

INSECTOS HERBÍVOROS EN EL BOSQUE MAULINO: UN ECOSISTEMA FRAGMENTADO

ROCÍO C. JAÑA-PRADO¹, AUDREY A. GREZ²

RESUMEN

En Chile, uno de los ecosistemas más afectados por la fragmentación de hábitats es el bosque Maulino. Sin embargo, poco se sabe sobre los insectos herbívoros presentes en este bosque. En este trabajo se evaluó el efecto de la fragmentación de este bosque sobre la composición, riqueza y abundancia de especies de insectos herbívoros asociados al follaje de *Cryptocarya alba*, *Aristotelia chilensis*, *Nothofagus obliqua* y *Nothofagus glauca*. Para ello, se comparó la fauna de árboles ubicados en un bosque continuo de 600 ha y en tres fragmentos de entre 2 y 4 ha. Se utilizaron dos métodos de muestreo: sacudido de follaje sobre paraguas y trampas de revestimiento pegajoso. Los órdenes con mayor abundancia de insectos herbívoros fueron Coleoptera, Diptera y Hemiptera. De ellos se colectaron 1094 individuos, pertenecientes a 20 familias y 115 especies. Las familias más diversas fueron Chrysomelidae, Curculionidae, Agromyzidae, Cecidomyidae, Cicadellidae y Miridae. Todas las especies determinadas son nativas. En general, la fragmentación del bosque Maulino no afectó significativamente la riqueza y abundancia total de insectos herbívoros asociados a las cuatro especies vegetales, aunque sí su composición. Algunos grupos particulares como Diptera y Hemiptera sí mostraron cambios en la abundancia o riqueza de especies en ciertas ocasiones. Las pequeñas áreas remanentes de bosque Maulino insertas en una matriz de pino, al aportar especies nativas distintas a las presentes en el bosque continuo, podrían estar conservando parte importante de la biodiversidad original. Por ello, la conservación de estos y otros fragmentos remanentes de bosque Maulino es necesaria para la protección de la biodiversidad de este ecosistema endémico.

Palabras claves: Entomofauna, Reserva Nacional Los Queules, *Aristotelia chilensis*, *Cryptocarya alba*, *Nothofagus obliqua*, *Nothofagus glauca*.

ABSTRACT

In Chile, one of the most affected ecosystems by habitat fragmentation is the Maulino forest. However, there is no information about the herbivore insects on it. In this study, the effects of forest fragmentation on species richness, composition and abundance of herbivore insects associated with the canopy of *Cryptocarya alba*, *Aristotelia chilensis*, *Nothofagus obliqua* y *Nothofagus glauca* were evaluated. For doing this, the fauna on trees located in a 600 ha continuous forest was compared with that located in three small fragments of 2 to 4 ha. Two sampling methods were used: beating sheet and sticky traps. The orders with the highest number of herbivore insects were Coleoptera, Diptera and Hemiptera. From those, 1094 individuals were collected, belonging to 20 families and 115 species. All determined species are natives. The most diverse families were Chrysomelidae, Curculionidae, Agromyzidae, Cecidomyidae, Cicadellidae and Miridae. In general, the fragmentation of the Maulino forest did not affect significantly species richness and total abundance of herbivore insects associated with the canopy of these tree species, but it did affect its composition. In some occasions Diptera and Hemiptera were affected in their abundance or species richness. The smaller remnants of Maulino forest embedded in pine plantations could be conserving an important part of the original biodiversity. Thus, the conservation of these and other small fragments of the Maulino forest is needed for protecting the biodiversity of this endemic ecosystem.

Key words: Insects, Los Queules National Reserve, *Aristotelia chilensis*, *Cryptocarya alba*, *Nothofagus obliqua*, *Nothofagus glauca*.

INTRODUCCIÓN

La fragmentación del hábitat se ha transformado en una de las mayores amenazas para la biodiversidad. Muchas especies podrán desaparecer como consecuencia de la destrucción y reducción del hábitat, siendo incapaces de mantener

¹ Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Las Palmeras 3425, Ñuñoa, Santiago, Chile.

² Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias, Universidad de Chile, La Granja, Santiago, Chile.

