et al. 2008; Valladares et al. 2001). Por otro lado, encontré que mientras que la frecuencia y el daño foliar por insectos minadores aumentó con el tamaño de los fragmentos, la tasa de parasitismo no mostró variación. Estos resultados no coinciden con la hipótesis que postula que la disminución en el área de los fragmentos tendrá un impacto negativo mayor a medida que se asciende en la cadena trófica (Holt et al. 1999). En conjunto estos resultados sugieren que las poblaciones de insectos minadores fueron controladas principalmente por las fuerzas ascendentes (por ej.

cantidad de alimento y/o tamaño de hábitat), mientras que los parasitoides no responden de manera proporcional a la abundancia de presas.

La herbivoría por insectos del bosque no mostró un patrón consistente de respuesta con la fragmentación ya que en general la respuesta dependió del gremio y/o del morfotipo. Esto sugiere que la dinámica de las poblaciones de insectos en los fragmentos podría responder más a una dinámica entre fragmentos que a una dependencia del flujo de inmigración desde el bosque continuo. La mayoría de los fragmentos de *N. pumilio* estuvieron rodeados por otros parches de bosques de *N. pumilio* (<1 km) que podrían generar continuos flujos de especies entre fragmentos vecinos y mantener la abundancia en cada fragmento (Hanski y Gilpin, 1991; Hanski, 1994, Shreeve y Mason, 1980). Como consecuencia del arreglo espacial de los fragmentos de *N. pumilio* en estructuras más grandes (archipiélagos), las especies pueden distribuirse como un sistema de metapoblaciones (Hanski y Gilpin, 1991; Hanski, 1994). La persistencia de una metapoblación está ligada a la eficiencia de dispersión de los individuos entre parches y la distancia entre parches requerida para separar una metapoblación depende de las especies. Por ejemplo, para algunas especies de lepidópteros la distancia varió desde menos de 1 km a 10 km (Thomas y Jones, 1993; Thomas y Warren, 1992). Asimismo, se ha demostrado que la interacción insecto-parasitoide aumenta con la conectividad entre fragmentos debido principalmente a la mayor frecuencia de dispersión entre los fragmentos más conectados entre sí (Murakami et al. 2008). Aparentemente, en este sistema de estudio la conectividad de los fragmentos dentro de los archipiélagos sería suficiente para mantener la dispersión de los insectos. Por otro lado, se ha demostrado que la dispersión como la fuerza que sostiene la dinámica de metapoblaciones es más efectiva en paisajes naturalmente fragmentados que en aquellos paisajes fragmentados por la actividad humana (Hansson, 1991, Den boer 1970).

En resumen, mis resultados enfatizan que la dispersión podría ser un factor clave en las interacciones tritróficas en los ambientes estudiados. El hecho que los fragmentos de *N. pumilio* sean capaces de mantener niveles de herbivoría y parasitismo similares al bosque continuo sugieren que el proceso de fragmentación natural podría ser menos traumático para el funcionamiento de los ecosistemas que la fragmentación de origen antrópico. En particular el proceso de fragmentación natural podría permitir el mantenimiento de poblaciones remanentes de suficiente tamaño para asegurar su sostenimiento en el tiempo. Esta visión enfatiza la importancia de considerar el tiempo transcurrido desde la fragmentación en el estudio del funcionamiento de los ecosistemas fragmentados (Uezu y Metzger, 2016). Aparentemente, los fragmentos de bosques de *N. pumilio* serían poblaciones remanentes que persistieron en ambientes húmedos (antiguos cañadones), después del retiro de los glaciares y la formación de la estepa (Mathiasen y Premoli 2010; Armesto et al. 1994; Mercer 1976). Recientes resultados preliminares muestran que las poblaciones marginales de *N. pumilio* poseen una mayor diversidad genética y además que poseen alelos ausentes en la matriz de bosque continuo, estos resultados permitirían apoyar la hipótesis que sostiene que los fragmentos habrían funcionado como refugios durante períodos fríos (Premoli et al. 2012) y que podrían haber evolucionado de manera independiente a la matriz de bosque continuo. La dinámica y el funcionamiento de estas comunidades “relictos” actualmente podría estar comprometida debido al uso antrópico (fuego, pastoreo y extracción de leña). Por esta razón los fragmentos de bosques de *N.*

pumilio deben ser considerados como reservorios de biodiversidad y por lo tanto sujetos a conservación (Fischer y Lindenmayer 2002, Grez et al. 2005).

CAPÍTULO VI

Discusión final y futuras líneas de investigación

6.1. Discusión final

Esta tesis avanzó en comprender los patrones de las interacciones planta-herbívoro-parasitoides a través de diferentes contextos ambientales (calidad y cantidad del alimento, clima y disturbios naturales) y el efecto de la fragmentación del paisaje en sistemas de bosque. Los resultados de mi trabajo demuestran que los efectos del ambiente impactaron diferencialmente sobre diferentes gremios de insectos, por lo tanto debería ser uno de los aspectos clave a considerar en el estudio del funcionamiento de las interacciones tróficas (planta-herbívoro y planta-herbívoro-parasitoide). Por ejemplo, el capítulo II mostró que la estructura y funcionamiento de las redes de interacción analizadas dependió fundamentalmente de los cambios en la abundancia y diversidad de parasitoides a través de los diferentes estratos del bosque. Sorprendentemente, y en contra de lo que proponen los modelos clásicos (Coley 1985, Oksanen et al. 1981), ni la cobertura foliar, cantidad de hábitat y recursos disponibles modificaron la estructura de las redes de interacción. En cambio, mis resultados muestran que los parasitoides juegan un papel preponderante en la estructura de las redes de interacción. En concordancia con otros trabajos (Ozanne et al. 2003; Basset et al. 2003; Paniagua et al. 2009, Vázquez et al. 2009a; Blütghen, 2010), la capacidad de dispersión y la respuesta funcional de los parasitoides, los cambios verticales en el microclima y en la estructura del bosque pudieron contribuir a la variabilidad vertical de las redes de interacción minador-parasitoide.

La ocurrencia de la erupción del volcán VPCC durante el período de estudio permitió estudiar por primera vez el impacto de la deposición de cenizas volcánicas y la recuperación de las interacciones herbívoro-parasitoide. En concordancia con otros trabajos (Paull y Lyons 2008, Buteler et al. 2011, Morales et al. 2014; Masciocchi et al. 2013; Martínez et al. 2013), la heterogeneidad espacial generada por la deposición de cenizas volcánicas (cantidad y tamaño de partículas) permitió demostrar que la mayor cantidad de cenizas y de partículas más finas afectó negativamente la abundancia y actividad de los insectos como las interacciones herbívoro-parasitoide. Además, fue interesante estudiar la dinámica post-erupción de corto plazo, ya que los cambios ocurridos en las interacciones herbívoro-parasitoide pusieron de manifiesto la capacidad de resiliencia del sistema.

Si bien no exploré los mecanismos en detalle aquí, el objetivo fue contribuir al conocimiento sobre en qué medida la caída de cenizas volcánicas puede afectar a las poblaciones de insectos nativos en los bosques secos de la Patagonia Andina.

El capítulo de fertilización mostró que el efecto del subsidio de N y el estrés por sequía no se propagó hacia el nivel trófico de los parasitoides. Posiblemente debido al tamaño poblacional de los parasitoides en este sistema. Además, los resultados de este capítulo así como los resultados del capítulo III (cenizas) sugieren que podría existir una jerarquía en los controles climáticos que está por encima de los controles que actúan localmente. Por ejemplo, la estructura vertical del bosque controla el funcionamiento de las redes tróficas pero el impacto de la deposición de cenizas volcánicas anuló ese control. Por otro lado, la adición de N desató una respuesta positiva sobre los niveles de herbivoría pero la sequía anuló o enmascaró los efectos de la fertilización sobre las poblaciones de herbívoros.

El estudio de la fragmentación natural de los bosques permitió destacar la importancia que tiene la configuración del paisaje sobre los niveles de herbivoría por

insecto y la tasa de parasitismo. Se demostró que la dinámica poblacional de insectos no depende del flujo de inmigración desde el bosque continuo como propone la teoría de islas (MacArthur y Wilson 1967, Simberloff 1974), y que los niveles de herbivoría y parasitismo en los fragmentos podrían responder más a una dinámica de metapoblación (Hanski, 1998; Hunter, 2002). Es así que la dispersión podría ser un aspecto clave en las interacciones tritróficas en los ambientes estudiados.

En conjunto, los resultados de la tesis tienen importancia desde el punto de vista del aporte a la teoría ecológica, y del manejo y conservación de los bosques nativos. Desde el punto de vista del aporte a la teoría ecológica esta tesis permitió evaluar la importancia del contexto ambiental así como la diversidad funcional dentro de cada nivel trófico (diferentes gremios de insectos) para llegar a comprender algunos de los factores que regulan las interacciones tróficas en sistemas de bosque. El sistema de estudio elegido representa un escenario natural en el cual los “actores” no varían, por lo tanto el contexto ambiental desempeña un papel preponderante en los cambios en el funcionamiento. Desde el punto de vista del manejo y conservación de estos ecosistemas, entender como las interacciones tritróficas funcionan en diferentes contextos ambientales, podría ayudar a anticipar los efectos de perturbaciones antrópicas sobre el funcionamiento de los ecosistemas. Actualmente, estos bosques están amenazados por una gran presión antrópica, asociados a la extracción de madera, expansión ganadera y explotación forestal donde gran superficie de bosque nativo podría ser reemplazada por especies exóticas de rápido crecimiento. Hasta el momento se carece de información adecuada que indique el impacto de tales cambios sobre la biodiversidad y el funcionamiento de las interacciones tróficas en estos sistemas. Sin embargo, es posible inferir que las acciones de manejo que alteren el hábitat natural pueden tener consecuencias sobre las comunidades de insectos del bosque y del control trófico en las tasas de herbivoría por insectos.

