



# CASCADAS TRÓFICAS EN UN BOSQUE TEMPLADO FRAGMENTADO: AVES INSECTÍVORAS, HERBIVORÍA Y ÉXITO REPRODUCTIVO EN *ARISTOTELIA CHILENSIS*

Audrey A. Grez

Javier A. Simonetti; Xaviera De la Vega

Audrey Grez y X. De la Vega: Departamento de Ciencias Biológicas Animales, Facultad Ciencias Veterinarias y Pecuarias, Universidad de Chile. Casilla 2, Correo 15, Granja, Santiago, Chile. E - mail: agrez@uchile.cl; audreygrez@gmail.com  
Javier Simonetti: Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

## INTRODUÇÃO

La fragmentación de bosques puede tener importantes consecuencias sobre la biodiversidad composicional, estructural y funcional. Cambios en la riqueza de especies, en la abundancia de poblaciones y en el microclima debido a la fragmentación pueden alterar las redes tróficas, alterando la dinámica en los remanentes de bosque. Sin embargo, los efectos de la fragmentación de bosques sobre las interacciones ecológicas y particularmente sobre las cascadas tróficas, han sido escasamente estudiados. La herbivoría es usualmente menor en los fragmentos de bosque que en el bosque continuo, supuestamente por una disminución en las poblaciones de herbívoros. La menor herbivoría en los fragmentos de bosque puede ser el resultado de cascadas tróficas alteradas a través de cambios en la abundancia de depredadores, lo que puede tener consecuencias sobre el éxito reproductivo de las plantas.

En el bosque Maulino, Chile central, las aves insectívoras son más abundantes, en tanto la herbivoría es menor en fragmentos de bosque que en el bosque continuo (Vergara & Simonetti, 2004; Vásquez *et al.*, 007) sugiriendo fuertemente que existirían efectos en cascada gatillados por las aves. Por ello estudiamos experimentalmente si la fragmentación de este bosque altera las cascadas tróficas a nivel de especies a través de las aves insectívoras. Esperábamos que las plantas fueran indirectamente beneficiadas por la fragmentación en la medida que las aves insectívoras alcanzan mayores en los fragmentos.

## OBJETIVOS

Focalizándonos en el árbol siempre - verde, *Aristotelia chilensis*, a través de experimentos naturales y manipulativos, pusimos a prueba la hipótesis de cascadas tróficas alteradas en el bosque Maulino fragmentado. Analizamos

la respuesta de los insectos, la herbivoría y el éxito reproductivo de las plantas en árboles del bosque continuo y fragmentos excluidos y no excluidos de aves. Esperábamos que a) si las aves insectívoras determinan la abundancia de insectos, ellos deberían incrementar en *A. chilensis* excluidos de aves, particularmente en los fragmentos de bosque donde estas aves son más abundantes y donde la presión de insectivoría también es mayor; b) el área foliar perdida por herbivoría debería incrementar en *A. chilensis* excluidos de aves, particularmente en los fragmentos; c) a nivel de plantas individuales, el éxito reproductivo debería ser menor en *A. chilensis* excluidos de aves, particularmente en los fragmentos de bosque.

## MATERIAL E MÉTODOS

Sitio de estudio y especie focal

El estudio se realizó en las temporadas de crecimiento 2006 - 2007 y 2007 - 2008 en la Reserva Nacional Los Queules (35°59'19" S, 72°41'15" W) y en cuatro fragmentos de bosque Maulino vecinos inmersos en una matriz de plantaciones de pino (*Pinus radiata*) de aproximadamente 20 años de edad, en Chile central.

*Aristotelia chilensis* (Elaeocarpaceae) es un árbol nativo siempre - verde cuyas hojas son principalmente depredadas por insectos (De la Vega & Grez, 2008) y que es visitado por varias aves insectívoras (Vergara & Simonetti, 2004; González - Gómez *et al.*, 006). En el bosque Maulino, *A. chilensis* es una especie común, abundante tanto en el bosque continuo como en los fragmentos de bosque (Bustamante *et al.*, 2005).