(Recibido: 12 de Septiembre de 2003; Aceptado: 18 de Marzo de 2004)

poblaciones viables en este nuevo escenario. Aún más, el aislamiento de los remanentes dificulta la recolonización de poblaciones numéricamente reducidas, aumentando así su probabilidad de extinción (Kattan y Murcia, 2003). Estas ideas han sido frecuentemente utilizadas en los estudios de fragmentación, a través de las Teorías de biogeografía de islas y de metapoblaciones (Mac Arthur y Wilson; 1967, Levins, 1969). La primera predice que islas de mayor tamaño y cercanas al continente soportarían un mayor número de especies que islas más pequeñas y lejanas, pero un menor número de especies que un área igual en el continente, mientras que la segunda postula que parches de mayor tamaño y más conectados entre sí favorecerían la persistencia de las poblaciones a través del intercambio de individuos entre parches. Todo esto lleva a predecir que fragmentos más grandes debieran soportar una mayor biodiversidad que fragmentos pequeños y aislados.

Los cambios poblacionales y comunitarios que ocurren luego de la fragmentación pueden afectar la naturaleza e intensidad de las interacciones ecológicas, y, finalmente, el funcionamiento del ecosistema (Didham *et al.*, 1996). La herbivoría es una de las interacciones ecológicas que pueden ser afectadas por la fragmentación de los bosques. Esta en general disminuye en ambientes más fragmentados (Bresciano *et al.*; 1999; Vega, 2001). Por ejemplo, en el bosque Maulino, la herbivoría sobre las plántulas de *Cryptocarya alba* (Mol.) Looser (Lauraceae, peumo) es mayor en un bosque continuo que en fragmentos de pequeño tamaño (Vega, 2001). Estos efectos pueden deberse a un cambio en la entomofauna herbívora, una de las principales responsables de la herbivoría (Lowman, 1997). La composición, abundancia y riqueza de insectos herbívoros pueden ser afectadas por la fragmentación de bosques al cambiar las condiciones microclimáticas originales del hábitat, imponer barreras a la dispersión de individuos, facilitar el ingreso de nuevos competidores o liberar de depredadores a los niveles tróficos inferiores en los fragmentos remanentes. Sin embargo, la mayoría de los estudios que evalúan los efectos de la fragmentación de hábitats sobre insectos herbívoros han sido conducidos experimentalmente en campos de cultivo, existiendo escasa información en bosques fragmentados, menos aún en bosques templados (para revisión véase Zuidema

et al., 1996; Didham, 1997; Hunter, 2002; Tschardtke *et al.*, 2002a).

En Chile, uno de los ecosistemas más afectados por la fragmentación es el bosque Maulino (San Martín y Donoso, 1997). Este bosque, ubicado sólo en la costa de la zona central de Chile, es una zona de transición en que confluyen especies propias de la zona mediterránea con otras propias del bosque templado del sur, y es poseedora de varias especies de flora y fauna endémicas, ya sea de la zona centro-sur de Chile como de este tipo forestal (Solervicens y Elgueta, 1994; Villagrán y Le-Quesne, 1996; Saavedra y Simonetti, 2001). Varias de estas especies se encuentran además catalogadas como vulnerables, en peligro de extinción, o en alguna categoría de conservación (Benoit, 1989; Glade, 1993). Actualmente, sólo existen fragmentos de bosque Maulino dispersos, inmersos en un paisaje dominado por plantaciones de *Pinus radiata* D. Don (Pinaceae, pino) (San Martín y Donoso, 1997). Por lo anterior, el bosque Maulino es una zona de gran interés e importancia para la conservación de la biodiversidad, sin embargo hoy sólo existen cerca de 200 ha protegidas por el Estado en las reservas nacionales Los Queules y Los Ruiles. Por ello, es necesario incrementar el conocimiento respecto a cuál es el estado de la fauna en los pequeños remanentes de origen privado respecto de las áreas destinadas a la conservación.

En este estudio evaluamos la composición, abundancia y riqueza de especies de insectos herbívoros en el bosque Maulino (Reserva Nacional Los Queules y fragmentos de pequeño tamaño), asociados al follaje de cuatro especies arbóreas nativas: *C. alba*, *Aristotelia chilensis* (Mol.) Stuntz (Elaeocarpaceae, maqui), *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. (Fagaceae, roble), y *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser (Fagaceae, hualo). Estas especies están presentes tanto en el bosque continuo como en los fragmentos, lo que nos permite comparar la fauna asociada a las mismas especies en ambos hábitats. Dos de ellas son representantes del bosque esclerófilo (*C. alba* y *A. chilensis*) y dos de los bosques templados del sur de Chile (*N. obliqua* y *N. glauca*) (San Martín y Donoso, 1997), representando de esta manera el carácter transicional del bosque Maulino. Basados en las teorías y datos empíricos previamente mencionados, evaluamos la hipótesis que la riqueza

y abundancia de insectos herbívoros debiera ser mayor en el bosque continuo que en los fragmentos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