6.2. Futuras líneas de investigación

A partir de los resultados obtenidos surgen una serie de aspectos que resultaría interesante considerar en futuras líneas de investigación. Por un lado, a pesar de los avances logrados hasta el momento, es importante conocer cuáles son los mecanismos que controlan la existencia de los patrones observados, por lo tanto, el esfuerzo de realizar experimentos manipulativos deberían ser abordados en futuras líneas de investigación. El experimento de fertilización permitió entender, en parte, como los controles ascendentes a través de la calidad de la planta hospedera impacta sobre diferentes gremios de insectos herbívoros y el efecto sobre el tercer nivel trófico de los parasitoides. Por otro lado, a pesar que se determinó la importancia de los parasitoides como reguladores de control de los principales gremios de insectos en estos bosques (minadores), el esfuerzo de realizar experimentos manipulativos a campo y la identificación taxonómicas de los insectos involucrados podrían ayudar a entender mejor los posibles mecanismos que podrían estar actuando sobre los patrones observados en la naturaleza. Varios estudio experimentales (Schmitz et al. 2000; Halaj and Wise 2001; Mazía et al. 2009; Garibaldi et al. 2010) han realizado experimentos de exclusión para aves insectívoras que les permitieron determinar los posibles mecanismo del control descendente de los pájaros. Sin embargo, y a pesar de que existe evidencia científica sobre experimentos de exclusión de parasitoides (Weis y

Abrahamson, 1985), hasta el momento en el sistema de estudio no hemos encontrado la manera más adecuada de excluir a los parasitoides.

Los experimentos manipulativos a campo así como modelos de simulación espacialmente explícitos que analizan las consecuencias de la fragmentación del hábitat proporcionarían posibles mecanismos que podrían estar actuando en sistemas naturales a gran escala (Carpenter 2009). Ambos son útiles para avanzar en identificar los principios ecológicos que subyacen al problema de la fragmentación y podrían ser usados como puentes entre la teoría y trabajos meramente descriptivos (Holt y Debinski, 2003). Sin embargo, es necesario considerar que en muchos casos la escala a la cual es relevante el fenómeno de fragmentación para determinados organismos es muy grande como para poder realizar experimentos manipulativos en un sistema real. Si pensamos que las poblaciones de insectos de los bosques de *N. pumilio* podrían funcionar como metapoblaciones, deberíamos abordar a un análisis más exhaustivo sobre la capacidad de dispersión de los diferentes gremios de insectos y de sus enemigos naturales. Dado el arreglo espacial que presentan los remanentes de *N. pumilio* (archipiélagos), el análisis de metapoblación resultaría particularmente atractivo. Para este tipo de análisis resultan clave los estudios de dispersión de insectos entre parches, la existencia de corredores biológicos y de caminos, así como la capacidad de uso de la matriz que rodea a los fragmentos de bosque.

BIBLIOGRAFÍA

- Adams, J. M. y Zhang, Y. (2009). Is there more insect folivory in warmer temperate climates? A latitudinal comparison of insect folivory in eastern North America. *Journal of Ecology*, 97, 933-940.
- Aizen, M. A. y Feinsinger, P. (1994a). Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology*, 75, 330-351.
- Aizen, M. A. y Ezcurra, C. (2008). Do leaf margins of the temperate forest flora of southern South America reflect a warmer past? *Global Ecology y Biogeography*, 17, 164-174.
- Aizen, M. A., Sabatino, M. y Tylianakis, J. M. (2012). Specialization and rarity predict nonrandom loss of interactions from mutualist networks. *Science*, 335, 1486-1489.
- Anderson, S. S., McCrea, K.D., Abrahamson, W.G. y Hartzel, L.M. (1989). Host genotype choice by the ball gallmaker *Eurosta solidaginis* (Diptera: Tephritidae). *Ecology*, 70, 1048-1054.
- Anderson, D. R., Burnham, K. P. y Thompson, W. L. (2000). Null hypothesis testing: problems, prevalence, and an alternative. *The journal of wild life management*, 912-923.
- Andrew, N. R. y Hughes, L. (2004) Species diversity and structure of phytophagous beetle assemblages along a latitudinal gradient: predicting the potential impacts of climate change. *Ecological Entomology*, 29, 527-542.
- Andrew, N. R. y Hughes, L. (2005a) Herbivore damage along a latitudinal gradient: relative impacts of different feeding guilds. *Oikos*, 108, 176-182.
- Antos, JA y DB Zobel. (2005). Plant responses in forests of the tephra-fall zone. Pp. 47-58 in: Dale, VH; FJ Swanson y CM Crisafulli (eds.), *Ecological Responses to the 1980 Eruption of Mount St. Helens*. Springer, New York.
- Arendt, W. J., Gibbons D. W. y Gray, G. A. L. (1999). Status of the volcanically threatened Montserrat Oriole *Icterus oberi* and other forest birds in Montserrat, West Indies. *Bird Conservation International*, 9(04), 351-372.
- Armesto, J., Villagrán, C. y Donoso, C. (1994). La historia del bosque templado chileno. *Ambiente y Desarrollo*, 10(1), 66-72.
- Barros, V. R., Cordon, V.H., Moyano, C.L., Mendez, R.J., Forquera, J.C. y Pizzio, O. (1983). Cartas de precipitación de la zona oeste de las provincias de Río Negro y Neuquén. Internal Report, Fac. Cs. Agrarias. Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina. Bates y Maechler 2009.
- Bascompte, J. (2007). Networks in ecology. *Basic and Applied Ecology*, 8, 485-490.
- Bascompte, J. (2009). Disentangling the web of life. *Science*, 325, 416-419.
- Basset, Y. (1991). The seasonality of arboreal arthropods foraging within an Australian rainforest tree. *Ecol. Entom.* 16: 265-278.
- Basset, Y., Aberlenc, H. P. y Delvare, G. (1992). Abundance and stratification of foliage arthropods in a lowland rain forest of Cameroon. *Ecological Entomology*, 17, 310-318.
- Basset, Y., Hammond, P. M., Barrios, H., Holloway, J. D. y Miller, S. E. (2003). Vertical stratification of arthropod assemblages. *Arthropods of tropical forests - spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy* (ed. by Y. Basset, V. Novotny, S. E. Miller y R. L. Kitching), pp. 17-27. Cambridge University Press, Cambridge.
- Baur B., y Erhardt A. (1995). Habitat fragmentation and habitat alterations: principal threats to most animal and plant species *Gaia*, 4 (1995), pp. 221-226
- Bender, D. J., Contreras, T. A., y Fahrig, L. (1998). Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology*, 79(2), 517-533.

- Bermúdez, A y Delpino, D. (2011). La actividad del volcán Puyehue y su impacto sobre el territorio de la República Argentina. Informe Técnico. Universidad Nacional del Comahue, S.C. Bariloche. 16 pags.
- Bersier, L.F., Banašek-Richter, C., Cattin, M.F. (2002). Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology* 83:2394-2407.
- Biondi, F; Galindo Estrada I; Gavilanes Ruiz J.C. y Torres A.E. (2003). Tree growth response to the 1913 eruption of Volcán de Fuego de Colima, Mexico. *Quat. Res.*, 59: 293-299.
- Bishop, J.G; William, W.F; Schade J.D. y Crisafulli C.M. (2005). Causes and consequences of herbivory on prairie lupine (*Lupinus lepidus*) in early primary succession. Pp. 151-162 in: Dale, V.H; FJ Swanson y CM Crisafulli (eds.). *Ecological Responses to the 1980 Eruption of Mount St. Helens*. Springer, New York.
- Björkman, C., y Larsson, S. (1991). Host-plant specialization in needle-eating insects of Sweden.
- Björkman, C., Larsson, S., y Bommarco, R. (1997). Oviposition preferences in pine sawflies: a trade-off between larval growth and defence against natural enemies. *Oikos*, 45-52.
- Blüthgen, N. (2010). Why network analysis is often disconnected from community ecology: A critique and an ecologist's guide. *Basic and Applied Ecology*, 11, 185-195.
- Boegue, K. y Marquis, R. J. (2005). Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 441-448.
- Bouchard, E., Cloutier, C., y Michaud, D. (2003). Oryzacystatin I expressed in transgenic potato induces digestive compensation in an insect natural predator via its herbivorous prey feeding on the plant. *Molecular Ecology*, 12 (9), 2439-2446.
- Boyer, A. G., Swearingen, R. E., Blaha, M. A., Fortson, C. T., Gremillion, S. K., Osborn, K. A., and Moran, M. D. (2003). Seasonal variation in top-down and bottom-up processes in a grassland arthropod community. *Oecologia*, 136 (2), 309-316.
- Briggs, C. J. y Latto, J. (2000). The effect of dispersal on the population dynamics of a gall-forming midge and its parasitoids. *Journal of Animal Ecology*, 69, 96-105.
- Brotons, L., Mönkkönen, M., y Martin, J. L. (2003). Are fragments islands? Landscape context and density- area relationships in boreal forest birds. *The American Naturalist*, 162(3), 343-357.
- Brown, J. J., y Hussain, Y. B. (1981). Physiological effects of volcanic ash upon selected insects in the laboratory. *Melandria*, 37:32-38.
- Brown, V. K., J. H. Lawton, and P. J. Grubb (1991). Herbivory and the evolution of leaf size and shape [and discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 333.1267: 265-272.
- Brown, C. Fragoso, I. Barois, P. Rojas, J.C. Patrón, J. Bueno, A.G. Moreno, P. Lavelle, V. Ordaz, C. Rodríguez. (2001). Diversidad y rol funcional de la macrofauna edáfica en los ecosistemas tropicales mexicanos. *Acta Zool. Mex.* (n.s.), 1 pp. 79-110.
- Bruna, E. M. (2002). Effects of forest fragmentation on *Heliconia acuminata* seedling recruitment in central Amazonia. *Oecologia*, 132(2), 235-243.
- Bukovinszky, T., van Veen, F. F., Jongema, Y., y Dicke, M. (2008). Direct and indirect effects of resource quality on food web structure. *Science*, 319(5864), 804-807.
- Bultman, T. L. and Faeth, S. H. (1986). Effect of within-leaf density and leaf size on pupal weight of a leaf-miner, *Cameraria* (Lepidoptera: Gracillariidae). *Southwest. Nat.* 31: 201-206.
- Bustamante, R.; Grez, A. A. (1995). Consecuencias ecológicas de la fragmentación de los bosques nativos. *Ambiente y Desarrollo* 11: 58-63.
- Butcher, G. S. (1981). Northern Orioles disappear with Mt. St. Helens ashfall. *The Murrelet* 62: 15-16.

