



UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y OCEANOGRÁFICAS

Biología



**HERBIVORÍA EN ESPECIES LEÑOSAS EN EL GRADIENTE
LUMÍNICO DE UN BOSQUE ESCLERÓFILO-TEMPLADO COSTERO
DE HUALPÉN**

Tesis presentada a la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas de la
Universidad de Concepción para optar al título profesional de Bióloga

POR: PERLA TAMARA SUE QUIJADA FARÍAS

Profesor Guía: Alfredo Saldaña

Marzo 2022
Concepción, Chile



© 2022

Concepción

Perla Tamara Sue Quijada Farías

Se autoriza la reproducción total o parcial, con fines académicos, por cualquier medio o procedimiento, incluyendo la cita bibliográfica del documento



A mi manada, Antonio, Pitaba puncgata, Boomer y las plantas de mi balcón.

AGRADECIMIENTOS

Quiero otorgar mis agradecimientos al Proyecto FONDECYT 1181688 a cargo de *Nicol Fuentes* que financiaron el desarrollo de la presente investigación y mi profesor tutor Dr. *Alfredo Saldaña Mendoza*, por guiarme con paciencia y dedicación durante el comienzo de mi vida profesional y desarrollo en la investigación, por compartir y educar desde la integridad y transparencia.

Agradezco a mi colega, compañera y comadre *Camila Arriagada Rodríguez*, por su invaluable ayuda y apoyo en el desarrollo de mis avances en la investigación, por las caminatas en el campus que aclaraban y creaban más dudas. Le deseo lo mejor de este planeta.

Gracias a mi madre *Susana Farías Villanueva*, quien siempre me ha apoyado y escuchado con paciencia y admiración por mis logros que también son suyos. Y otorgar mérito a mi padre *Carlos Quijada Aburto* que me brindó su apoyo y amor a su estilo: con alimento. Y que forjó gran parte de mi carácter y personalidad curiosa por entender fenómenos naturales.

TABLA DE CONTENIDO

Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Relación entre distribución en el gradiente lumínico y herbivoría	3
Aspectos funcionales de la relación entre sombratolerancia y herbivoría	4
El problema de investigación	6
Hipótesis	8
Metodología	9
Sitio de estudio y Especies:	9
Distribución y amplitud ecológica en el gradiente de disponibilidad de luz	9
Rasgos funcionales foliares y Porcentaje de defoliación	10
Análisis de datos	12
Resultados	13
Discusión	18
Distribución de especies en el gradiente lumínico.	18
Herbivoría en el gradiente lumínico	20
Rasgos funcionales foliares y Herbivoría	21
Conclusiones	24
Bibliografía	25

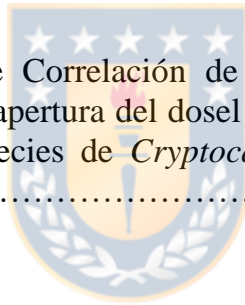
ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1.1 Tabla informativa de tres especies leñosas presentes en el bosque esclerófilo de Hualpén.7

Tabla 3.2 Coeficiente de Correlación de Spearman (r_s) entre las variables ordinales de porcentaje de apertura del dosel y la abundancia de las especies *Cryptocarya alba*, *Aextoxicon punctatum* y *Myrceugenia planipes*..... 14

Tabla 3.3. Índice de Levins de *Myrceugenia planipes*, *Aextoxicon punctatum* y *Cryptocarya alba* en un bosque esclerófilo costero de la Península de Hualpén, Región del Biobío..... 14

Tabla 3.4. Coeficiente de Correlación de Spearman (r_s) entre las variables ordinales de porcentaje de apertura del dosel y el grado de herbivoría (porcentaje de defoliación) en las especies de *Cryptocarya alba*, *Aextoxicon punctatum* y *Myrceugenia planipes*.15



ÍNDICE DE ILUSTRACIONES

Figura 1. Densidad promedio (\pm DE) de especies juveniles de *Cryptocarya alba*, *Aextoxicon punctatum* y *Myrceugenia planipes* a través del gradiente de luz. Ba corresponde al índice de amplitud de nicho de Levins.....13

Figura 2. Grado de herbivoría (porcentaje de defoliación) en tres especies leñosas juveniles (*M. planipes*, *A. punctatum* y *C. alba*) y su variación entre el gradiente lumínico (porcentaje apertura del dosel). Línea de tendencia no significativa.....15

Figura 3. Variación de los rasgos funcionales foliares de las especies de *Cryptocarya alba*, *Aextoxicon punctatum* y *Myrceugenia planipes* en el gradiente lumínico (apertura del dosel). A. Concentración de clorofila foliar (Chl). B. Razón masa/área foliar (LMA).....16

Figura 4. Variación del porcentaje de defoliación de las especies de *Cryptocarya alba*, *Aextoxicon punctatum* y *Myrceugenia planipes* en relación con los rasgos funcionales foliares. A. Concentración de clorofila foliar (Chl). B. Razón masa/área foliar (LMA).....17

RESUMEN

La heterogeneidad de las condiciones lumínicas del sotobosque influencia las interacciones y adaptaciones de especies que se distribuyen en el bosque. Se ha descrito que la luz modela las interacciones de herbivoría a lo largo del gradiente lumínico en el bosque, ya sea por la influencia térmica o sobre la variación de rasgos funcionales foliares que determinan la palatabilidad de la hoja. En Chile la covariación de estas variables se ha estudiado en bosques templados lluviosos y nada se sabe sobre este fenómeno en especies del bosque esclerófilo costero. En base a esto, se propuso evaluar la relación entre la disponibilidad de luz y el grado de herbivoría para tres especies leñosas dominantes en este bosque, *M. planipes*, *A. punctatum* y *C. alba*, además de cuantificar su distribución y amplitud ecológica en un gradiente lumínico en el bosque del S.N.P. Hualpén. Para determinar la distribución de las especies leñosas en el bosque, se estableció un gradiente lumínico en el bosque incluyendo los ambientes de claros y sotobosque de dosel cerrado. Se registró la densidad de especies en relación con mediciones cuantitativas de disponibilidad de luz (apertura del dosel) y se utilizó el Índice de Levins para comparar la amplitud de nicho lumínico de las tres especies leñosas. Evaluamos la relación entre el grado de herbivoría (porcentaje de defoliación) y apertura del dosel. Además, se registró la variación de los rasgos funcionales foliares tales como, contenido relativo de clorofila (Chl) y masa foliar específica (LMA), y su covariación con el grado de herbivoría en las tres especies. Se obtuvo que las tres especies leñosas se distribuyen mayoritariamente hacia ambientes con menos apertura del dosel, confirmando el grado de sombratolerancia descrito para estas especies en bosques templados; y que *A. punctatum* demostró mayor amplitud de nicho lumínico. A su vez, se registró mayor porcentaje de defoliación hacia el límite inferior del gradiente lumínico y en hojas con menor contenido de clorofila y menor masa específica. A partir de nuestros resultados no fue posible convenir nuestras predicciones dada la no significancia estadística de los análisis. A pesar de esto, concluimos que los resultados sugieren que la disponibilidad lumínica y su influencia sobre el contenido nutricional de las hojas, resultan ser un buen predictor de herbivoría, sin embargo, se debe perfeccionar el estudio de los factores que modelan las interacciones de herbivoría en este bosque y para estas y otras especies de los bosques esclerófilos-templados.