El estudio se realizó en la Reserva Nacional Los Queules (RNLQ) (35°59'19"S, 72°41'15"W) y tres fragmentos de bosque Maulino cercanos a ella. La RNLQ consta de 147 ha, y es parte de un bosque continuo de 600 ha. Los fragmentos poseen un área de 3,4 ha, 3,0 ha y 2,3 ha; están separados entre sí por al menos 1 km y del bosque continuo por entre 0,2 y 1,2 km. Tanto la Reserva como los fragmentos se encuentran rodeados por plantaciones de *P. radiata* de 20 años de edad con desarrollo de sotobosque de especies nativas, y separados entre sí por caminos vehiculares. Un mapa del lugar se encuentra en Donoso *et al.* (2004). La vegetación de la Reserva está dominada, en orden descendente, principalmente por *Aetoxicum punctatum* R. et Pav. (Aetoxicaceae, olivillo), *C. alba* y *Gevuina avellana* Mol. (Protaceae, avellano). En los fragmentos dominan *N. obliqua*, *N. glauca*, *A. chilensis* y *G. avellana*, siendo posible encontrar también *P. radiata* en baja abundancia (Bustamante *et al.*, en prensa).

Especies de estudio

Cryptocarya alba es una especie siempreverde endémica de Chile, característica de sucesión tardía (Armesto y Pickett, 1985). La herbivoría y los insectos herbívoros asociados a *C. alba* han sido estudiados en el matorral de la zona central de Chile, en bosque esclerófilo de la precordillera Andina, y en el bosque Maulino. Coleoptera es el grupo más representativo de defoliadores asociados a esta especie, además de Diptera e Hymenoptera (Etchégaray y Fuentes, 1980; Solervicens *et al.*, 1991; Solervicens y Estrada, 1996). *Aristotelia chilensis* es una especie arbórea siempreverde característica de etapas tempranas de sucesión (Rodríguez *et al.*, 1983). Los coleópteros de follaje asociados a *A. chilensis* están dominados por Coccinellidae, Cerambycidae y Curculionidae (Solervicens y Estrada, 1996). *Nothofagus obliqua* y *N. glauca* son especies deciduas amenazadas, con rangos de distribución reducidos (Rodríguez *et al.*, 1983). Los insectos asociados al follaje de *N. obliqua* han sido estudiados principalmente en la

X Región, siendo sus principales defoliadores insectos de los órdenes Lepidoptera y Coleoptera (Bauerle *et al.*, 1997; Lanfranco *et al.*, 2000). *Nothofagus glauca* es una especie endémica de Chile cuya máxima concentración costera se encuentra en las Provincias de Talca y Cauquenes, Región del Maule (Rodríguez *et al.*, 1983). Por otro lado, los artrópodos asociados a la práctica de la silvicultura, en la que se incluyen especies como *C. alba*, *N. obliqua* y *N. glauca*, se nombran en Klein y Waterhouse (2000).

Muestreo de insectos

Los insectos asociados a *C. alba*, *A. chilensis*, *N. glauca* y *N. obliqua* fueron muestreados durante la primavera del 2001 (17 al 25 de Noviembre), verano (10 al 18 de Enero) y otoño del 2002 (12 al 20 de Mayo). Los insectos fueron muestreados a través de sacudido de follaje sobre paraguas y trampas de revestimiento pegajoso, eligiéndose individuos de tamaño similar para cada especie tanto en el bosque continuo (BC) como en los fragmentos (F). El sacudido sobre paraguas es usualmente utilizado para realizar estimaciones de composición de especies, en cambio, las trampas de revestimiento pegajoso se usan para evaluar proporciones, densidad y abundancia de insectos voladores asociados al follaje del estrato superior (Southwood, 1978; Horton, 1994). El sacudido de follaje se realizó durante las mañanas, efectuando cuatro sacudidas en cada árbol a una altura similar y colectando todos los insectos en un paño blanco de 1 m² dispuesto bajo las ramas. Las trampas de revestimiento pegajoso consistieron en platos circulares de cartón blanco, de 20 cm de diámetro, cubiertos en uno de sus lados por pegamento (Tangle foot®). Dos trampas por árbol fueron dispuestas verticalmente a diferentes alturas. En el caso de *C. alba*, *N. glauca* y *N. obliqua* las trampas fueron ubicadas entre las ramas a una altura mínima de 3 m. *Aristotelia chilensis* es una especie de baja altura, con follaje a partir de 0,5 a 1 m del suelo; por ello, para esta especie la mínima altura de disposición de trampas fue de 1 m. La altura máxima alcanzada por las trampas fue de 5 m, dada por la longitud de la pértiga usada con este propósito. Las trampas fueron expuestas durante 7 días y 7 noches. Los números de muestras para cada método fueron determinados según la disponibilidad de individuos en los fragmentos y