- Buteler, M., Stadler, T., López García, G. P., Lassa, M. S., Trombotto Liaudat, D., D'Adamo, P., y Fernandez-Arhe, V. (2011). Propiedades insecticidas de la ceniza del complejo volcánico Puyehue-Cordón Caulle y su posible impacto ambiental: Revista de la Sociedad Entomológica Argentina, 70(3-4), 149-156.
- Buteler, M., López García, G. P., Pochettino, A. A., Stefanazzi, N., Ferrero, A. A., y Stadler, T. (2014). Actividad insecticida de la ceniza volcánica en un insecto plaga, *Sitophilus oryzae* L. (Coleoptera: *Curculionidae*) bajo condiciones de laboratorio. Insecticidal activity of volcanic ash against *Sitophilus oryzae* L. (Coleoptera: *Curculionidae*) under laboratory conditions. *Ecología Austral*, 24(1).
- Cagnolo, L., Valladares, G., Salvo, A., Cabido, M., Zak, M.R. (2009). Habitat fragmentation and species loss across three interacting trophic levels: effects of life-history and food-web traits. *Conservation Biology* 23:1167-1175.
- Carson, W. P., y Root, R. B. (2000). Herbivory and plant species coexistence: community regulation by an outbreaking phytophagous insect. *Ecological Monographs*, 70(1), 73-99.
- Chalfoun, Anna D., Thompson, Frank R., Ratnaswamy, Mary J. (2002). Nest predators and fragmentation: a review and meta-analysis. *Conservation biology*, vol. 16, no 2, p. 306-318.
- Chaneton, E. J., Mazía, N., Garibaldi, L. A., Chaij, J., y Kitzberger, T. (2014). Impacto de la deposición de ceniza volcánica sobre la productividad foliar y la herbivoría por insectos en bosques deciduos del norte de la Patagonia. *Ecol. Austral*, 24(1), 51-63.
- Chaij, J.; Devoto, M.; Oleiro, M.; Chaneton, E.; and Mazía, N. (2016). Complexity of leaf miner-parasitoid food webs declines with canopy height in patagonian beech forests. *Ecological Entomology*. vol.41, (5) 599-610.
- Chesson, P.L. y Murdoch, W. 1986. Aggregation of risk: relationships among host-parasitoid models. *Am. Nat.* 127: 696-715.
- Chisholm, C., Lindo, Z., y Gonzalez, A. (2011). Metacommunity diversity depends on connectivity and patch arrangement in heterogeneous habitat networks. *Ecography*, 34(3), 415-424.
- Cohen, J.E., Jonsson, T., Carpenter, S.R. (2003). Ecological community description using the food web, species abundance, and body size. *Proceedings of the National academy of Sciences USA* 100:1781-1786.
- Coley, P., Bryant, J. y Chapin F. (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Coley, P. y Barone, J. A. (1996). Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 305-335.
- Collinge, S.K. (1996). Ecological consequences of habitat fragmentation: implications for landscape architecture and planning. *Landscape and Urban Planning* 36, 59-77.
- Collinge, S.K. y Palmer, T. M. (2002). The influences of patch shape and boundary contrast on insect response to fragmentation in California grasslands. *Landscape Ecology* 17, 647- 656.
- Connor, E. F. (1991). Colonization, survival, and the causes of mortality of *Cameraria hamadryadella* (Lepidoptera: *Gracillariidae*) on four species of host plants. *Ecological Entomology* 16:315-322.
- Cook, R. R., y Hanski, I. (1995). On expected lifetimes of small-bodied and large-bodied species of birds on islands. *The American Naturalist*, 145(2), 307-315.
- Cook, W. M., Lane, K. T., Foster, B. L. and Holt, R. D. (2002). Island theory, matrix effects and species richness patterns in habitat fragments. *Ecology Letters* 5, 619-623.
- Cornelissen, T. and Stiling, P. (2006). Responses of different herbivore guilds to nutrient addition and natural enemy.

- Cornell, H. V., Hawkins, B. A. y Hochberg, M. E. (1998). Towards an empirically-based theory of herbivore demography. *Ecologica Entomology*, 23, 340-349.
- Cowgill, S. E., Danks, C., y Atkinson, H. J. (2004). Multitrophic interactions involving genetically modified potatoes, nontarget aphids, natural enemies and hyperparasitoids. *Molecular ecology*, 13(3), 639-647.
- Crawley, M. J. (1989). Insect herbivores and plant population dynamics. *Annual review of entomology*, 34(1), 531-562.
- Crawley, M. J. (2007). *The R Book*. (Wiley: Chichester, UK.).
- Cronin, J.T. and Haynes, K. J. (2004). An invasive plant promotes unstable host-parasitoid patch dynamics. *Ecology* 85, 2772-2782.
- Dale, V.H., Lugo, A.E., MacMahon, J.A. y Pickett S.T. (1998). Ecosystem Management in the Context of Large, Infrequent Disturbances *Ecosystems* 1: 546-557.
- Dale, V.H., Swanson F.J. y Crisafulli C.M. eds. (2005). *Ecological Responses to the 1980 Eruption of Mount St. Helens*. Springer, New York.
- Daniel, P.W., Helms, U.E. and Baker, F.S. (1979). *Principles of silviculture*. McGraw-Hill, New York.
- Dapoto, G. (2003). Cambios previsibles en la fauna entomológica en sectores de un bosque de *Araucaria araucana* y *Nothofagus* spp. afectados por incendios y sus consecuencias. Trabajo de Especialización, Universidad Nacional del Comahue y Universidad de Poitiers, Neuquén.
- Debinski, D.M. y Holt, R.D. (2000): A survey and overview of habitat fragmentation experiments: a global survey and overview. *Conservation Biology* 14: 342-355.
- Den Boer, P. J. (1970). On the significance of dispersal power for populations of carabid-beetles (Coleoptera, Carabidae). *Oecologia*, 4(1), 1-28.
- Denno, R. F., Gratton, C., Peterson, M. A., Langellotto, G. A., Finke, D. L., y Huberty, A. F. (2002). Bottom-up forces mediate natural enemy impact in a phytophagous insect community. *Ecology*, 83(5), 1443-1458.
- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C. et al. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 105, 6668-6672.
- Didham, R. K., Ghazoul, J., Stork, N. E., and Davis, A. J. (1996). Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology y Evolution*, 11(6), 255-260.
- Didham, R. K., Lawton J. H. Hammond P. M and Eggleton P. (1998). Trophic structure stability and extinction dynamics of beetles (Coleoptera) in tropical forest fragments. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 353.1367: 437-451.
- Didham, R. K. (2010). Ecological consequences of habitat fragmentation. *Encyclopedia of Life Sciences*. Wiley.
- Donatti, C. I., Guimaraes, P. R., Galetti, M., Pizo, M. A., Marquitti, F. and Dirzo, R. (2011). Analysis of a hyper-diverse seed dispersal network: modularity and underlying mechanisms. *Ecology Letters*, 14, 773-781.
- Donoso Zegers, C., y Zegers, C. D. (1993). Bosques templados de Chile y Argentina: variación, estructura y dinámica.
- Donoso C., Grez R., Escobar B. y Real P. (1984a). Estructura y dinámica de bosques del tipo forestal siempreverde de un sector de Chiloé insular. *Bosque* 5(2): 82-104.
- Donoso D.S., Grez A.A y Simonetti J.A. (2004). Effect of forest fragmentation on the granivory of differently-sized seeds. *Biological Conservation* 115: 63-70.
- Dormann, C.F., Fründ, J., Blüthgen, N., and Gruber, B. (2009). Indices, graphs and null models: analysing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal* 2, 7-24.