ABSTRACT

The heterogeneity of light conditions in the understory influences the interactions and adaptations of species that are distributed in the forest. It has been described that light shapes herbivory interactions along the light gradient in the forest, either due to thermal influence or due to the variation of foliar functional traits that determine leaf palatability. In Chile, the covariation of these variables has been studied in temperate rain forests and nothing is known about this phenomenon in coastal sclerophyllous forest species. Based on this, it was proposed to evaluate the relationship between the availability of light and the degree of herbivory for three dominant woody species in this forest, *M. planipes*, *A. punctatum* and *C. alba*, in addition to quantifying their distribution and ecological amplitude in a light gradient in the forest of the S.N.P. Hualpen. To determine the distribution of woody species in the forest, a light gradient was established in the forest, including clearing environments and closed canopy understory. Species density was recorded in relation to quantitative measurements of light availability (canopy opening) and the Levins Index was used to compare the light niche width of the three woody species. We evaluated the relationship between the degree of herbivory (defoliation percentage) and canopy opening. In addition, the variation of foliar functional traits such as relative chlorophyll content (Chl) and specific leaf mass (LMA) and their covariation with the degree of herbivory in the three species were recorded. It was found that the three woody species are distributed mainly towards environments with less canopy opening, confirming the degree of shade tolerance described for these species in temperate forests; and that *A. punctatum* showed a greater light niche width. In turn, a higher percentage of defoliation was recorded towards the lower limit of the light gradient and in leaves with lower chlorophyll content and lower specific mass. Based on our results, it was not possible to agree with our predictions given the non-statistical significance of the analyses. Despite this, we conclude that the results suggest that light availability and its influence on the nutritional content of the leaves turn out to be a good predictor of herbivory; however, the study of the factors that model herbivory interactions should be improved. in this forest and for these and other species of sclerophyllous-temperate forests.

INTRODUCCIÓN

Relación entre distribución en el gradiente lumínico y herbivoría

En el bosque, la arquitectura del dosel cambia temporal y espacialmente a causa de la caída y dinámica sucesional de los árboles, propiciando condiciones lumínicas heterogéneas entre los estratos más bajos del bosque (i.e. sotobosque) (Lusk 2003; Madriaza *et al* 2017; Runkle 1992); de manera que las especies de plantas que regeneran e interactúan en estos ambientes variables en disponibilidad de recursos lumínicos, se ven afectadas tanto por factores abióticos (e.g. disponibilidad de luz), y por factores bióticos (e.g. interacciones con herbívoros). De forma que para la supervivencia y desarrollo de las plantas que se distribuyen bajo la cobertura del dosel, estas emplean rasgos adaptativos de sombratolerancia (Kobe *et al* 1999; Lusk 2004; Lusk & Piper 2007; Valladares & Niinemets 2008).

Esta estrategia ecológica está asociada a una amplia gama de características en el desempeño vegetativo y reproductivo de una planta para tolerar bajos niveles de luz, mejorando el rendimiento de la planta (Givnish 1988; Lusk & Piper 2007), favoreciendo estrategias de conservación y reasignación de los recursos energéticos en la síntesis de clorofila, disminuyendo tasas de respiración, por ejemplo, optimizando la captura de luz mediante el aumento del área foliar específica (SLA) lo cual, as su vez, determina un compromiso con la mayor palatabilidad de la hoja (Kobe 1997; Valladares y Niinemets 2008; Salgado-Luarte & Gianoli 2011; Givnish 1988).

La palatabilidad puede ser definida como las cualidades de un alimento que estimula una preferencia selectiva en herbívoros y que es determinante en el consumo y preferencia selectiva sobre especies de plantas (Heady 1964; Plata *et al* 2009). Paralelamente, se ha demostrado que el rol de las reservas de Carbono es muy importante en ambientes de sombra, porque las plantas podrían mitigar los efectos de la herbivoría y falta de recursos lumínicos, movilizandando las reservas de carbono entre sus órganos, para cubrir el gasto energético en el mantenimiento de órganos y tejidos, cuando son expuestas a la sombra y/o a la herbivoría (Sepúlveda *et al* 2014; Chacon & Armesto 2005).

Aspectos funcionales de la relación entre sombratolerancia y herbivoría

Se ha evidenciado que la herbivoría, definida como aquella interacción en la cual animales (insectos, mamíferos, reptiles, entre otros) consumen el tejido y órganos de las plantas (hojas, tallos, flores, frutos, raíces, etc.) (Salgado-Luarte & Gianoli 2010; del Val & Boege 2012); logra desencadenar en plantas una amplia gama de respuestas de resistencia o tolerancia a esta interacción, que dependiendo del ambiente lumínico donde se distribuyen las plantas, configuraría la frecuencia o intensidad de defoliación que sufran por herbívoros (Granados, D. *et al* 2008; Madriaza *et al* 2017; Piper *et al* 2018). En consecuencia, esta interacción es un potencial factor modelador de la distribución de las plantas en un gradiente de disponibilidad de luz (Salgado-Luarte & Gianoli 2010).

Por ejemplo, se ha señalado que, para los insectos, que como organismos ectotermos son sensibles a pequeñas variaciones en la temperatura ambiental, la arquitectura del dosel y el microclima bajo la cobertura del dosel sería uno de los factores determinantes en el desarrollo, metabolismo y tasas de alimentación de los ensambles de herbívoros invertebrados (Frazier *et al* 2006; Andrew *et al* 2012; Winkler 2014; Piper *et al* 2018). Por su parte, las plantas que crecen en la sombra aumentan su área foliar, con el fin aumentar la superficie fotosintética y captar más luz (Lusk 2006; Givnish 1988), lo que generalmente implica que sus hojas sean más palatables que las de sol, lo que puede determinar mayor herbivoría en el sotobosque que en claros (Niesenbaum & Kluger 2006). Sin embargo, las hojas del sol pueden ser más ricas nutricionalmente (Osier & Jennings 2007), lo que puede determinar una mayor herbivoría en los claros que en el sotobosque. Además, los ambientes de sombra pueden ser demasiado fríos para los herbívoros (Sepúlveda 2018; Winkler 2014).

Este conjunto de interacciones tróficas entre especies que conforman los ensambles de insectos herbívoros, que se alimentan y benefician a partir de las especies de plantas leñosas bajo la cobertura del bosque, y que ocasionan efectos adversos sobre estas (i.e. defoliación y pérdida de tejidos en plantas herborizadas), forman redes de interacción bipartitas entre plantas e insectos de la comunidad (Espinoza-Olvera *et al* 2013). Donde las estrategias ecológicas empleadas por las plantas en respuesta a la herbivoría están relacionadas con la disponibilidad de recursos lumínicos y las respuestas a la sombra (Salgado-Luarte y Gianoli 2011).