bosque continuo, y según la accesibilidad a su follaje. Para el método de trampas pegajosas se utilizaron 28 individuos adultos de *C. alba* y 28 de *A. chilensis* (14 en bosque continuo y 14 en fragmentos, para cada especie), dieciséis de *N. glauca* y dieciséis de *N. obliqua* (8 en bosque continuo y 8 en fragmentos, para cada especie). Para el método de sacudido de follaje se utilizaron 26 ejemplares de *C. alba* y 26 de *A. chilensis* (13 en bosque continuo y 13 en fragmentos, para cada especie), 14 de *N. glauca* y 14 de *N. obliqua* (7 en bosque continuo y 7 en fragmentos, para cada especie). Para ambos métodos los ejemplares fueron escogidos al azar en cada estación en el centro de la Reserva (bosque continuo) y de los fragmentos. El follaje de los árboles utilizados se hallaba separado entre ellos por al menos 3 m de distancia, la mayoría de las veces por más de 5 m. Los insectos fueron cuantificados e identificados con el uso de criterios morfológicos, a nivel de morfoespecies y especies cuando fue posible, a través de claves taxonómicas y comparaciones con colecciones entomológicas del Museo Nacional de Historia Natural y el Instituto de Entomología de la Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación, Santiago. Las familias herbívoras fueron seleccionadas siguiendo a Strong (1984), Poiani y Fuentes (1985), Carrillo y Cerda (1987), Borror *et al.* (1989), Artigas (1994) y la ayuda de expertos. Estas familias fueron consideradas como tales cuando el recurso trófico de la mayor parte de ella consistía en cualquier tejido vegetal vivo de la planta. Una colección de referencia se mantiene en el laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias de la Universidad de Chile.

Análisis de datos

Se comparó la composición, abundancia y riqueza de especies de insectos herbívoros asociados con cada especie arbórea en el bosque continuo y los fragmentos en primavera, verano y otoño. Los datos provenientes de las dos trampas de revestimiento pegajoso de cada árbol fueron agrupados para el análisis. La composición y riqueza de especies fueron estimadas agrupando los datos de ambos métodos de muestreo, mientras que la abundancia de insectos se estimó considerando solamente el método de trampas pegajosas, por ser éste un método más adecuado para análisis cuantitativos (Southwood, 1978;

Horton, 1994). Debido a la habilidad de vuelo de Diptera, para este orden el sacudido de follaje no fue considerado en los análisis. El efecto de la fragmentación sobre la abundancia (n° de individuos/árbol) y riqueza de especies (n° de especies/árbol) de insectos herbívoros colectados en bosque continuo y fragmentos en forma global (*i.e.*, agrupación de todos los árboles en todas las estaciones en bosque continuo y fragmentos) fue analizado a través de la prueba de Mann-Whitney (Sokal y Rohlf, 1995). Para diferenciar el efecto de la fragmentación según la época del año se realizó un análisis de la varianza de dos vías para datos ordenados en rangos (Prueba de Scheirer-Ray-Hare, SRH en adelante) (Sokal y Rohlf, 1995). La similitud de la entomofauna asociada a cada especie vegetal en el bosque continuo y fragmentos en cada estación fue estimada a través del coeficiente de similitud de Sorensen (CS en adelante), el cual evalúa similitud a través de presencia y ausencia de especies, en un rango que va de cero (cero similitud) a uno (similitud total) (Krebs, 1989). Finalmente, para evaluar posibles diferencias en el aporte particular de cada árbol a la riqueza acumulada a nivel de paisaje se construyeron, para cada estación del año, curvas de acumulación de especies, incorporando de forma aleatoria primero las muestras de los árboles del fragmento más pequeño hasta llegar al fragmento más grande (bosque continuo) y viceversa (Fischer y Lindenmayer, 2002; Tschardtke *et al.*, 2002b; Grez, en prensa).

RESULTADOS

Coleoptera, Diptera y Hemiptera presentaron el mayor número de especies herbívoras e individuos asociados al follaje de las cuatro especies de árboles analizadas. Por ello fueron éstos los órdenes utilizados para los análisis.