- Down, R. E., Ford, L., Woodhouse, S. D., Raemaekers, R. J., Leitch, B., Gatehouse, J. A., y Gatehouse, A. M. (2000). Snowdrop lectin (GNA) has no acute toxic effects on a beneficial insect predator, the 2-spot ladybird (*Adalia bipunctata* L.). *Journal of Insect Physiology*, 46(4), 379-391.
- Dunne, J. A., Williams R. J., Martinez N. D. (2002). Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 99, 12917-12922.
- Dunson, W. A. y J. Travis. (1991). The role of abiotic factors in community organization. *American Naturalist* 138: 1067-1091.
- Dupont, Y.L., Hansen, D., Olesen J. (2006). Structure of a plant-flower-visitor network in the high-altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Islands. *Ecography* 26:301-310.
- Dyer, L. A., and Letourneau, D. K. (1999). Relative strengths of top-down and bottom-up forces in a tropical forest community. *Oecologia*, 119(2), 265-274.
- Dyer, L.A. y Coley, P.D. (2002). Tritrophic interactions in tropical vs temperate communities. En: *Multitrophic level interactions*. Cambridge Univ. Press. Cambridge, 67-88.
- Dyer, L. A., and Stireman, J. O. (2003). Community-wide trophic cascades and other indirect interactions in an agricultural community. *Basic and Applied Ecology*, 4(5), 423-432.
- Edwards, J.S. and Schwartz L.M. (1981). Mount St. Helens ash: a natural insecticide. *Can. J. Zool.*, 59:714-715.
- Elizalde, L. (2014). Volcanism and arthropods: a review. *Ecología austral*, 24(1), 3-16.
- Ewers R.M. y Didham R.K. (2006a). Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81, 117-142.
- Faeth, S. H. (1985). Host leaf selection by leaf miners: interactions among three trophic levels. *Ecology*, 66(3), 870-875.
- Faeth, S. H. y Simberloff D. (1989). Population regulation of a leaf-mining insect, *Cameraria* sp., at increased field densities. *Ecology* 62:620-624.
- Fagan W.F., Siemann E., Mitter C., Denno R.F., Huberty A.F., Woods H.A., Elser J.J. (2002) Nitrogen in insects: implications for trophic complexity and species diversification. *Am Nat* 160:784-802.
- Fagan, W. F., Cantrell, R. S., y Cosner, C. (1999). How habitat edges change species interactions. *The American Naturalist*, 153(2), 165-182.
- Fagan, W. F y J.G. Bishop. (2000). Trophic interactions during primary succession: herbivores slow a plant reinvasion at Mount St. Helens. *Am. Nat.*, 155:238-251.
- Fahimipour, A. K. y Hein, A. M. (2014). The dynamics of assembling food webs. *Ecology Letters*, 17, 606-613.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 487-513.
- Feeny, P.P. (1970) Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology*, 51, 565- 581.
- Fenny, P. (1976). Plant apparency and chemical defence In: Wallace, J., Mansell, R. eds., *Biochemical Interaction between Plants and Insects*, Plenum Press, New York, pp 1-40.
- Fischer, M. y Matthies, D. (1998). Effects of population size on performance in the rare plant *Gentianella germanica*. *J. Ecol.* 86: 195-204.
- Fischer, J. y Lindenmayer, D. B. (2002). The conservation value of paddock trees for birds in a variegated landscape in southern New South Wales. 1. Species composition and site occupancy patterns. *Biodiversity y Conservation*, 11(5), 807-832.

- Fondriest, S. M. y Price, P. W. (1996) Oviposition site resource quantity and larval establishment for *Orellia occidentalis* (Diptera: Tephritidae) on *Cirsium wheeleri*. *Environmental Entomology*, 25, 321-326.
- Forkner, R. E. y Hunter, M. D. (2000). What goes up must come down? Nutrient addition and predation pressure on oak herbivores. *Ecology* 81: 1588-1600.
- Forman, R. T. T. y Godron M. (1986). *Landscape Ecology*. John Wiley. New York.
- Forman, R. T. T. (1995 a). *Land Mosaics. The Ecology of Landscapes and Regions*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Forman, R. T. T. (1995 b). Some general principles of landscape and regional ecology. *Landsc. Ecol.* 10, 133-142. Forman, R. T. (1995). Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape ecology*, 10(3), 133-142.
- Foster, D. R.; Knight, D.H.; and Franklin, J.F. (1998). Landscape patterns and legacies resulting from large, infrequent forest Disturbances. *Ecosystems* (1998) 1: 497-510.
- Franklin, J. F; Frenzen P.M. y Swanson F.J. (1995). Re-creation of ecosystems at Mount St. Helens: contrasts in artificial and natural approaches. Pp. 287-333 in: Cairns Jr, J (ed.). *Rehabilitating Damaged Ecosystems*. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Franklin, A. B., Noon, B. R., y George, T. L. (2002). What is habitat fragmentation?. *Studies in Avian Biology*, 25, 20-29.
- Freiberg, M. y Freiberg, E. (2000). Epiphyte diversity and biomass in the canopy of lowland and montane forest in Ecuador. *J. Trop. Ecol.* 16: 673-688.
- Gaitán, J. J., Raffo F., Ayesa J. A., Umaña F. y Bran D. B. (2011). Zonificación del área afectada por cenizas volcánicas. Laboratorio de Teledetección - SIG, INTA EEA Bariloche, Report date July 1, 2011. 7pp.
- Gaitán, J. J., Ayesa J.A.; Umaña F., Raffo F. y Bran, D.B. (2011). Cartografía del área afectada por cenizas volcánicas en las provincias de Río Negro y Neuquén. Informe Técnico. Laboratorio de Teledetección-SIG, INTA-EEA S. C. Bariloche.
- Galetto, L., Aguilar, R., Musicante, M., Astegiano, J., Ferreras, A., Jausoro, M., y Eynard, C. (2007). Fragmentación de hábitat, riqueza de polinizadores, polinización y reproducción de plantas nativas en el Bosque Chaqueño de Córdoba, Argentina. *Ecología austral*, 17(1), 67-80.
- Garibaldi, L. A., Kitzberger, T., y Chaneton, E. J. (2011). Environmental and genetic control of insect abundance and herbivory along a forest elevational gradient. *Oecologia*, 167(1), 117-129.
- Garibaldi, L.A., Kitzberger, T., Mazía, C.N. y E.J. Chaneton. (2010). Nutrient supply and bird predation additively control insect herbivory and tree growth in two contrasting forest habitats. *Oikos* 119: 337-349.
- Gascon, C., Lovejoy, T. E., Bierregaard, R. O., Malcolm, J. R., Stouffer, P. C., Vasconcelos, H. L., Laurance, W. F., Zimmerman, B., Tocher, M. y Borges, S. (1999). Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 91, 223-229.
- Gentili, M. y Gentili, P. (1988). Lista comentada de los insectos asociados a las especies sudamericanas del género *Nothofagus*. *Monogr. Acad. Nac. Cs. Ex. Fis. y Nat.* 4: 85-106.
- Godfray, H. C. J. (1994). *Parasitoids: behavioural and evolutionary ecology*. Princeton University Press, New Jersey.
- Gols, R., Bukovinszky, T., van Dam, N. M., Dicke, M., Bullock, J. M., y Harvey, J. A. (2008 a). Performance of generalist and specialist herbivores and their endoparasitoids differs on cultivated and wild Brassica populations. *Journal of Chemical Ecology*, 34(2), 132-143.
- Gols, R., Wagenaar, R., Bukovinszky, T., Dam, N. M. V., Dicke, M., Bullock, J. M., & Harvey, J. A. (2008b). Genetic variation in defense chemistry in wild cabbages affects herbivores and their endoparasitoids. *Ecology*, 89(6), 1616-1626.

- Gonzalez, A., Lawton, J. H., Gilbert, F. S., Blackburn, T. M., & Evans-Freke, I. (1998). Metapopulation dynamics, abundance, and distribution in a microecosystem. *Science*, 281(5385), 2045-2047.
- Grez, A. A., Zaviezo, T. A. N. I. A., and Rios, M. A. R. T. A. (2005). Ladybird (Coleoptera: Coccinellidae) dispersal in experimental fragmented alfalfa landscapes. *European Journal of Entomology*, 102(2), 209-216.
- Haila, Y. (2002). A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications* 12, 321-334.
- Gruner, D. S. 2004. Attenuation of top-down and bottom-up forces in a complex terrestrial community. *Ecology* 85: 3010-3022.
- Exclusion. *Ecoscience* 13: 66-74
- Gutschick, V. P., and H. BassiriRad (2003). Extreme events as shaping physiology, ecology, and evolution of plants: Toward a unified definition and evaluation of their consequences, *New Phytol.*, 160(1), 21-42.
- Hanski, I. y Simberloff, D. (1997). In *Metapopulation Biology* (eds Hanski, I. y Gilpin, M. E.) 5-26 (Academic, San Diego,).
- Hanski, I. y Gilpin, M. (1991). Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological journal of the Linnean Society*, 42(12), 3-16.
- Hanski, I. A practical model of metapopulation dynamics (1994). *J. Anim. Ecol.* 63, 151-162.
- Hanski, I. (1998). Metapopulation dynamics. *Nature*, 396(6706), 41-49.
- Hanski, I. and Ovaskainen, O. (2003). Metapopulation theory for fragmented landscapes. *Theoretical Population Biology*, 64: 119-127.
- Hansson, L. (1991). Dispersal and connectivity in metapopulations. *Biol. J. Linn. Soc.* 42: 89-103.
- Harrison, S., Bruna, E. (1999). Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we know for sure? *Ecography* 22, 225-232.
- Hartvigsen, G., Wait, D. A., y Coleman, J. S. (1995). Tri-trophic interactions influenced by resource availability: predator effects on plant performance depend on plant resources. *Oikos*, 463-468.
- Harvey J.A., Van Dam N.M., Gols R. (2003) Interactions over four trophic levels: foodplant quality affects development of a hyperparasitoid as mediated through a herbivore and its primary parasitoid. *J Anim Ecol* 72:520-531.
- Hassell, M.P. (1978). *The dynamics of arthropod predator-prey systems*. Princeton UNiv. Press, Princeton, NJ.
- Hassell, M. P. and May, R. M. (1988). Spatial heterogeneity and dynamics of parasitoid host systems. *Ann. Zool. Fennici* 25:55-61.
- Hawkins, B. A., Cornell, H. V., and Hochberg, M. E. (1997). Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations. *Ecology*, 78(7), 2145-2152.
- Heads, P. y Lawton, J. H. (1983). Studies on the natural enemy complex of the holly leaf-miner: the effect of scale on the detection of aggregative responses and the implications for biological. *Oikos*, 40, 267-276.
- Heimpel, G. E., Rosenheim, J. A. and Mangel, M. (1996). Egg limitation, host quality, and dynamic behavior by a parasitoid in the field. *Ecology*, 77, 2410-2420.
- Heimpel, G. E., Rosenheim, J. A. and Mangel, M. (1998). Effects of time limitation and egg limitation on lifetime reproductive success of a parasitoid in the field. *American Naturalist*, 152, 273-289.
- Helm, A., Hanski, I., y Pärtel, M. (2006). Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. *Ecology letters*, 9(1), 72-77.
- Henle, k., Davies, k. f., Kleyer, m., Margules, c.r. y Settele, J. (2004). Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation* 13, 207-251.
- Hespenheide, H.A. (1991). Bionomics of leaf-mining insects. *Ann. Rev. Ent.* 36: 535-560.