En plantas sombratolerantes, los rasgos funcionales foliares asociados a estrategias asignación de recursos a la captura de luz, destacan el área foliar específica (SLA), masa foliar específica (LMA g cm) y el contenido de clorofila foliar (Chl $\mu\text{g cm}^{-2}$); los que maximizan la eficiencia en la ganancia neta de carbono y las relaciones hídricas (Fernández, R. *et al* 2017). En ambientes lumínicos heterogéneos bajo la cobertura del dosel, estos rasgos funcionales foliares pueden también a su vez, representar cualidades de palatabilidad.

El problema de investigación

En Chile pocos estudios han evaluado la relación entre la herbivoría y el gradiente lumínico del bosque y se han realizado principalmente en ecosistemas de bosque templado lluvioso (Gianoli *et al* 2010; Madriaza 2018, 2022; Salgado-Luarte & Gianoli 2010; Piper *et al* 2018; Sepúlveda 2018), mientras que otros tipos forestales, como el bosque esclerófilo costero, no han sido estudiados en cuanto a esta relación. Lo mismo ocurre en cuanto a la relación entre rasgos funcionales foliares y herbivoría (Chacón & Armesto 2006; Salgado-Luarte & Gianoli 2010), para especies que se distribuyen más al norte que las especies del bosque siempreverde templado lluvioso. Es por esto que, para comprender mejor el efecto de los herbívoros en la distribución y abundancia de las plantas a lo largo del gradiente de luz de un bosque esclerófilo costero, se propone evaluar la relación entre la herbivoría y disponibilidad de luz, con el fin de determinar la influencia de la herbivoría en el patrón de distribución y

abundancia de juveniles de dos de las especies dominantes del dosel del bosque maduro, *Cryptocarya alba* y *Aextoxicon punctatum*, y la especie del subdosel *Myrceugenia planipes*. En base a observaciones previas para este tipo de bosque, estas especies han sido clasificadas como sombratolerantes, pero sus patrones de abundancia en relación con la luz no han sido estudiados cuantitativamente.

Además, se evalúa la posible relación entre la herbivoría y la variación de rasgos foliares que varían con la disponibilidad de luz y que reflejan su palatabilidad (LMA y contenido de clorofila) para estas tres especies leñosas del bosque esclerófilo (Tabla 1), con el fin de establecer: a) el patrón de distribución de abundancia de plántulas y juveniles de estas especies en el gradiente lumínico del bosque, y b) si existe una relación entre el grado de herbivoría (i.e porcentaje de defoliación) de estas especies y los rasgos funcionales foliares que covarían con la disponibilidad lumínica.

Familia	Especie	Distribución
Aextoxicaceae	Olivillo (<i>Aextoxicon punctatum</i>) Ruiz et Pav.	Nativa desde laderas húmedas en la Región de Coquimbo hasta bosques templados en la Región de los Lagos y Argentina
Lauraceae	Peumo (<i>Cryptocarya alba</i>) (Molina) Looser	Endémica en cordilleras de la Costa y de Los Andes, desde el sur de la Región de Coquimbo hasta la Región de la Araucanía.
Myrtaceae	Pitra (<i>Myrceugenia planipes</i>) (Hook. & Arn.) O. Berg	Nativa con Argentina, desde la Región del Ñuble hasta la Región de Aysén.

Tabla 1. Tabla informativa de tres especies leñosas presentes en el bosque esclerófilo de Hualpén. (Elaboración propia; Rodríguez *et al* 2018).

De acuerdo con esto, se esperaría encontrar que, (H1) la distribución de los juveniles de las tres especies leñosas en el gradiente lumínico presentará similar amplitud ecológica y mayor abundancia hacia el extremo inferior del gradiente lumínico. A su vez se propone que, (H2) para los juveniles de estas especies, existe una relación negativa entre el grado de herbivoría y la disponibilidad de luz en el gradiente lumínico del bosque, es decir, a menor apertura del dosel, mayor porcentaje de defoliación para las tres especies en estudio. Por último, se espera que, (H3) los valores de los rasgos funcionales foliares que reflejan mayor palatabilidad potencial (i.e. menor LMA y mayor contenido de clorofila) mostrarán una relación positiva con la herbivoría (i.e. porcentaje de defoliación).



II. METODOLOGÍA

1.1 Sitio de estudio y Especies:

Este estudio se realizó en la Estación de Biología Terrestre de la Universidad de Concepción ($36^{\circ}47'S$ y $73^{\circ}10'O$), ubicada en la Península de Hualpén, Región del Biobío. El clima descrito para la península es de tipo submediterráneo, con influencia oceánica (Luebert & Pliscoff 2006), en la zona de transición de climas mediterráneo y templado; gradiente climático que abarca latitudinalmente desde los $36^{\circ}00'$ hasta los $38^{\circ}30'S$ y longitudinalmente desde los $71^{\circ}00'O$ hasta el Océano Pacífico (Di Castri & Hajek 1976).

Las especies dominantes presentes en el bosque de la estación biológica corresponden a la convergencia de las comunidades de bosque esclerófilo mediterráneo costero de *Lithrea caustica* y *Azara integrifolia*; con algunos elementos florísticos característicos del bosque maulino, pero sin representantes del género *Nothofagus*, como ocurre en otros bosques costeros de la Región del Biobío. Estas comunidades boscosas, entran en contacto especies del bosque esclerófilo con especies del bosque costero templado (Luebert & Pliscoff 2006; Polyméris 1995).

2. Distribución y amplitud ecológica en el gradiente de disponibilidad de luz

Para determinar la distribución de abundancia y amplitud de uso de gradiente de luz se trazaron ocho transectos a lo largo del bosque, incluidos los ambientes de claros y sotobosque de dosel cerrado. En cada transecto, se eligieron entre 4 a 6 puntos de

muestreo aleatorios entre los senderos del bosque, lo que arroja un total de 56 puntos de muestreo respectivamente. La densidad de cada especie leñosa (individuos / m²), el porcentaje de luz difusa (apertura del dosel, CO%) y las mediciones de temperatura, serán cuantificadas en el centro de cada parcela de 1 m² respectivamente.

En cada parcela, se cuantificó la disponibilidad lumínica, a través de la estimación del porcentaje de apertura del dosel (luz difusa) para cada punto de muestreo. Mediante el uso de la aplicación *CanopyCapture*. Esta aplicación ha mostrado tener un excelente ajuste de correlación con parámetros de disponibilidad de luz medidos con técnicas estándar de sensores de luz (e.g. LAI-2200C Canopy-Analyzer; C.H. Lusk, datos no publicados).



La amplitud ecológica en el uso de gradiente de luz de cada especie se determinó cuantitativamente mediante el índice de amplitud de nicho de Levins, una medida de uniformidad en la que la notación para la amplitud del nicho ($B_i = -\sum p_{ij} \log p_{ij}$). Donde $p_{ij} = N_{ij} / Y_i$ es la proporción de individuos de la especie “i” asociados con el estado de recursos “j”; N_{ij} el número de individuos de la especie “i” que se encuentra asociado con el estado de recurso “j”, e Y_i el número total de individuos de la especie “i” (Colwell & Futuyma 1971; Saldaña *et al* 2005).