Un total de 1094 insectos herbívoros, pertenecientes a 20 familias y 115 especies fueron colectados durante este estudio (Tabla 1, Anexo 1). El 13,3% de los individuos se colectó en primavera, el 80,0% en verano y el 6,7% en otoño. En primavera el orden dominante en términos de abundancia general fue Coleoptera (69,9%), en verano Diptera (63,0%, que junto con Hemiptera dan cuenta del 95% de los individuos colectados en esta estación), y en otoño, Hemiptera (69,9%)

Tabla 1. Abundancia de insectos herbívoros colectados en *Cryptocarya alba* (Ca), *Aristotelia chilensis* (Ach), *Nothofagus obliqua* (No) y *Nothofagus glauca* (Ng) en primavera del año 2001, verano y otoño del 2002.

| | Primavera | | | | Verano | | | | Otoño | | | |
|------------|-----------|-----|----|----|--------|-----|-----|-----|-------|-----|----|----|
| | Ca | Ach | No | Ng | Ca | Ach | No | Ng | Ca | Ach | No | Ng |
| Coleoptera | 22 | 45 | 10 | 25 | 4 | 21 | 14 | 5 | 2 | 6 | 1 | 0 |
| Diptera | 13 | 4 | 4 | 3 | 209 | 42 | 210 | 90 | 6 | 1 | 6 | 0 |
| Hemiptera | 5 | 5 | 6 | 4 | 112 | 57 | 57 | 54 | 19 | 17 | 12 | 3 |
| TOTAL | 40 | 54 | 20 | 32 | 325 | 120 | 281 | 149 | 27 | 24 | 19 | 3 |

(Tabla 1). El 92% de las especies colectadas pertenece a Coleoptera y Hemiptera. En primavera, 62% de las especies ($n=55$) pertenecieron a Coleoptera, mientras que en verano y otoño el 55% ($n=64$) y el 58% ($n=40$) pertenecieron a Hemiptera (Anexo 1).

Al hacer un análisis global de la abundancia de individuos y la riqueza de especies promedio en el bosque continuo y en los fragmentos, la abundancia tendió a ser mayor en el bosque continuo (promedio \pm ee: BC = $14,95 \pm 2,67$; F = $9,91 \pm 1,56$; prueba de Mann-Whitney, U = 780; $p = 0,12$). Al contrario

la riqueza de especies tendió a ser mayor en los fragmentos (BC = $4,20 \pm 0,22$; F = $4,79 \pm 0,26$; U = 3024; $p = 0,11$). Sin embargo en ambos casos las diferencias no fueron significativas.

Al construir las curvas de acumulación de especies se observó que, en primavera y otoño, cuando se incorporaron primero las muestras de los fragmentos, la pendiente de la curva fue mayor que cuando se incorporaron primero las del bosque continuo, mientras que en verano las curvas no mostraron diferencias en pendiente (Fig. 1).

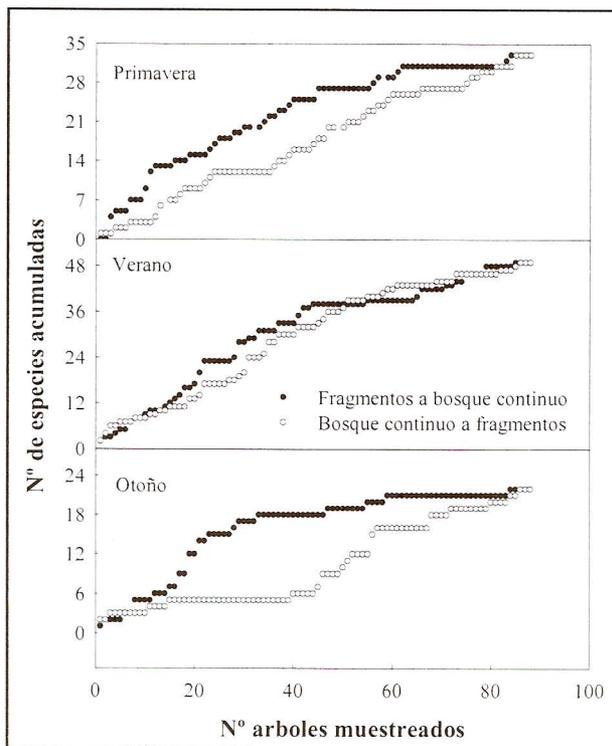


Figura 1. Número acumulado de especies de insectos herbívoros contra el número acumulado de árboles muestreados en bosque continuo y fragmentos del bosque Maulino, en primavera del 2001, verano y otoño del 2002. Las curvas se construyeron adicionando los árboles desde el fragmento más pequeño hasta el más grande (bosque continuo) y viceversa.