- Hilton, G. M., P. W. Atkinson, G. A. L. Gray, W. J. Arendt y D. W. Gibbons. (2003). Rapid decline of the volcanically threatened Montserrat Oriole. *Biol. Conserv.* 111: 79-89.
- Hinckley, T.M., Imoto H., Lee, K., Lacker, S., Morikawa, Y., Vogt, K. A., Grier, C.C., Keyes M.R., Teskey, R.O., y Seymour, V. (1984). Impact of tephra deposition on growth in conifers: the year of the eruption. *Can. J. For. Res.*, 14:731-739.
- Hirao, T., y Murakami, M. (2008). Quantitative food webs of lepidopteran leafminers and their parasitoids in a Japanese deciduous forest. *Ecological Research*, 23(1), 159-168.
- Holt R.D, Lawton J.H., Polis G.A., Martinez N.D. (1999). Trophic rank and the species area relationship. *Ecology* 80:1495- 504.
- Holt, R. D., y Debinski, D. M. (2003). Reflections on landscape experiments and ecological theory: tools for the study of habitat fragmentation. In *How landscapes change* (pp. 201-223). Springer Berlin Heidelberg.
- Hoyle, M., y Gilbert, F. (2004). Species richness of moss landscapes unaffected by short- term fragmentation. *Oikos*, 105(2), 359-367.
- Hunter, M. D. and Price, P. W. (1992). Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73: 724-732.
- Hunter, M. D., Varley, G. C., y Gradwell, G. R. (1997). Estimating the relative roles of top-down and bottom-up forces on insect herbivore populations: a classic study revisited. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94 (17), 9176-9181.
- Hunter, M. D., y Price, P. W. (1998). Cycles in insect populations: delayed density dependence or exogenous driving variables? *Ecological Entomology*, 23(2), 216-222.
- Hunter, M. D. (2001). Insect population dynamics meets ecosystem ecology: effects of herbivory on soil nutrient dynamics. *Agricultural and Forest Entomology*, 3(2), 77-84.
- Hunter, M. D. (2002). Landscape structure, habitat fragmentation, and the ecology of insects. *Agricultural and Forest Entomology*, 4(3), 159-166.
- Jacquemyn, H., Butaye, J., y Hermy, M. (2001). Forest plant species richness in small, fragmented mixed deciduous forest patches: the role of area, time and dispersal limitation. *Journal of Biogeography*, 28(6), 801-812.
- Jaña R.P. and Grez A.A. (2004). Insectos herbívoros en el bosque Maulino: un ecosistema fragmentado. *Revista Chilena de Entomología*, 30 (2004) pp. 27-43.
- Jentsch, A., Kreyling, J., Elmer, M., Gellesch, E., Glaser, B., Grant, K., y Nagy, L. (2011). Climate extremes initiate ecosystem- regulating functions while maintaining productivity. *Journal of ecology*, 99(3), 689-702.
- Jentsch, F., Brotons, L. y Devictor, V. (2011). Community responses to extreme climatic conditions. *Current Zoology* 57: 406–413.
- Jones, T. S., Godfray, H.C.J. y van Veen F.J.F. (2008). Resource competition and shared natural enemies in experimental insect communities. *Oecologia*, in press.
- Jordano, P. (1987). Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* 129:657-677.
- Jordano, P., Bascompte, J. y Olesen, J. M. (2003). Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology letters*, 6: 69-81.
- Joshi, J., Stoll, P., Rusterholz, H. P., Schmid, B., Dolt, C., y Baur, B. (2006). Small-scale experimental habitat fragmentation reduces colonization rates in species-rich grasslands. *Oecologia*, 148(1), 144-152.
- Kaartinen, R. y Roslin, T. (2011). Shrinking by numbers: landscape context affects the species composition but not the quantitative structure of local food webs. *Journal of Animal Ecology*, 80, 622-631.

- Kagata, H., y Ohgushi, T. (2002). Clutch size adjustment of a leaf-mining moth (Lyonetiidae: Lepidoptera) in response to resource availability. *Annals of the Entomological Society of America*, 95(2), 213-217.
- Kapos, V. (1989). Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5: 173-185.
- Karimzadeh, J., Bonsall, M. B., y Wright, D. J. (2004). Bottom- up and top- down effects in a tritrophic system: the population dynamics of *Plutella xylostella* (L.)-*Cotesia plutellae* (Kurdjumov) on different host plants. *Ecological Entomology*, 29(3), 285-293
- Karowe, D. N., y Schoonhoven, L. M. (1992). Interactions among three trophic levels: the influence of host plant on performance of *Pieris brassicae* and its parasitoid, *Cotesia glomerata*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 62(3), 241-251.
- Kause, A., Ossipov, V., Haukioja, E., Lempa, K., Hanhimäki, S. y Ossipova, S. (1999). Multiplicity of biochemical factors determining quality of growing birch leaves. *Oecologia*, 120(1), 102-112.
- Kearns, C. A., Inouye, D. W. y Waser, N. M. (1998). Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29, 83-112(1998).
- Kerslake, J. y Hartley, S.E. (1997). Phenology of winter moth feeding on common heather: effects of source population and experimental manipulation of hatch dates. *Journal of Animal Ecology*, 66, 375-385.
- Kingsolver, J. G. (1989). Weather and the population dynamics of insects: integrating physiological and population ecology. *Physiological Zoology*, 314-334.
- Kitzberger, T. (2012). Impact of extreme and infrequent events on terrestrial ecosystems and biodiversity. Pp. 209-223 in: Levin, SA (ed.). *Encyclopedia of Biodiversity*, 2nd Edition. Elsevier, Amsterdam.
- Klostermeyer, E.C., Corpus, L.D. y Campbell, C.L. (1981). Population changes in arthropods in wheat following volcanic ash fallout. *Melandria*, 37:45-49.
- Komonen A, Penttil R., Lindgren M., Hanski I. (2000). Forest fragmentation truncates a food chain based on an old-growth forest bracket fungus. *Oikos* 90:119-26.
- Koricheva, J., Larsson, S., Haukioja, E., & Keinänen, M. (1998). Regulation of woody plant secondary metabolism by resource availability: hypothesis testing by means of meta-analysis. *Oikos*, 212-226.
- Koricheva, J., Mulder, C. P., Schmid, B., Joshi, J., y Huss-Danell, K. (2000). Numerical responses of different trophic groups of invertebrates to manipulations of plant diversity in grasslands. *Oecologia*, 125(2), 271-282.
- Kozlowski, T. T., & Pallardy, S. G. (1997). *Growth control in woody plants*. Elsevier.
- Kruess A, Tscharntke T. 1994. Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science* 264:1581-84.
- Laaksonen, M., Peuhu, E., Várkonyi, G., y Siitonen, J. (2008). Effects of habitat quality and landscape structure on saproxylic species dwelling in boreal spruce- swamp forests. *Oikos*, 117(7), 1098-1110.
- Larsson, S. (1989). Stressful times for the plant stress: insect performance hypothesis. *Oikos*, 277-283.
- Laurance, W. F. (1991). Edge effects in tropical forest fragments: application of a model for the design of nature reserves. *Biological conservation*, 57(2), 205-219.
- Laurance, W. F. and Yensen, E. (1991). Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation* 55, 77-92.