3. Rasgos funcionales foliares y Porcentaje de defoliación

A partir de los ocho transectos distribuidos de forma aleatoria en el bosque, se consideraron para este ítem, sólo los puntos de muestreo (i.e. parcelas de 1m²) donde

hubo presencia de las tres especies en estudio. Para obtener las mediciones de los rasgos funcionales foliares se extrajo para cada especie 10 hojas en cada punto de muestreo en el gradiente lumínico, alcanzando un total de 15 individuos juveniles y 150 hojas recolectadas entre los meses de octubre y noviembre del 2021. Cada hoja se fotografió para obtener una imagen digital que permitió estimar el área foliar utilizando el programa Image J (<https://imagej.nih.gov/ij/>).

Posteriormente, para estas muestras se obtuvo el peso fresco y luego de un secado a 65°C por 48 horas en una estufa, el peso seco de cada individuo. La masa foliar específica (LMA) de cada especie fue calculada como la razón entre la masa foliar seca (g) y el área de la hoja (cm²) (Wright et al. 2004). Para inferir el contenido de clorofila foliar (Chl) de cada especie en cada ambiente lumínico (intervalo de luz), se seleccionaron de forma aleatoria cinco hojas completamente expandidas y sanas, para realizar lecturas con el medidor de contenido relativo de clorofila CCM-200 (OPTI-SCIENCES, USA). Este clorofilómetro calcula un índice en “unidades CCI”, basado en la transmitancia de la luz roja e infrarroja de dos diodos que emiten luz a 650 y 940 nm. Esta metodología no invasiva permite generar estimaciones confiables del contenido de clorofila de la hoja (Richardson *et al* 2002; Fernández, R. *et al* 2016).

Finalmente, se registró el porcentaje de defoliación en cohortes foliares aleatorias para las tres especies (10 hojas para cada sitio de muestreo, en una totalidad de 15 ambientes lumínicos), con la aplicación *BioLeaf* (BioLeaf - Foliar Analysis™), que

estima el porcentaje de defoliación en relación con el área foliar total (Brandoli *et al* 2016).

4. Análisis de datos

Para probar si la distribución de los juveniles de las tres especies leñosas en el gradiente lumínico presenta similar amplitud ecológica y mayor abundancia hacia el extremo inferior del gradiente lumínico, se compararon los valores de índice de Levins entre las especies y dentro de cada especie se evaluó la relación entre abundancia y disponibilidad de luz con correlación lineal de Spearman. Este análisis también se usó para evaluar si los juveniles de estas especies muestran una relación negativa entre el grado de herbivoría y la disponibilidad de luz (% apertura del dosel). Por último, para evaluar si los valores de los rasgos funcionales foliares que reflejan mayor palatabilidad potencial (i.e. menor LMA y mayor contenido de clorofila) mostrarán una relación positiva con la herbivoría (i.e. porcentaje de defoliación), también se usó una correlación lineal de Spearman.

III. RESULTADOS

Se presentan a continuación, los principales resultados de esta investigación, en base al objetivo e hipótesis propuestas en este estudio.

H1. Distribución de especies en el gradiente lumínico.

Se observó que los juveniles de las especies estudiadas que regeneran en el sotobosque, si bien muestran una tendencia a mostrar mayor abundancia hacia valores más bajos de disponibilidad de luz (Figura 1), no mostraron una relación negativa significativa entre las variables abundancias y luz. Es decir, cada una de las especies presentó valores de coeficiente de correlación negativos, pero no hay significancia (Tabla 1).

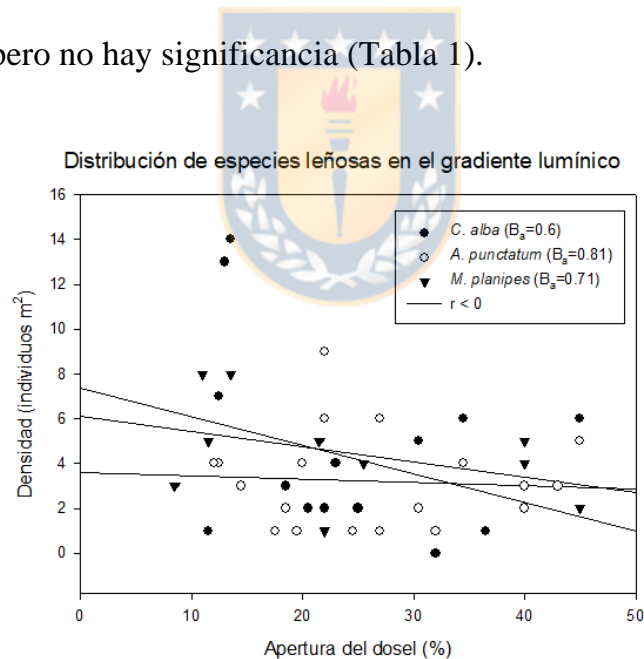


Figura 1. Densidad promedio (\pm DE) de especies juveniles de *Cryptocarya alba*, *Aextoxicon punctatum* y *Myrceugenia planipes* a través del gradiente de luz. Ba corresponde al índice de amplitud de nicho de Levins.

	<i>C. alba</i>	<i>punctatum</i>	<i>M. planipes</i>	Total de especies
Coefficiente Spearman (r)	-0,25	-0,26	-0,27	-0,21
valor de p	0,46	0,46	0,44	0,55

Tabla 2. Coeficiente de Correlación de Spearman (rs) entre las variables ordinales de porcentaje de apertura del dosel y la abundancia de las especies *Cryptocarya alba*, *Aextoxicon punctatum* y *Myrceugenia planipes*.

Además, *A. punctatum* ($Bi: 0,83$) presenta un Índice de Levins mayor que *M. planipes* ($Bi:0,71$), y mayor que *C. alba* ($Bi:0,6$) (Tabla 2). Esto significa, que las especies de *C. alba* y *M. planipes* demuestran una estrecha amplitud de nicho sesgada hacia la sombra, en comparación con *A. punctatum* que muestra mayor amplitud de nicho lumínico y una distribución de abundancia relativamente homogénea a lo largo del gradiente de luz del bosque.

Especie	Índice de Levins
<i>A. punctatum</i>	0,83
<i>M. planipes</i>	0,71
<i>C. alba</i>	0,6

Tabla 3. Índice de Levins de *Myrceugenia planipes*, *Aextoxicon punctatum* y *Cryptocarya alba* en un bosque esclerófilo costero de la Península de Hualpén, Región del Biobío.

H2. Relación entre la disponibilidad lumínica y el grado de herbivoría

Para ninguna de las tres especies leñosas (*Myrceugenia planipes*, *Aextoxicon punctatum* y *Cryptocarya alba*), se encontró una relación significativa entre el grado de herbivoría y la disponibilidad de luz, aun cuando al menos *C. alba* y *A. punctatum* mostraron una tendencia esperable de mayor herbivoría en sombra.