Diseño del estudio

Se seleccionaron 40 árboles adultos, 20 en los fragmentos y 20 en el bosque continuo. Dado que *A. chilensis* es dioica, nos focalizamos en el éxito reproductivo de las hembras. La mitad de los árboles seleccionados fueron aleatoriamente

asignados a cada tratamiento: experimental (excluidos de aves) y control (permitiendo el libre acceso de aves). Las aves fueron excluidas por medio de exclusiones de 3 x 3 m, hechas con postes plásticos y malla de gallinero. En promedio, el número de aves visitando los árboles fue mayor en los árboles controles que en los excluidos de aves ( $0,6 \pm 0,18$  visitas/árbol/15 min en árboles control vs. cero en los excluidos).

#### Variables respuestas

Tanto en los árboles experimentales como en los controles evaluamos mensualmente, entre septiembre y marzo: a) la abundancia de insectos herbívoros, b) la herbivoría sobre las hojas, y c) el éxito reproductivo de las plantas. Los insectos herbívoros mayores a 0,5 mm (Coleoptera, Lepidoptera y Orthoptera) fueron muestreados durante la noche en dos ramas de cada árbol. La herbivoría fue estimada en cinco ramas desarrolladas durante la temporada. Todas las hojas nuevas fueron etiquetadas individualmente y mensualmente asignadas a una categoría de herbivoría según inspección visual y luego se calculó un índice de herbivoría (Vásquez *et al.*, 2007). El éxito reproductivo de las plantas fue evaluado en cinco ramas, contando el número de inflorescencias/infrutescencias por rama y también el número de flores y frutos por inflorescencia/infrutescencias.

#### Análisis de datos

Los datos fueron analizados usando GLM en Statistica 6.0. Cada árbol fue considerado una réplica ya que las diferencias en la herbivoría entre árboles dentro del bosque continuo y dentro de los fragmentos fueron espacialmente independientes (Prueba de Mantel,  $P > 0,05$ ). Los efectos del hábitat (bosque continuo vs. fragmentos), exclusión de aves (árboles con y sin acceso de aves), y su interacción sobre la abundancia acumulada de insectos herbívoros por árbol, la herbivoría (promediando el índice de herbivoría de las 5 ramas de cada árbol), el número acumulado de inflorescencias/infrutescencias y el número acumulado de frutos por rama, fueron comparados estadísticamente a través de análisis de varianza de dos vías para medidas repetidas (ANDEVAmr), con tiempo (meses) como la medida repetida. Análisis independientes se hicieron para ambas estaciones de crecimiento.

## RESULTADOS

Durante la temporada 2006 - 2007 capturamos 430 insectos herbívoros, siendo Orthoptera el orden más abundante (53%), seguido por Coleoptera (44%). La abundancia de herbívoros fue mayor en el bosque continuo que en los fragmentos (ANDEVAmr  $F_{1,36} = 5,14$ ,  $P = 0,03$ ), pero su abundancia no difirió entre los árboles experimentales y control (ANDEVAmr  $F_{1,36} = 3,32$ ,  $P = 0,08$ ). Durante la temporada 2007 - 2008 colectamos 514 insectos herbívoros, siendo esta vez Coleoptera el orden más abundante (48%), seguido por Orthoptera (36%). La abundancia de insectos herbívoros no varió entre hábitat (ANDEVAmr  $F_{1,36} = 1,55$ ,  $P = 0,22$ ) ni tampoco hubo un efecto significativo hábitat \* exclusión (ANDEVAmr  $F_{1,36} = 0,85$ ,  $P = 0,36$ ). Durante la temporada 2006 - 2007, la herbivoría fue mayor en el bosque continuo que en los fragmentos (ANDEVAmr  $F_{1,36} = 6,75$ ,  $P = 0,01$ ), en tanto el área foliar perdida