- Laurance, W. F., Williamson, G. B., Delamônica, P., Oliveira, A., Lovejoy, T. E., Gascon, C., y Pohl, L. (2001). Effects of a strong drought on Amazonian forest fragments and edges. *Journal of Tropical Ecology*, 17(06), 771-785.
- Laurance, W. F. (2008). Theory meets reality: how habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory- *Biol. Conserv.* 141: 1731 - 1744.
- Laurance, W. F., Camargo, J. L., Luizão, R. C., Laurance, S. G., Pimm, S. L., Bruna, E. M. and Lovejoy, T. E. (2011). The fate of Amazonian forest fragments: a 32-year investigation. *Biological Conservation*, 144(1), 56-67.
- Lawrence, R. (2005). Remote sensing of vegetation responses during the first 20 years following the 1980 eruption of Mount St. Helens: a spatially and temporally stratified analysis. Pp. 111-126 in: Dale, V.H.; FJ Swanson y CM Crisafulli (eds.). *Ecological Responses to the 1980 Eruption of Mount St. Helens*. Springer, New York.
- Leibold, M. A., Chase, J. M., Shurin, J. B., y Downing, A. L. (1997). Species turnover and the regulation of trophic structure. *Annual review of ecology and systematics*, 467-494.
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., ... & Loreau, M. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi- scale community ecology. *Ecology letters*, 7(7), 601-613.
- Lepänen, S. A., Altenhofer, E., Liston, A. D. y Nyman, T. (2013). Ecological versus phylogenetic determinants of trophic associations in a plant-leafminer-parasitoid food web. *Evolution*, 67, 1493-1502.
- Levine, J. M. (2003). A patch modeling approach to the community-level consequences of directional dispersal. *Ecology*, 84, 1215-1224.
- Levins, R. (1970). Complex systems. *Towards a theoretical biology*, 3, 73-88. Lienert, J. (2004). Habitat fragmentation effects on fitness of plant populations-a review. *Journal for Nature Conservation*, 12(1), 53-72.
- Lewinsohn, T. M. y Roslin, T. (2008). Four ways towards tropical herbivore megadiversity. *Ecology Letters*, 11, 398-416.
- Lewis, O. T., Memmott, J., Lasalle, J., Lyal, C. H., Whitefoord, C. y Godfray, H. C. J. (2002). Structure of a diverse tropical forest insect-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, 71, 855-873.
- Lienert, J. (2004). Habitat fragmentation effects on fitness of plant populations-a review. *Journal for Nature Conservation*, 12 (1), 53-72.
- Lindenmayer, D., y Fischer, J. (2006). *Habitat fragmentation and landscape change: an ecological and conservation synthesis*. Island Press.
- Lindenmayer, D.B, Likens, G. E. y Franklin, J.F. (2010). Rapid responses to facilitate ecological discoveries from major disturbances." *Frontiers in Ecology and the Environment* 8.10 (2010): 527-532.
- Lopez-Barrera, F., Manson, R. H., González-Espinosa, M., y Newton, A. C. (2007). Effects of varying forest edge permeability on seed dispersal in a neotropical montane forest. *Landscape Ecology*, 22(2), 189-203.
- MacArthur, R. H. (1972). *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Princeton University Press, New Jersey.
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring biological diversity*. Blackwell Science Ltd., Oxford.
- Marquis, R. J., y Whelan, C.J. (1994). Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insects. *Ecology* 75:2007-2014.
- Marquis, R. J., Lill, J. T., y Piccinni, A. (2002). Effect of plant architecture on colonization and damage by leafy caterpillars of *Quercus alba*. *Oikos*, 99(3), 531-537.

- Marske, K. A; Alvie M., y Hilton G. M. (2007). Effects of volcanic ash on the forest canopy insects of Montserrat, West Indies. *Envi. Entomol.*, 36:817-825.
- Martínez Pastur, G., Cellini, J., Peri, P., Vukasovic, R., y Fernández, C. (2000). Timber production of *Nothofagus pumilio* forests by a shelterwood system in Tierra del Fuego (Argentina). *For. Ecol. Manage.* 134(1-3):153-162.
- Mathiasen, P., y Premoli, A. C. (2010). Out in the cold: genetic variation of *Nothofagus pumilio* (Nothofagaceae) provides evidence for latitudinally distinct evolutionary histories in austral South America. *Molecular Ecology*, 19(2), 371-385.
- Mattson W. J. (1980). Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annu Rev Ecol Syst* 11:119-16.
- Mattson, W. J., y Haack, R. A. (1987). The role of drought in outbreaks of plant-eating insects. *BioScience*, 37(2), 110-118.
- Mazía, C. N., Kitzberger, T. y Chaneton, E. J. (2004). Interannual changes in folivory and bird insectivory along a natural productivity gradient in northern Patagonian forests. *Ecography*, 27, 29-40.
- Mazía, C.N., Chaneton, E.J., Kitzberger, T. y Garibaldi, L. (2009). Variable strength of top-down effects in *Nothofagus* forest bird predation and insect herbivory during an ENSO event. *Austral ecology* 34: 359-367.
- Mazía, N., Chaneton, E.J., Dellacanonica C., Dipaolo L. and Kitzberger T. (2012). Seasonal pattern of herbivory, leaf traits, and productivity consumption in dry and wet patagonian forests. *Ecological Entomology* 37: 193-203.
- Mazía, C. N., Chaneton, E.J., Kitzberger y Garibaldi, L.A. (2012). Long-term climate influence on insect folivory in northern Patagonia forests, Argentina. 97th Annual meeting of Ecological society of America. 5-10 Agosto 2012.
- McArthur, R.H. y Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton (New Jersey), USA.
- McNaughton, S.J., Oesterheld, M., Frank, D.A. y Williams, K.J. (1989). Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature* 341: 142-144.
- McQuillan, P. B. (1993). *Nothofagus* (Fagaceae) and its invertebrate fauna an overview and preliminary synthesis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 49, 317-354.
- Memmott, J., H. C. J. Godfray, and I. D. Gauld. (1994). The structure of a tropical host-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology* 63:521-540.
- Memmott, J., Martínez, N. D., y Cohen, J. E. (2001). Predators, parasitoids and pathogens: species richness, trophic generality and body sizes in a natural food web. *Journal of Animal Ecology*, 69(1), 1-15.
- Memmott, J., Alonso, D., Berlow, E., Dobson, A., Dunne, J. A., Solé, R., y Weitz, J. (2006). Biodiversity loss and ecological network structure. *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs* (ed. by M. Pascual y J. A. Dunne), pp. 325-347. Oxford University Press, Oxford.
- Mercer, J. H. (1976). Glacial history of southernmost South America. *Quaternary Research*, 6(2), 125-166. Mikkelsen 1993.
- Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., Brooks T.M., Pilgrim J.D., Konstant W.R., Da Fonseca G.A.B., Kormos C., Wilderness and biodiversity conservation (2003). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100 (18), pp. 10309-10313.
- Morales, C. L., Saez, A., Arbetman, M. P., Cavallero, L., y Aizen, M. A. (2014). Detrimental effects of volcanic ash deposition on bee fauna and plant-pollinator interactions. *Ecología austral*, 24(1), 42-50.

- Moon, D. C., y Stiling, P. (2002). The effects of salinity and nutrients on a tritrophic salt- marsh system. *Ecology*, 83(9), 2465-2476.
- Morecroft, M. D., Masters, G. J., Brown, V. K., Clarke, I. P., Taylor, M. E., y Whitehouse, A. T. (2004). Changing precipitation patterns alter plant community dynamics and succession in an ex- arable grassland. *Functional ecology*, 18(5), 648-655.
- Morris, R. J., Gripenberg, S., Lewis, O. T. y Roslin, T. (2014). Antagonistic interaction networks are structured independently of latitude and host guild. *Ecology Letters*, 17, 340-349.
- Morris, R. J., Sinclair, F. H. y Burwell, C. J. (2015). Food web structure changes with elevation but not rainforest stratum. *Ecography*, 38, 792-802.
- Muller, C. B., I. C. T. Adriaanse, R. Belshaw, and H. C. J. Godfray. (1999). The structure of an aphid-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology* 68:346-370.
- Murakami, M., Hirao, T. y Kasei, A. (2008). Effect of habitat configurations on host-parasitoid food web structure. *Ecol. Res.* vol. 23, no 6, p. 1039-1049.
- Nadkarni, N.M., Sumera, M.M.(2004). Old-growth forest canopy structure and its relationship to throughfall interception *Forest Science*, 50 (3), pp. 290-298.
- NASA. (2011). Available on: <http://www.nasa.gov/topics/earth/features/stratospheric-aerosols.html> (downloaded on 22/Agust/2011)
- Novotny, I. J. (1989). Natural disease of gypsy moth in various gradation phases. General technical report NE-US Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station.
- Oksanen, L., Fretwell, S. D., Arruda, J., y Niemela, P. (1981). Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *American Naturalist*, 240-261.
- Oksanen, J., Guillaume Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. G., Stevens, H. et al. (2010). *Vegan: community ecology package*. R package version, 1.17-5. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., Elberling, H., Rasmussen, C. y Jordano, P. (2010). Missing and forbidden links in mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 278, 725-732.
- Ovadia, O., y Schmitz, O. J. (2004). Weather variation and trophic interaction strength: sorting the signal from the noise. *Oecologia*, 140(3), 398-406.
- Overpeck, J. y Udall, B. (2010). Dry times ahead. *Science*, 328, 1642-1643.
- Ozanne, C. M. P., Anhof, D., Boulter, S. L., Keller, M., Kitching, R. L., Körner, C. et al. (2003). Biodiversity meets the atmosphere: a global view of forest canopies. *Science*, 301, 183-186.
- Pacala, S. W., y Hassell, M. P. (1991). The persistence of host-parasitoid associations in patchy environments. II. Evaluation of field data. *American Naturalist*, 584-605.
- Paine, R. T. (1988). Food webs: Road maps of interactions or grist for theoretical development? *Ecology*: 69, 1648-1654
- Paniagua, M. R., Medianero, E. y Lewis, O. T. (2009). Structure and vertical stratification of plant galler-parasitoid food webs in two tropical forests. *Ecological Entomology*, 34, 310-320.
- Paritsis, J. y Veblen, T. T. (2011). Dendroecological análisis of defoliator outbreaks on *Nothofagus pumilio* and their relation to climatic variability in the Patagonian Andes. *Global Change Biol.*, 17:239-253.
- Paritsis, J., Veblen, T. T. y Holz, A. (2015). Positive fire feedbacks contribute to shifts from *Nothofagus pumilio* forests to fire-prone shrublands in Patagonia. *Journal of Vegetation Science*, 26, 89-101.
- Parker, G. G., Smith, A. P., y Hogan, K. P. (1992). Access to the upper forest canopy with a large tower crane. *BioScience*, 42(9), 664-670.