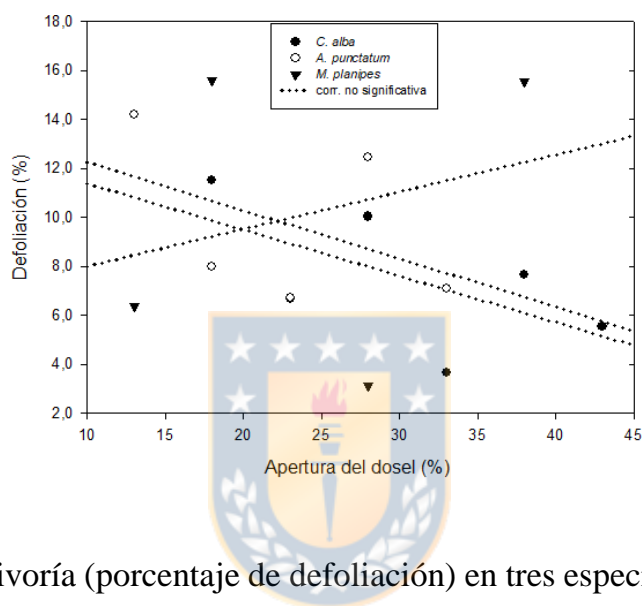


Figura 2: Grado de herbivoría (porcentaje de defoliación) en tres especies leñosas juveniles (*M. planipes*, *A. punctatum* y *C. alba*) y su variación entre el gradiente lumínico (porcentaje apertura del dosel). Línea de tendencia no significativa.

	<i>C. alba</i>	<i>punctatum</i>	<i>M. planipes</i>
Coefficiente Spearman (r)	-0,6	-0,5	0
valor de p	0,17	0,45	1

Tabla 4. Coeficiente de Correlación de Spearman (rs) entre las variables ordinales de porcentaje de apertura del dosel y el grado de herbivoría (porcentaje de defoliación) en las especies de *Cryptocarya alba*, *Aextoxicon punctatum* y *Myrceugenia planipes*.

H3. Rasgos funcionales foliares que reflejan mayor palatabilidad potencial y su relación con la herbivoría.

Al evaluar la relación que existe entre los rasgos funcionales foliares que representan palatabilidad potencial (Figura 4), se logró evidenciar una tendencia negativa para la relación entre el contenido de clorofila foliar y el grado de defoliación para las tres especies (Figura 4. A), y de igual forma, para la relación entre la masa foliar específica y el grado de defoliación para las tres especies en estudio (Figura 4. B). Sin embargo, dichas tendencias negativas no son relaciones estadísticamente significativas (Tabla 4). Finalmente, es meritorio mencionar que, en los resultados también fue posible observar que el contenido de clorofila foliar (Figura 3. A) y el LMA (Figura 3. B) no variaron significativamente con la disponibilidad de luz en las tres especies leñosas.

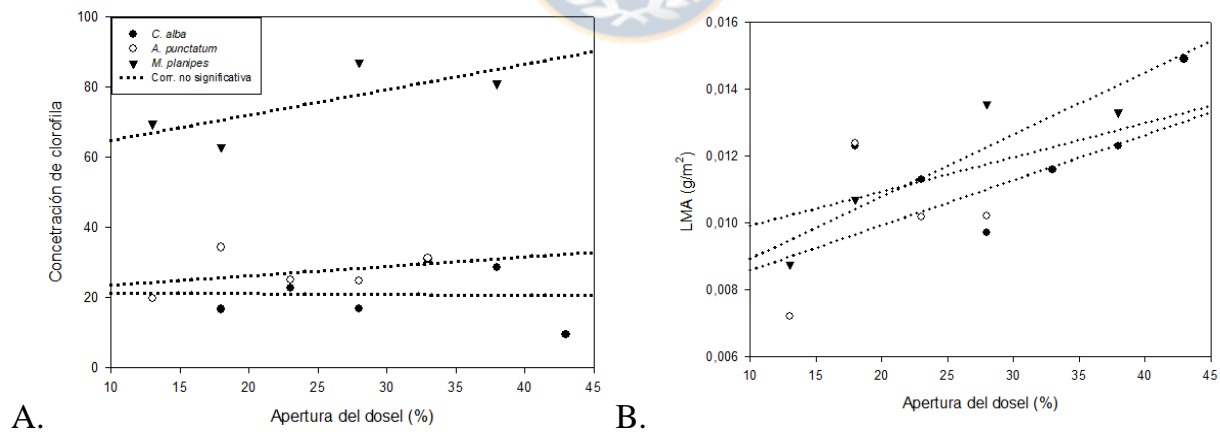


Figura 3. Variación de los rasgos funcionales foliares de las especies de *Cryptocarya alba*, *Aextoxicon punctatum* y *Myrceugenia planipes* en el gradiente lumínico (apertura del dosel). A. Concentración de clorofila foliar ($\text{Chl } \mu\text{g cm}^{-2}$). B. Razón masa/área foliar (LMA g cm^{-2}).

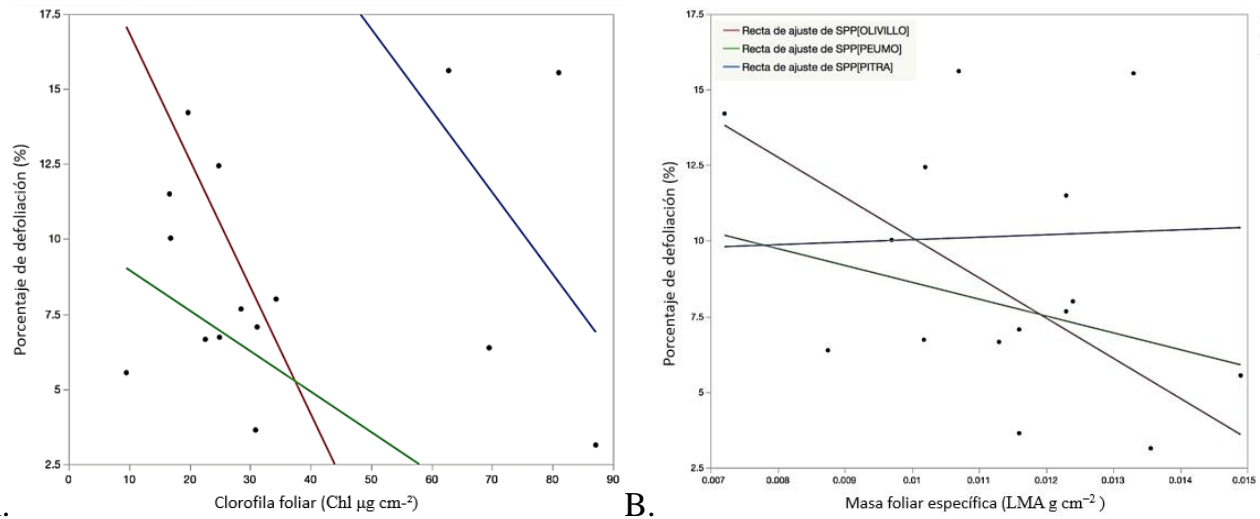


Figura 4. Variación del porcentaje de defoliación de las especies de *Cryptocarya alba*, *Aextoxicon punctatum* y *Myrceugenia planipes* en relación con los rasgos funcionales foliares.