Cryptocarya alba

Un total de 392 insectos herbívoros pertenecientes a 19 familias y 78 especies fueron colectados en follaje de *C. alba*. Las familias más representadas (cubriendo más del 10% de las especies colectadas) fueron Chrysomelidae y Curculionidae (Coleoptera), Cicadellidae y Miridae (Hemiptera). Las especies más constantes (i.e. presentes en 4 o más situaciones de un total de 6, entiéndase por situaciones bosque continuo y fragmentos en cada estación) fueron *Psathyrocerus pallipes* (Coleoptera: Chrysomelidae) e *Issus gayi* (Hemiptera: Issidae) (Anexo 1). La abundancia de insectos herbívoros totales y por órdenes varió significativamente con la estación del año (SRH_{Total} H = 33,51 p<0,0001; SRH_{Coleoptera} H = 18,51 p<0,0001; SRH_{Diptera} H = 21,9 p<0,0001; SRH_{Hemiptera} H = 39,54 p<0,0001), siendo en su mayoría más abundantes en verano, excepto Coleoptera que alcanzó la máxima abundancia en primavera. La fragmentación no afectó significativamente la abundancia de insectos herbívoros asociados a *C. alba* (SRH_{Total} H=0,41 p = 0,52; SRH_{Coleoptera} H=0,23 p = 0,63; SRH_{Diptera} H= 0,61 p = 0,43;

SRH_{Hemiptera} H = 1,18 p = 0,28), sin embargo, en verano la abundancia de Hemiptera tendió a ser mayor en los fragmentos (Fig. 2a).

La riqueza total de especies de insectos herbívoros asociados al follaje de *C. alba* tendió a ser mayor en fragmentos que en bosque continuo (SRH, H=3,52, p=0,06), siendo esta diferencia más evidente en primavera. La riqueza además varió en función de la estación del año, siendo menor en otoño (SRH, H=24,79, p<0,0001). La riqueza de especies de Hemiptera fue mayor en verano (SRH, H= 52,61, p<0,0001), así como fue consistente y significativamente mayor en los fragmentos que en el bosque continuo (SRH, H=3,77, p=0,05). La riqueza de Diptera mostró una interacción significativa entre los efectos de la fragmentación y los de la estación del año (SRH, H= 6,71, p=0,04), siendo mayor en fragmentos en primavera y otoño, y en bosque continuo en verano. La riqueza de especies de Coleoptera asociados a *C. alba* no fue afectada significativamente por la fragmentación (SRH, H= 0,11, p= 0,74) pero sí por la estación del año, siendo mayor en primavera (SRH, H=36,32, p<0,0001) (Fig. 2b).

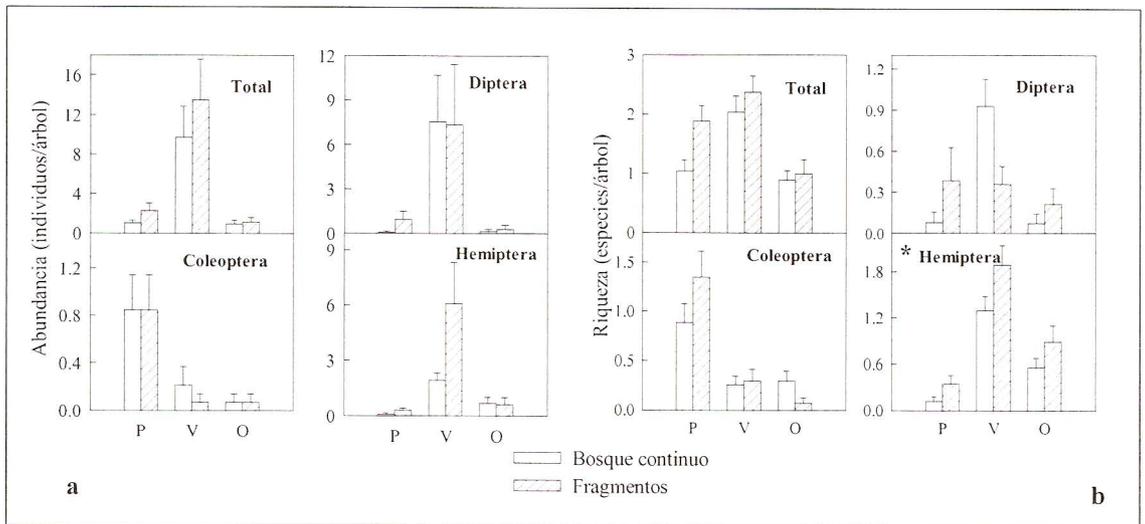


Figura 2. Abundancia (a) y riqueza (b) de insectos herbívoros, total y por órdenes, capturados en follaje de *C. alba* en el bosque continuo y fragmentos durante primavera del 2001, verano y otoño del 2002. Las barras representan el valor de la media \pm 1 error estándar, P=primavera, V=verano, O=otoño, * = diferencias significativas entre bosque continuo y fragmentos.