- Parker, G. G. (1995). Structure and microclimate of forest canopies. *Forest Canopies* (ed. by M. D. Lowman y N. M. Nadkarni), pp. 73-106. Academic Press, New York.
- Parmenter, R. R., Crisafulli, C. M., Korbe, N. C., Parsons, G. L., Kreutzian, M. J., & MacMahon, J. A. (2005). Posteruption arthropod succession on the Mount St. Helens Volcano: the ground-dwelling beetle fauna (Coleoptera). *Ecological responses to the 1980 eruption of Mount St. Helens*, 139-150.
- Pauchard, A., y Shea, K. (2006). Integrating the study of non-native plant invasions across spatial scales. *Biological invasions*, 8(3), 399-413.
- Pennings, S.C. y Silliman, B.R. (2005). Linking biogeography and community ecology: latitudinal variation in plant-herbivore interaction strength. *Ecology*, 86, 2310-2319.
- Pennings, S.C., Ho, C.K., Salgado, C.S., Wieski, K., Davé, N., Kunza, A.E. y Wason, E.L. (2009). Latitudinal variation in herbivore pressure in Atlantic Coast salt marshes. *Ecology*, 90, 183-195.
- Perry, D. (1994). *Forest Ecosystem*. The Johns Hopkins Univ. Press.
- Petchey, O. L., Beckerman, A. P., Riede, J. O. y Warren, P. H. (2008). Size, foraging, and food web structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 105, 4191-4196.
- Pietrantuono, A. L., Fernández-Arhex, V., y Bruzzone, O. (2014). First Study of Host-Plant Preferences of *Sinoplaperpunctatus* (HEMIPTERA: Acanthosomatidae), a Stink Bug from the Andean-Patagonic Forest. *Florida Entomologist*, 97(2), 534-539.
- Pillai, P., Gonzalez, A. y Loreau, M. (2011). Metacommunity theory explains the emergence of food web complexity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 108, 19293-19298.
- Pinheiro, J. C., y Bates, D. M. (2000). Linear mixed-effects models: basic concepts and examples. *Mixed-effects models in S and S-Plus*, 3-56.
- Piovia-Scott, J., Spiller, D.A. and Schoener T. W. (2011). Effects of Experimental Seaweed Deposition on Lizard and Ant Predation in an Island Food Web. *Science*, 331: 461-463.
- Polis GA, Hurd SD, Jackson CT, and Sánchez Piñero F. (1997). El Niño effects on the dynamics and control of an island ecosystem in the Gulf of California. *Ecology* 78: 1884-97.
- Preisser, E. L., y Strong, D. R. (2004). Climate affects predator control of an herbivore outbreak. *The American Naturalist*, 163(5), 754-762.
- Preisser, E. L., Orrock, J. L., & Schmitz, O. J. (2007). Predator hunting mode and habitat domain alter nonconsumptive effects in predator-prey interactions. *Ecology*, 88(11), 2744-2751.
- Premoli, A. C., Mathiasen, P., y Kitzberger, T. (2010). Southern-most *Nothofagus* trees enduring ice ages: genetic evidence and ecological niche retrodiction reveal high latitude (54 S) glacial refugia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 298(3), 247-256.
- Premoli, A. C., Mathiasen, P., Cristina Acosta, M., y Ramos, V. A. (2012). Phylogeographically concordant chloroplast DNA divergence in sympatric *Nothofagus* sp. How deep can it be? *New Phytologist*, 193(1), 261-275.
- Price, P. W., Bouton, C. E., Gross, P., McPheron, B. A., Thompson, J. N., y Weis, A. E. (1980). Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual review of Ecology and Systematics*, 11, 41-65.
- Price, P. W. (1991). The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos*, 244-251.
- Price, P. W. (2002). Resource-driven terrestrial interaction webs. *Ecological Research*, 17, 241-247.
- Proulx, S.R., Promislow, D.E., Phillips, P.C. (2005). Network thinking in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 20:345-353.
- Puettmann, K.J., Coates, K.D., Messier, C. (2009). *A Critique of Silviculture. Managing for Complexity*. Island Press, Washington, DC, 206 pp.

- R Development Core Team (2008). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.r-project.org>.
- Ranta P., Blom T., Niemelä J., Joensuu E. y Siitonen M. (1998). The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. *Biodiversity and Conservation* 7, 385-403.
- Reeve, J.D., Kerans, B.L. y Chesson, P.L. (1989). Combining different forms of parasitoid aggregation: effects of stability and patterns of parasitism. *Oikos* 56: 233-239.
- Repetto, F.R., (2006). Respuestas foliares de *Aristotelia chilensis* a la fragmentación del bosque Maulino. Thesis, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago.
- Ribeiro, S. y Basset, Y. (2007). Gall-forming and free-feeding herbivory along vertical gradients in a lowland tropical rainforest: The importance of leaf sclerophylly. *Ecography*, 30, 663-672.
- Richards, L. A. and Coley, P. D. (2007). Seasonal and habitat differences affect the impact of food and predation on herbivores: a comparison between gaps and understory of a tropical forest. *Oikos* 116: 31-40.
- Ricketts, T. H. (2001). The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *The American Naturalist*, 158(1), 87-99.
- Ritchie, M. E., y Tilman, D. (1993). Predictions of species interactions from consumer-resource theory: experimental tests with grasshoppers and plants. *Oecologia*, 94(4), 516-527.
- Ritchie, M. E., y Olff, H. (1999). Herbivore diversity and plant dynamics: compensatory and additive effects. *Herbivores: between plants and predators*, 175-204.
- Ritchie, M. E. (2000). Nitrogen limitation and trophic vs abiotic influences on insect herbivores in a temperate grassland. *Ecology* 81: 1601-1612.
- Rott, A. S., and Godfray, H. C. J. (2000). The structure of a leafminer-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, 69:274-289.
- Roubik, D.W. (1993). Tropical pollinators in the canopy and understorey: field data and theory for stratum "preferences". *J. Insect Behav.* 6: 659-673.
- Sabatino, M., Maceira, N., Aizen, M. A. (2010). Direct effects of habitat area on interaction diversity in pollination webs. *Ecology* 20:1491-1497.
- San Vicente, M. G., y Valencia, P. J. L. (2012). Efectos de la fragmentación de hábitats y pérdida de conectividad ecológica dentro de la dinámica territorial. *Polígonos. Revista de geografía*, (16), 35-54.
- Saunders D.A., Hobbs R.J., Margules C.R. (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conserv Biol* 5:18-32.
- Schleuning, M., Blüthgen, N., Flörchinger, M., Braun, J., Schaefer, H. M., y Böhning, (2011). Specialization and interaction strength in a tropical plant-frugivore network differ among forest strata. *Ecology*, 92, 26-36.
- Schmitz, O. J., Hambäck, P. A., & Beckerman, A. P. (2000). Trophic cascades in terrestrial systems: a review of the effects of carnivore removals on plants. *The American Naturalist*, 155(2), 141-153.
- Schowalter, T. D., W. W. Hargrove y D. A. Crossley (1986). Herbivory in forested ecosystems. *Ann. Rev. Entomol.* 31: 177-196.
- Schowalter, T. D. (2000). *Insect Ecology: An Ecosystem Approach*. Academic Press, San Diego, California.
- Schowalter, T. D., Fonte, S. J., Geaghan, J., y Wang, J. (2011). Effects of manipulated herbivore inputs on nutrient flux and decomposition in a tropical rainforest in Puerto Rico. *Oecologia*, 167(4), 1141-1149.

- Segura, G., Hinckley, T.M., y Oliver, C.D. (1995). Stem growth responses of declining mature *Abies amabilis* trees after tephra deposition from Mount St. Helens. *Can. J. For. Res.*, 25:1493-1502.
- Seymour, V.A., Hinckley T. M., Morikawa, Y., y Franklin, J. F. (1983). Foliage damage in coniferous trees following volcanic ashfall from Mt. St. Helens. *Oecologia*, 59:339-343.
- Shanks, C.H. y Chase, D. L. (1981). Effect of volcanic ash on adult *Otiorhynchus* (Coleoptera: Curculionidae). *Melandria*, 37:63-66.
- Shurin, J. B., Borer, E. T., Seabloom, E. W., Anderson, K., Blanchette, C. A., Broitman, B. y Halpern, B. S. (2002). A cross ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. *Ecology letters*, 5(6), 785-791.
- Simberloff, D. S. (1974). Equilibrium theory of island biogeography and ecology. *Annual review of Ecology and Systematics*, 161-182.
- Sipura M. (1999). Tritrophic interactions: willows, herbivorous insects and insectivorous birds. *Oecologia* 121, 537-45.
- Smith, A. P., Horning, N., y Moore, D. (1997). Regional biodiversity planning and lemur conservation with GIS in western Madagascar. *Conservation Biology*, 11(2), 498-512.
- Smith, M. (2011). An ecological perspective on extreme climatic events: a synthetic definition and framework to guide future research. *Journal of Ecology* 99: 656-663.
- Snyder, W. E., Snyder, G. B., Finke, D. L., & Straub, C. S. (2006). Predator biodiversity strengthens herbivore suppression. *Ecology letters*, 9(7), 789-796.
- Sobek, S., Tschamtkke, T., Scherber, C., Schiele, S. y Steffan-Dewenter, I. (2009). Canopy vs. understory: Does tree diversity affect bee and wasp communities and their natural enemies across forest strata? *Forest Ecology y Management*, 258, 609-615.
- Spagarino, C., Martínez Pastur, G., Peri, P. (2001). Changes in *Nothofagus pumilio* forest biodiversity during the forest management cycle: insects. *Biodiv. Conserv.* 10: 2077-2092.
- Spiller, D. A. y Schoener, T.W. (2007). Alteration of food-web dynamics following major disturbance by hurricanes. *Ecology* 88:37-41.
- Spiller, D. A., y Schoener, T. W. (2008). Climatic control of trophic interaction strength: the effect of lizards on spiders. *Oecologia*, 154(4), 763-771.
- Starzomski, B. M., and D. Srivastava. (2007). Landscape geometry determines community response to disturbance. *Oikos* 116:690- 699.
- StatSoft, Inc. (1999). STATISTICA: Data Analysis Software System, Version 8.0. Tulsa, Oklahoma, USA.
- Stiling, P., y Rossi, A. M. (1997). Experimental manipulations of top_down and bottom_up factors in a tri-trophic system. *Ecology* 78: 1602_1606.
- Stork, N.E., Adis, J. y Didham, R. (1997). *Canopy Arthropods*. Chapman y Hall, London.
- Straw, N.A. (1991). Resource limitation of tephritid flies on lesser burdock, *Arctium minus* (hill) Bernh. (Compositae). *Oecologia*, 86, 492-502.
- Suarez, M.L. y Kitzberger, T. (2008). Recruitment patterns following a severe drought: long-term compositional shifts in Patagonian forests. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 38, 3002-3010.
- Thomas, C. D., Thomas, J. A., y Warren, M. S. (1992). Distributions of occupied and vacant butterfly habitats in fragmented landscapes. *Oecologia*, 92(4), 563-567.
- Thomas, C. D., y Jones, T. M. (1993). Partial recovery of a skipper butterfly (*Hesperia comma*) from population refuges: lessons for conservation in a fragmented landscape. *Journal of Animal Ecology*, 472-481.
- Thompson R.M., Brose U., Jennifer A. Dunne, Robert O. Hall Jr., Sally Hladysz, Roger L. Kitching, Neo D. Martinez, Heidi Rantala, Tamara N. Romanuk, Daniel B. Stouffer, and Jason M.