A. Concentración de clorofila foliar (Chl). B. Razón masa/área foliar (LMA).

Correlación de Spearman's (rs)	Concentración de clorofila foliar (Chl)		Razón masa/área foliar (LMA)	
	Coefficiente de correlación (r)	valor de p	Coefficiente de correlación (r)	valor de p
<i>C. alba</i>	-0.37	0.463	-0.33	0.525
<i>A. punctatum</i>	-0.71	0.176	-0.77	0.126
<i>M. planipes</i>	-0.46	0.531	0	0.9

Tabla 4. Coeficiente de Correlación de Spearman's (rs) entre las variables de porcentaje de apertura del dosel y el grado de herbivoría (porcentaje de defoliación) en las especies de *Cryptocarya alba*, *Aextoxicon punctatum* y *Myrceugenia planipes*.

IV. DISCUSIÓN

1. Distribución de especies en el gradiente lumínico.

En escritos previos sobre el bosque esclerófilo costero de la EBT de Hualpén, se ha indicado que la regeneración de las especies de *M. planipes* y *C. alba* muestra mayor abundancia en ambientes con menor apertura del dosel, en contraste con *A. punctatum*, la cual se establecía con mayor abundancia en zonas con mayor apertura del dosel (Reyes 1997). Sin embargo, la evaluación que dio origen a este postulado se realizó considerando sólo la dinámica de regeneración en claros y borde de estos, y no en un gradiente lumínico más amplio en el bosque como se realizó en el presente estudio.

De acuerdo a los resultados que aquí se exponen, las especies de *C. alba*, *A. punctatum* y *M. planipes* que coexisten y regeneran en el bosque siempreverde esclerófilo costero de la Península de Hualpén, en la región del Biobío, muestran una tendencia a presentar mayor abundancia de plantas y brinzales en ambientes con baja disponibilidad de luz, pero en cambio, la relación negativa entre la densidad de plantas en el gradiente lumínico, no demostró una relación significativa entre las variables abundancias y luz. Coincidentemente, estudios en bosques templados lluviosos siempreverdes, lograron demostrar que la distribución de brinzales de *A. punctatum* y *M. planipes* estaban significativamente asociadas a ambientes de escasos recursos lumínicos, demostrando rasgos adaptativos de sombratolerancia (Saldaña & Lusk 2003).

Se ha demostrado que la disponibilidad lumínica, es uno de los recursos más importante que limitan y moldean los patrones de supervivencia, crecimiento y distribución de las plantas en el sotobosque (Lusk 2002). Sin embargo, a partir de los resultados obtenidos en este estudio en particular, no fue posible demostrar el patrón negativo significativo para la abundancia de las especies de *Cryptocarya alba*, *Aextoxicon punctatum* y *Myrceugenia planipes* y la luz. Estas incongruencias entre las predicciones teóricas de la influencia de los factores lumínicos y los resultados obtenidos (relación inversa no significativa); pueden, probablemente, deberse al tamaño muestral evaluado en la presente investigación, ya que los resultados muestran tendencias negativas y estas concuerdan con la distribución observada de la abundancia de las tres especies que regeneran en ambientes con sombra (i.e. menor porcentaje de apertura) (Lusk et al 2006).

Por otro lado, en general el patrón de distribución de juveniles en bosques cuyo dosel es dominado por especies siempreverdes, como el del sitio de estudio, es coincidente con el hecho de que la disponibilidad de micrositos puede estar marcadamente sesgada hacia la poca luz. Por ejemplo, en el caso del bosque templado lluvioso el 50 % de micrositos presenta valores de < 15 % de apertura del dosel, y esto determina que la regeneración de las especies presente una distribución de forma no aleatoria en relación con la apertura del dosel, lo que proporciona evidencia de expresión de nicho lumínico de estas (Lusk et al. 2006).

En el caso del presente estudio, la superposición de nicho lumínico de plántulas y juveniles sugiere que las diferencias en el uso de la luz no son un requisito previo para la coexistencia de estas especies de árboles. Este patrón es coherente con el hecho de que si bien las tres especies

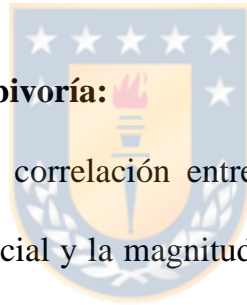
están presentes en baja disponibilidad de luz, *A. punctatum* presentó un índice de Levins mayor (Bi: 0,83) y por tanto una mayor amplitud de nicho ecológico, en comparación a las especies de *C. alba* (Bi:0,6) y *M. planipes* (Bi:0,71). Si bien investigaciones previas han reportado mayor regeneración de *A. punctatum* en ambientes con menor apertura del dosel en el bosque templado lluvioso (Saldaña & Lusk 2003), por otro lado también se ha descrito que es una de las especies que posee mayor valor de importancia entre las especies que regeneran en claros, el caso del bosque esclerófilo costero (Reyes 1997; Arriagada & Saldaña 2019), lo cual refleja la capacidad generalista de esta especie para utilizar un amplio espectro del gradiente lumínico.

2. Herbivoría en el gradiente lumínico

La herbivoría varía heterogéneamente entre los ambientes lumínicos en el sotobosque (Salgado-Luarte y Gianoli 2010), puesto que la distribución de los herbívoros ectotermos puede variar en el gradiente lumínico dependiendo de: la influencia de la temperatura (Winkler 2014), la disponibilidad lumínica (Salgado-Luarte y Gianoli 2010, Madriaza et al 2017), calidad nutricional de las hojas (Niesenbaum & Kluger 2006); al mismo tiempo la presión de la herbivoría resulta ser un factor que interviene en la distribución de las plantas a lo largo del gradiente de luz (Pearson et al. 2003; Piper et al 2018).

Por tanto, al poner a prueba la relación entre el grado de herbivoría sufrido por las tres especies leñosas en estudio y su variación en un gradiente lumínico en el bosque. Se obtuvo que el porcentaje de defoliación (i.e. grado de herbivoría) observado para las especies de *C. alba*, *A. punctatum* y *M. planipes*, no demostró una relación significativa con la disponibilidad lumínica

(i.e. porcentaje de apertura del dosel) en el gradiente de luz. Sin embargo, esta relación entre el porcentaje de apertura del dosel y la herbivoría mostró tendencias negativas para *Cryptocarya alba* y *Aextoxicon punctatum*, lo cual sugiere que evidenciar el patrón teóricamente esperable podría encontrarse con un mayor esfuerzo de muestreo y/o tal vez extendiendo el gradiente lumínico a valores un poco más altos de disponibilidad de luz, si la distribución de las especies lo permite (Piper *et al* 2018). Asimismo, es importante considerar que el gradiente lumínico como único factor medido en el BTE de Hualpén, podría ser insuficiente para configurar el grado de herbivoría y, por tanto, la tolerancia a la herbivoría por parte de las especies de sucesión tardía tolerantes a la sombra (Piper *et al* 2018).