no varió significativamente entre los árboles experimental y control (ANDEVAmr  $F_{1,36} = 0,001$ ,  $P = 0,97$ ). Similarmente, durante la temporada 2007 - 2008, la herbivoría fue mayor en el bosque continuo que en los fragmentos (ANDEVAmr  $F_{1,36} = 4,82$ ,  $P = 0,04$ ), y fue también significativamente mayor en los árboles experimental que en los control (bosque continuo,  $13,0\% \pm 1,85$  vs.  $9,0\% \pm 2,61$ ; fragmentos,  $11,0\% \pm 2,10$  vs.  $5,5\% \pm 1,07$ , para los árboles experimental y control, respectivamente (ANDEVAmr  $F_{1,36} = 15,58$ ,  $P < 0,001$ ).

Durante la temporada 2006 - 2007 no hubo diferencias significativas en el número de inflorescencias/infrutescencias producidas por árboles del bosque continuo y fragmentos (ANDEVAmr  $F_{1,36} = 0,03$ ,  $P = 0,86$ ), y tampoco las hubo entre los árboles experimentales y control (ANDEVAmr  $F_{1,36} = 0,01$ ,  $P = 0,91$ ). El número de frutos por rama fue también similar en el bosque continuo y en los fragmentos (ANDEVAmr  $F_{1,36} = 0,07$ ,  $P = 0,80$ ), y en los árboles experimental y control (ANDEVAmr;  $F_{1,36} = 0,004$ ,  $P = 0,95$ ). Sin embargo, a partir de Noviembre, más frutos por rama se produjeron en los árboles experimental que en los control (ANDEVAmr, exclusión\*mes  $F_{6, 216} = 2,85$ ,  $P < 0,001$ ). Durante la temporada 2007 - 2008, no hubo diferencias significativas en el número de inflorescencias/infrutescencias producidas por árbol en el bosque continuo y fragmentos (ANDEVAmr  $F_{1,36} = 0,01$ ,  $P = 0,99$ ) ni entre los árboles experimentales y los control (ANDEVAmr  $F_{1,36} = 0,03$ ,  $P = 0,87$ ). El número total de frutos producidos por rama no difirió entre el bosque continuo y fragmentos (ANDEVAmr,  $F_{1,36} = 0,03$ ,  $P = 0,86$ ) ni entre los árboles experimental y control (ANDEVAmr,  $F_{1,36} = 0,28$ ,  $P = 0,60$ ).

La herbivoría es deprimida por la fragmentación de bosques, fenómeno que puede emerger de la menor abundancia de insectos herbívoros en los fragmentos, comparado con el bosque continuo, lo cual es apoyado por nuestros resultados. La herbivoría fue significativamente mayor en los árboles excluidos de aves, lo que sugiere que las aves insectívoras gatillan cascadas tróficas a nivel de especie en el bosque Maulino. Sin embargo, la abundancia total de insectos herbívoros no varió entre árboles excluidos y control. Por ello, la mayor de herbivoría en los árboles excluidos puede haber sido el resultado de cambios en la conducta de forrajeo de los insectos herbívoros como ha sido observado e insectos polinizadores asociados con *A. chilensis* en el bosque Maulino. Así, en el bosque Maulino, las aves parecen estar gatillando interacciones indirectas mediadas por atributos de historia de vida entre *A. chilensis* y los insectos herbívoros. Los cambios en la herbivoría no se tradujeron en modificaciones en el éxito reproductivo de las plantas posiblemente debido a que el área foliar removida por insectos herbívoros en este bosque es en general baja ( $< 13\%$ ).