La composición de especies de insectos herbívoros asociados a *C. alba* en bosque continuo y fragmentos difirió en las tres estaciones estudiadas, siendo el máximo valor de CS igual a 0,40 en verano. Los valores de CS entre bosque continuo y fragmentos para cada orden en cada estación fluctuaron entre 0 y 0,5 (Tabla 2).

Aristotelia chilensis

Se colectaron 198 insectos herbívoros asociados al follaje de *A. chilensis*, pertenecientes a 19 familias y 64 especies. Las familias más diversas fueron: Chrysomelidae y Curculionidae (Coleoptera), Cicadellidae y Miridae (Hemiptera). Las especies más constantes fueron *P. pallipes* (Coleoptera: Chrysomelidae), *Acalles* sp. 2 (Coleoptera: Curculionidae), *I. gayi* (Hemiptera: Issidae) y *S. jucunda* (Hemiptera: Miridae) (Anexo 1). La abundancia de insectos herbívoros varió en función de la estación del año ($SRH_{Total} H=25,09$ $p<0,0001$; $SRH_{Coleoptera} H=11,94$ $p=0,03$; $SRH_{Diptera} H=11,41$ $p<0,0001$; $SRH_{Hemiptera} H=30,60$ $p<0,0001$) siendo Diptera y Hemiptera más abundantes en verano y Coleoptera en primavera. No hubo un efecto significativo de la fragmentación a nivel total ni de órdenes de insectos ($SRH_{Total} H=0,09$ $p=0,24$; $SRH_{Coleoptera} H=1,09$ $p=0,30$; $SRH_{Diptera} H=1,49$ $p=0,22$; $SRH_{Hemiptera} H=0,25$ $p=0,61$), aunque Coleoptera y Diptera tendieron a

ser más abundantes en el bosque continuo en primavera y verano, respectivamente (Fig. 3a).

La riqueza, total y por orden, de insectos herbívoros asociados al follaje de *A. chilensis* fue afectada significativamente por la estación del año ($SRH_{Total} H=21,50$ $p<0,0001$; $SRH_{Coleoptera} H=28,98$ $p<0,0001$; $SRH_{Diptera} H=11,51$ $p=0,003$; $SRH_{Hemiptera} H=27,81$ $p<0,0001$), siendo la de Diptera y Hemiptera mayor en verano, y la de Coleoptera en primavera. La fragmentación no afectó significativamente la riqueza de insectos herbívoros asociados al follaje de *A. chilensis* ($SRH_{Total} H=0,26$ $p=0,61$; $SRH_{Coleoptera} H=0,92$ $p=0,34$; $SRH_{Diptera} H=1,43$ $p=0,23$; $SRH_{Hemiptera} H=0,03$ $p=0,86$) (Fig. 3b).

La similitud de especies de insectos entre bosque continuo y fragmentos fluctuó entre 0,25 en otoño y 0,41 en primavera. Para cada orden las similitudes (entre bosque continuo y fragmentos) fueron, en su mayoría, menores que 0,5, excepto Diptera en verano, cuyo CS fue 0,86 (Tabla 2).

Nothofagus obliqua

Un total de 320 insectos herbívoros distribuidos en 16 familias y 54 especies fueron colectados en el follaje de *N. obliqua*. Chrysomelidae y Curculionidae (Coleoptera) y Miridae (Hemiptera) fueron las familias con mayor número de especies. *Apion* sp. 1 (Coleoptera: Curculionidae) y una