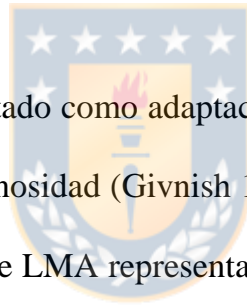


3. Rasgos funcionales foliares y Herbivoría:

Al someter a prueba la hipótesis de correlación entre los rasgos funcionales foliares que representan mayor palatabilidad potencial y la magnitud de la herbivoría, se observó una leve tendencia negativa para la relación entre el contenido de clorofila foliar y el grado de defoliación para las tres especies, y resultados similares para la relación entre la masa foliar específica y el grado de defoliación para las tres especies en estudio. Esto refleja que teóricamente se esperaba que las hojas con menor contenido de clorofila y menor razón entre la masa y el área específica de las hojas en el gradiente lumínico sufrieran mayor porcentaje de defoliación.

Por su lado la concentración foliar de pigmentos fotosintéticos como la Clorofila (Chl), determinan la eficiencia fotosintética y ganancia de carbono de una planta en un gradiente de luz (Givnish 1988; Lambers *et al* 2008), reflejando el desempeño ecológico de las especies en diferentes ambientes lumínicos, convirtiéndose en un buen indicador de la disponibilidad de

nitrógeno en el ambiente, traduciéndose en una relación positiva con la concentración de nitrógeno foliar (Chapman & Barreto 1997, Chang & Robinson 2003); además, de ser un indicador de buenas condiciones para la productividad primaria del bosque (Lambers et al. 2008). Pudiendo estos rasgos reflejar el estado nutricional de la planta (Castillo & Ligarreto 2010). Sin embargo, a nivel bioquímico, existe evidencia de que las plantas a la sombra reasignan el nitrógeno de las enzimas carboxilasas a clorofila (Evans & Poorter 2001), lo que lleva a tasas más bajas de respiración fotosintética y oscura que caracterizan una estrategia conservadora de uso de recursos (Valladares & Niinemets 2008), y explicarían el patrón de mayor concentración de clorofila en sombra y menor palatabilidad asociada.



Valores altos en LMA se han interpretado como adaptaciones que permiten el funcionamiento de la hoja en condiciones de alta luminosidad (Givnish 1988; Wright et al. 2004; Fernández *et al* 2017); mientras que valores bajos de LMA representa menor cantidad de lignina por unidad de masa o área foliar (Givnish 1988; Fernández *et al* 2017) y refleja mayor palatabilidad (Granados *et al* 2008; Piper *et al* 2018). Sin embargo, los resultados para el presente estudio muestran que los rasgos funcionales foliares de las especies de *C. alba*, *A. punctatum* y *M. planipes* en el gradiente lumínico en el bosque, como el contenido de clorofila y masa foliares específica (Figura 3. B) no variaron significativamente con la disponibilidad de luz en las tres especies leñosas.

Estudios previos en especies del bosque templado chileno han mostrado que la resistencia de las plantas es mayor en plantas de especies leñosas al sol, probablemente debido a sus hojas más gruesas (mayor LMA) (Salgado-Luarte & Gianoli 2010). Las plantas con mayor LMA (i.e.

menor SLA) a menudo tienen tejidos más duros que las hacen menos apetecibles para los herbívoros (Givnish 1988), y el patrón de variación intraespecífico de este atributo en relación con la apertura del dosel muestra que aumenta con la disponibilidad de luz con lo cual también disminuiría la palatabilidad hacia sitios más abiertos (Lambers et al. 2008), y estas tendencias si bien se presentan en nuestros resultados, no son significativas. Probablemente un mayor esfuerzo de muestreo permitiría también en este caso, encontrar un patrón significativo de las tendencias teóricamente esperables.



V. CONCLUSIONES

Los brinzales de las especies *Cryptocarya alba*, *Aextoxicon punctatum* y *Myrceugenia planipes* del bosque templado siempreverde esclerófilo costero de Hualpén, se distribuyen mayoritariamente hacia ambientes con menos apertura del dosel; al mismo tiempo, *A. punctatum* demostró mayor amplitud de nicho lumínico a lo largo del gradiente de luz del bosque.

Se registró mayor porcentaje de defoliación para *A. punctatum* y *C. alba* hacia el límite inferior del gradiente lumínico, sin embargo, no demostraron una relación significativa, por tanto se rechaza la hipótesis que planteaba una relación negativa entre apertura del dosel y herbivoría.

Nuestros resultados sugieren que la luz a su vez influye también en la palatabilidad de las hojas, como parte de las respuestas funcionales de las plantas a la menor disponibilidad de luz, lo cual concuerda con el compromiso de tolerancia a la sombra vs herbivoría planteado como estrategia de sombratolerancia por Givnish (1988).

La disponibilidad lumínica y su influencia sobre el contenido nutricional de las hojas podrían ser un buen predictor de herbivoría, sin embargo se debe perfeccionar el estudio de los factores que modelan las interacciones de herbivoría en este bosque y para estas especies, ampliando potencialmente el tamaño muestral de las variables.

Este estudio hace un aporte al conocimiento de la ecología funcional de las especies arbóreas de ecosistemas de bosque templado esclerófilo costero, que actualmente se encuentran en riesgo dada la fragmentación del bosque en la zona central en Chile, que alberga comunidades para las cuales aún existe poca información ecológica en comparación a otros sistemas más estudiados como los bosques templados del sur de Chile.

VI. BIBLIOGRAFÍA

- Andrew, N. R. *et al.* 2012. Insect herbivory along environmental gradients. *Open Journal of Ecology*, v. 2, n. 04, p. 202-213.
- Brandoli, B., Orue, J., Arruda, M., Santos, C., Sarath, D., Goncalves, W., Silva, G., Pistori, H., Roel, A. R. & Rodrigues-Jr, J.F. 2016. BioLeaf: una aplicación móvil profesional para medir el daño foliar causado por la herbivoría de insectos. *Informática y electrónica en la agricultura. Volumen 129.* páginas 44-55. Brasil.
- Chacon, P & Armesto, J. 2005. Do carbon-based defences reduce foliar damage? Habitat-related effects on tree seedling performance in a temperate rainforest of Chiloe' Island, Chile. *Oecologia* (2006) 146: 555–565 DOI 10.1007/s00442-005-0244-8
- Colwell R, & Futuyma, D. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52:567–576
- Del Val, E. & K. Boege. 2012. *Ecología Y Evolución De Las Interacciones Bióticas.* Fondo De Cultura Económica, Ciego, Unam. México, D.F.
- Di Castri & Hajek. 1976. *Bioclimatología De Chile.* Universidad Catolica De Chile
- Lira 140 - Santiago.
- Espinoza-Olvera, N., López, G., González, A., Quesada, V., Maldonado, Y., Oyama, K & Cuevas, P. 2013. Los encinos como modelo de estudio de las interacciones

multitróficas antagónicas en sistemas templados. *Biológicas. Publicación Especial No1: 25-31*

- Fernandez, R., Moreno-Chacón, M., Canessa, R., Mardones, D., Viveros, N. & Saldaña, A. 2017. Relationship between ecological breadth of vascular epiphytes and their ecophysiological responses to light availability and moisture in the Sclerophyllous Mediterranean Coastal Forest of Chile. *Gayana. Botánica*, 73(1), 68-76. <https://dx.doi.org/10.4067/S0717-66432016000100009>.