Estos resultados proveen apoyo parcial a la hipótesis de cascadas tróficas alteradas por la fragmentación. La herbivoría en los fragmentos fue dos veces mayor en los árboles excluidos que en los controles y sólo 1,4 veces mayor en el bosque continuo. Similarmente, en los fragmentos el número de frutos decreció a la mitad, desde 11,74 en promedio en los árboles excluidos a 6,38 en los árboles control, en tanto en el bosque continuo esta diferencia fue menor, sugiriendo un efecto positivo de las aves en el éxito reproductivo de *A.*

*chilensis* en los fragmentos de bosque, sin embargo estas diferencias no son estadísticamente significativas. Entonces, a pesar de la evidencia biológica que indica que los efectos incrementan con el tiempo, luego de dos años de estudio, nosotros no somos capaces de estadísticamente demostrar que la fragmentación del bosque Maulino altera las cascadas tróficas.

## CONCLUSÃO

Las aves determinan los niveles de herbivoría sobre *A. chilensis* en el bosque Maulino, pero la fragmentación del bosque no parece alterar las cascadas tróficas ya que la fuerza del efecto de excluir las aves no varían con la fragmentación. Sin embargo, los efectos más fuertes observados en la segunda temporada en los fragmentos de bosque sugieren que los efectos en cascada pueden ser detectados en un plazo mayor.

Este trabajo fue financiado por el Fondo Nacional de Investigación Científica y Tecnológica (Chile) a través de los proyectos FONDECYT 1010852 y 1050745. Agradecemos a la Corporación Nacional Forestal y Forestal Masisa S.A. por permitirnos trabajar en sus terrenos.

## REFERÊNCIAS

Bustamante RO, Simonetti JA, Grez AA, San Martín J (2005) La fragmentación del bosque Maulino y su dinámica regeneracional: diagnóstico actual y perspectivas futuras. In: Smith C, Armesto JJ, Valdovinos C (eds) Historia, biodiversidad y ecología de los bosques de la Cordillera de la Costa. Editorial Universitaria. Santiago, pp 555 - 564

De la Vega X, Grez AA (2008) Composición, riqueza de especies y abundancia de insectos defoliadores de actividad nocturna asociados a *Aristotelia chilensis* (maqui) en el bosque Maulino fragmentado. Rev Chil Hist Nat 81: 221 - 238

González - Gómez P, Estades CF, Simonetti JA (2006) Strengthened insectivory in a temperate fragmented forest. Oecologia 148: 137 - 143

Grez AA, Bustamante RO, Simonetti JA, Fahrig L (1998) Landscape ecology, deforestation, and forest fragmentation: the case of the rui forest in Chile. In: Salinas - Chávez E, Middleton J (eds) Landscape ecology as a tool for sustainable development in Latin America. <http://www.brocku.ca/epi/lebk/grez.html>

Repetto - Giavelli F, Cavieres LA, Simonetti JA. (2007) Respuestas foliares de *Aristotelia chilensis* a la fragmentación del bosque Maulino. Rev Chil Hist Nat 80: 469 - 477

Silva C, Simonetti JA (2009) Leaf palatability and folivory in a fragmented temperate forest. Acta Oecol doi:10.1016/j.actao.2009.01.001

Simonetti JA, Grez AA, Celis - Diez JL, Bustamante RO (2007) Herbivory and seedling performance in a fragmented temperate forest of Chile. Acta Oecol 32: 312 - 318

Simonetti JA, Grez AA, Bustamante RO (2006) Interacciones y procesos en el bosque Maulino fragmentado. In: Grez AA, Simonetti JA, Bustamante RO (eds). Biodiversidad en ambientes fragmentados de Chile: patrones y procesos a diferentes escalas. Editorial Universitaria, Santiago, pp 99 - 114

Vásquez PA, Grez AA, Bustamante RO, Simonetti JA (2007) Herbivory, foliar survival and shoot growth in fragmented populations of *Aristotelia chilensis*. Acta Oecol 31: 48 - 53

Vergara PM, Simonetti JA (2004) Avian response to forest fragmentation in central Chile. Oryx 38: 1 - 6