- Tylianakis. (2012). Food webs: reconciling the structure and function of biodiversity. *TREE* 27: 689-697.
- Travis, J. M. J. (2003). Climate change and habitat destruction: a deadly anthropogenic cocktail. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270: 467-473.
- Tscharntke T., Kruess A. (1999). Habitat fragmentation and biological control. In *Theoretical Approaches to Biological Control*, ed. BA Hawkins, HV Cornell, pp. 190-205. Cambridge: Cambridge Univ. Press
- Tscharntke, T., Steffan-dewenter, I., Kruess, A. y Thies, c. (2002a). Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. *Ecological Research* 17, 229-239.
- Tscharntke T., Brandl R. (2004). Plant-insect interactions in Fragmented Landscapes. *Annu. Rev. Entomol.* 49: 405-30.
- Turner, M. G. (1989). Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual review of ecology and systematics*, 171-197.
- Turner, M.G., Dale, V.H. y Everham E.H. (1997). Fires, hurricanes and volcanoes: comparing large disturbances. *BioScience*, 47:758-768.
- Turner, M. G., Gardner, R. H., y O'Neill, R. V. (2001). *Landscape ecology in theory and practice* (Vol. 401). New York: Springer.
- Turner, M. G. (2005). Landscape ecology: what is the state of the science?. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 319-344.
- Tylianakis, J. M., Tscharntke, T. y Lewis, O. T. (2007). Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature*, 445, 202-205.
- Tylianakis, J. M., Didham, R. K., Bascompte, J., & Wardle, D. A. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology letters*, 11(12), 1351-1363.
- Tylianakis, J. M., Laliberté, E., Nielsen, A., y Bascompte, J. (2010). Conservation of species interaction networks. *Biological conservation*, 143(10), 2270-2279.
- Uezu, A., y Metzger, J. P. (2016). Time-lag in responses of birds to Atlantic forest fragmentation: restoration opportunity and urgency. *PloS one*, 11(1), e0147909.
- Ulyshen, M. D. (2011). Arthropod vertical stratification in temperate deciduous forests: Implications for conservation-oriented management. *Forest Ecology y Management*, 261, 1479-1489.
- Valdivia C.E., Simonetti J.A.Henríquez., C.A. (2006). Depressed pollination of *Lapageria rosea* Ruiz et Pav. (Philesiaceae) in the fragmented temperate rainforest of southern South America. *Biodivers. Conserv.*, 15 pp. 1845-1856.
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M. A., Alcántara, J. M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M. et al. (2015). Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology*, 29, 299-307.
- Valladares, G., A. Salvo and Godfray, H. C. J. (2001). Quantitative food webs of dipteran leafminers and their parasitoids in Argentina. *Ecological Research* 16: 925-939.
- Valladares, G., Cagnolo, L. y Salvo, A. (2012). Forest fragmentation leads to food web contraction. *Oikos*, 121, 299-305.
- Van Bael, S. A., Brawn, J. D., y Robinson, S. K. (2003). Birds defend trees from herbivores in a Neotropical forest canopy. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(14), 8304-8307.
- Vásquez, P. A., Grez, A. A., Bustamante, R. O., y Simonetti, J. A. (2007). Herbivory, foliar survival and shoot growth in fragmented populations of *Aristotelia chilensis*. *Acta Oecologica*, 31(1), 48-53.
- Vázquez, D. P. (2005). Degree distribution in plant-animal mutualistic networks: forbidden links or random interactions? *Oikos*, 108, 421-426.

- Vázquez, D. P., Poulin, R., Krasnov, B. R. y Shenbrot, G. I. (2005). Species abundance and the distribution of specialization in host-parasite interaction networks. *Journal of Animal Ecology*, 74, 946-955.
- Vázquez, D. P., Blüthgen, N., Cagnolo, L. y Chacoff, N. P. (2009a). Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. *Annals of Botany*, 103, 1445-1457.
- Vázquez, D. P., Chacoff, N. P. y Cagnolo, L. (2009b). Evaluating multiple determinants of the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology*, 90, 2039-2046.
- Veblen, T.T. (1985). Stand dynamics in Chilean Nothofagus forests. Pp 35-52 in: Pickett, STA y PS White (eds.). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Orlando, Florida.
- Veblen T. T. y Ashton D. H. (1979) Successional pattern above timberline in South-Central Chile. *Vegetatio* 40, 39-47.
- Veblen, T. T., Donoso, C., Kitzberger, T. y Rebertus, A. J. (1996). Ecology of southern Chilean and Argentinean Nothofagus forests. *The ecology and biogeography of Nothofagus forests* (ed. by T. T. Veblen, R. S. Hill y J. Read), pp. 293-353. Yale University Press, New Haven.
- Vitousek, P. M., y Howarth, R. W. (1991). Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur? *Biogeochemistry*, 13(2), 87-115.
- Walker, M., Hartley, S. E., y Jones, T. H. (2008). The relative importance of resources and natural enemies in determining herbivore abundance: thistles, tephritids and parasitoids. *Journal of Animal Ecology*, 77(5), 1063-1071.
- Waring, G. L., Cobb, N.S., (1992). The impact of plant stress on herbivore population dynamics. *Insect Plant Interactions*, 4, 167-226.
- Watling, J. I., y Donnelly, M. A. (2006). Fragments as islands: a synthesis of faunal responses to habitat patchiness. *Conservation Biology*, 20(4), 1016-1025.
- Watt, A.D. (1987). The effect of shoot growth stage of *Pinus contorta* and *Pinus sylvestris* on the growth and survival of *Panolis flamea* larvae. *Oecologia*, 72, 429-433.
- Weis, A. E., y Abrahamson, W. G. (1985). Potential Selective Pressures by Parasitoids on a Plant-Herbivore Interaction. *Ecology*, 66(4), 1261-1269.
- Weis, A.E., Walton, R. y Crego, C.L. (1988). Reactive plant tissue sites and the population biology of gall makers. *Annual Review of Entomology*, 33, 467- 486.
- Weisser, W. W., Völkl, W. y Hassell, M. P. (1997). The importance of adverse weather conditions for behaviour and population ecology of an aphid parasitoid. *Journal of Animal Ecology*, 66, 386-400.
- White, T.C.R. (1974). A hypothesis to explain outbreaks of looper caterpillars, with special reference to populations of *Selidosenta suavis* in a plantation of *Pinus retdiata* in New Zealand. *Oecologia*, 22, 119- 134.
- White, T.C.R. (1984). The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia*, 63, 90- 105.
- Wilson, E. O., y MacArthur, R. H. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton, NJ.
- Wille, A., y Fuentes, G. (1975). Efecto de la ceniza del Volcán: Irazú (Costa Rica) en algunos insectos. *Rev. Biol. Trop.*, 3:165-175.
- Woods, H.A., Perkins M.C., Elser J.J., Harrison J.F. (2002) Absorption and storage of phosphorus by larval *Manduca sexta*. *J Insect Physiol* 48:555-564.
- Woyke, J y J Gabka. (2011). Effect of volcanic ash cloud over Poland on flight activity of honey bees. *J. Apic. Sci.*, 55:5-17.
- Yamaguchi, D. K. (1983). New tree-ring dates for recent eruptions of Mount St. Helens. *Quat. Res.*, 20: 246-250.

- Yamazaki, K. (2010). Leaf mines as visual defensive signals to herbivores. *Oikos*, 119, 796-801.
- Yang, S., Jongejans, E., Yang, S. y Bishop, J.G.. (2011). The effect of consumers and mutualists of *Vaccinium membranaceum* at Mount St. Helens: dependence on successional context. *PloS ONE*, 6:e26094.
- Zabel, J., & Tschardtke, T. (1998). Does fragmentation of *Urtica* habitats affect phytophagous and predatory insects differentially?. *Oecologia*, 116(3), 419-425.
- Zobel, D.B. y Antos, J.A.(1997). A decade of recovery of understory vegetation buried by volcanic tephra from Mount St. Helens. *Ecology*, 67:317-344.