- Frazier, M., Huey, R. & Berrigan, D. 2006. Thermodynamics constrains the evolution of insect population growth rates: “warmer is better.” *American Naturalist* 168:512–520.

- Gianoli, E., Saldaña, A., Jiménez, M. & Valladares, F. 2010. Distribution and abundance of vines along the light gradient in a southern temperate rain forest. *Journal of Vegetation Science* 21: 66–73, 2010 DOI: 10.1111/j.1654-1103.2009.01124.x.

- Givnish, Th. 1988. Adaptation to Sun and Shade: a Whole-Plant Perspective. *Functional Plant Biology*. 15. 63-92. 10.1071/PP9880063. 92.

- Granados-Sánchez, D., Ruíz-Puga, P. & Barrera-Escorcia, H. 2008. Ecología De La Herbivoría. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales Y Del Ambiente* 14(1): 51-63

- Heady, H., F. 1964. Palatability of herbage and animal preference. *J Range Manage* 17, 76-81

- Kobe, R., Pacala, S., Silander, J. and Canham, C. 1995. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological Applications* 5, 517–532.
- Kobe, R. 1997. Carbohidrate asignación a storedad como base de la variación interespecífica en la supervivencia de los retoños y crecimiento. *Oikos* 80 , 226– 233
- Luebert, F., Pliscoff, P. 2006. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Editorial Universitaria, Santiago. 310 pp CONCURSO NACIONAL DE PROYECTOS FONDECYT REGULAR 2007 9
- Lusk, C. H. 2002. Leaf area accumulation helps juvenile evergreen trees tolerate shade in a temperate rainforest. *Oecologia*, 132 (2), 188-196.
- Lusk C.2004. Adaptación a la sombra en especies arbóreas siempreverdes. In Cabrera HM ed *Fisiología ecológica en plantas. Mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas Valparaíso, Chile.* 235-247 p.
- Lusk, CH, Chazdon, RL y Hofmann, G. 2006. Un modelo nulo acotado explica la estructura de la comunidad de árboles juveniles a lo largo de gradientes de disponibilidad de luz en un bosque lluvioso templado. *Oikos*, 112: 131-137.
- Lusk, C. & Piper, F. 2007. Seedling size influences relationships of shade tolerance with carbohydrate-storage patterns in a temperate rainforest. *Functional Ecology*. 21. 78 - 86. 10.1111/j.1365-2435.2006.01205.x.
- Madriaza, A., Gianoli, E. & Saldaña, A. 2017. Luz y Herbivoría: Factores a considerar en la distribución de especies leñosas del bosque templado lluvioso del sur

de Chile. Tesis para optar al grado de Magíster en Ciencias con mención en Botánica.
Concepción

- Naidu, S.L. & DeLucia, E.H. 1998. Physiological and morphological acclimation of shade-grown tree seedlings to late-season canopy gap formation. *Plant Ecology*, 138, 27-40.

- Niesenbaum, Richard & Kluger, Emily. 2006. When Studying the Effects of Light on Herbivory, Should One Consider Temperature? The Case of *Epimecis hortaria* F. (Lepidoptera: Geometridae) Feeding on *Lindera benzoin* L. (Lauraceae). *Environmental Entomology*. 35. 600-606.

- Osier, T. y Jennings, S. 2007. Variabilidad en la calidad de la planta hospedante para las larvas de un insecto folívoro polífago a mitad de temporada: el impacto de la luz en tres especies de árboles jóvenes de hoja caduca. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 123: 159-166.

- Pearson, T.R.H., Burslem, D.F.R.P., Goeriz, R.E. & Dalling, J.W. 2003. Interactions of gap size and herbivory on establishment, growth and survival of three species of neotropical pioneer trees. *Journal of Ecology*, 91, 785–796.

- Pearcy, R.W. 1987. Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap and understory micro-environments. *Functional Ecology*, 1, 169-178.

- Piper, F., Altmann, S. & Lusk, C. 2018. Global patterns of insect herbivory in gap and understorey environments, and their implications for woody plant carbon storage. *Oikos*. 127: 483–496.
- Polymeris, C. 1995. Vegetación actual de la Península de Hualpén: clasificación y dinámica. Tesis de grado de Magíster en Ciencias, Mención Botánica, Universidad de Concepción, Chile, 190 pp.
- Plata, F., Ebergény, S., Resendiz, J., Villarreal, O., Bárcena, R., Viccon, J., & Mendoza, G. 2009. Palatabilidad y composición química de alimentos consumidos en cautiverio por el venado cola blanca de Yucatán (*Odocoileus virginianus yucatanensis*). *Archivos de medicina veterinaria*, 41(2), 123-129.
<https://dx.doi.org/10.4067/S0301-732X2009000200005>
- Richardson, A., Duigan, S. & Berlyn, G. 2002. An evaluation of noninvasive methods to estimate foliar chlorophyll content. *New Phytologist* 153: 185-194
- Rodríguez, R., C. Marticorena, D. Alarcón, C. Baeza, L. Cavieres, V.L. Finot, N. Fuentes, A. Kiessling, M. Mihoc, A. Pauchard, E. Ruiz, P. Sanchez & A. Marticorena. 2018. Catálogo de las plantas vasculares de Chile. *Gayana Botánica* 75(1): 1-430.
- Runkle, J. 1992. Guidelines And Sample Protocol For Sampling Forest Gaps. Portland, Or, Estados Unidos. Usda Forest Service. Gen. Tech. Rep. Pnw-Gtr-283. 44 P.

- Saldaña, A. & Lusk, C. 2003. Influencia de las especies del dosel en la disponibilidad de recursos y regeneración avanzada en un bosque templado lluvioso del sur de Chile. Rev. chil. hist. nat. v.76 n.4. Santiago Concurso nacional de proyectos Fondecyt regular. 2007.10
- Saldaña, A., Gianoli, E. & Lusk, C. 2005. Ecophysiological responses to light availability in three *Blechnum* species (Pteridophyta, Blechnaceae) of different ecological breadth. *Oecologia* (2005) 145: 252–257 DOI 10.1007/s00442-005-0116-2
- Salgado-Luarte, C. & E. Gianoli. 2010. Herbivory on temperate rainforest seedlings in sun and shade: resistance, tolerance and habitat distribution, *PLoS ONE* 5(7).
- Sepulveda, P., Piper, F. Zuñiga, A. 2014. Comparación del almacenamiento de carbohidratos en dos especies arbóreas de diferente sombra-tolerancia, en respuesta a sombra y herbivoría. trabajo de Titulación.
- Valladares, F. & Niinemets, U. 2008. Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* is online at [ecolsys. 1543- 592X/08/1201-0237](http://ecolsys.1543-592X/08/1201-0237)\$20.00
- Winkler, J. 2014. Herbivoría en lianas: factores que determinan el establecimiento de *Pseudaphrophora sp.* sobre *Cissus striata* en el Bosque Templado Valdiviano. Trabajo de tesis para optar al Título de Ingeniero en Conservación de Recursos Naturales. UACH.