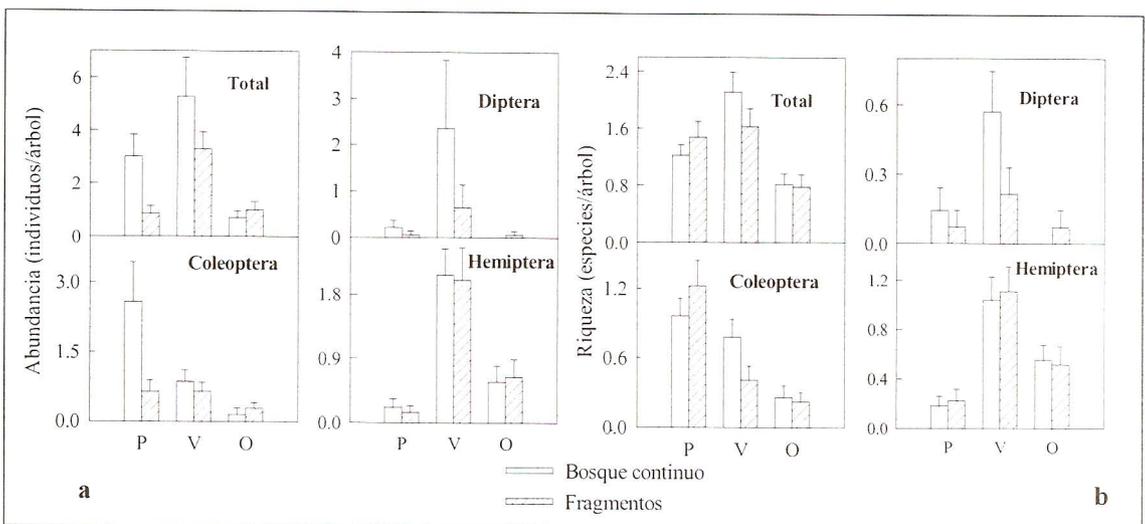


Figura 3. Abundancia (a) y riqueza (b) de insectos herbívoros, total y por órdenes, capturados en follaje de *A. chilensis* en el bosque continuo y fragmentos durante primavera del 2001, verano y otoño del 2002. Las barras representan el valor de la media \pm 1 error estándar. P = primavera, V = verano, O = otoño.

especie de Agromyzidae (Diptera, Gen. sp. 5) fueron las más constantes (Anexo 1). La abundancia de insectos herbívoros, total y por orden, fueron afectados significativamente por la estación (SRH_{Total} $H=21,09$ $p<0,0001$; $SRH_{Coleoptera}$ $H=9,36$ $p<0,01$; $SRH_{Diptera}$ $H=10,08$ $p<0,01$; $SRH_{Hemiptera}$ $H=21,70$ $p<0,0001$), siendo generalmente mayor en verano y menor en otoño. La fragmentación no afectó significativamente la abundancia de insectos herbívoros, a nivel total ni de orden (SRH_{total} $H=1,09$ $p=0,30$; $SRH_{Coleoptera}$ $H=2,14$, $p=0,14$; $SRH_{Diptera}$ $H=1,81$ $p=0,18$; $SRH_{Hemiptera}$ $H=2,07$ $p=0,15$). La abundancia de Diptera en verano fue mayor en el bosque continuo que en los fragmentos (SRH , estación * fragmentación $H=10,00$ $p=0,01$; Fig. 4a). La riqueza de herbívoros total, de Diptera y de Coleoptera asociados al follaje de *N. obliqua* no fue afectada por la fragmentación (SRH_{Total} $H=2,55$ $p=0,11$; $SRH_{Coleoptera}$ $H=0,44$, $p=0,51$; $SRH_{Diptera}$ $H=0,77$ $p=0,38$) pero sí por la estación del año (incluido Hemiptera) (SRH_{Total} $H=22,10$ $p<0,0001$; $SRH_{Coleoptera}$ $H=19,45$ $p<0,0001$; $SRH_{Diptera}$ $H=8,11$ $p=0,02$; $SRH_{Hemiptera}$ $H=24,75$ $p<0,0001$). La riqueza de Hemiptera fue mayor en fragmentos que en bosque continuo (SRH , $H=4,10$ $p=0,04$). El efecto de la fragmentación sobre la riqueza de Diptera varió según la estación de año siendo en

verano mayor en bosque continuo y en primavera encontrándose presente sólo en los fragmentos (SRH , estación * fragmentación $H=6,69$ $p=0,04$) (Fig. 4b).

La similitud de especies de insectos herbívoros en bosque continuo y fragmentos fue baja, alcanzando el máximo valor en primavera ($CS=0,43$). El CS particular para cada orden entre bosque continuo y fragmentos fue generalmente bajo ($CS \leq 0,5$) con excepción de Diptera en primavera (Tabla 2).

Nothofagus glauca

Un total de 184 insectos herbívoros pertenecientes a 15 familias y 51 especies fueron colectados en follaje de *N. glauca*. Las familias más diversas fueron Chrysomelidae y Curculionidae (Coleoptera), Cicadellidae y Miridae (Hemiptera). La especie más constante fue *Issus gayi* (Hemiptera: Issidae) (Anexo 1). La abundancia de insectos herbívoros, total y por órdenes, no fue afectada por la fragmentación (SRH_{Total} $H=0,40$ $p=0,53$; $SRH_{Coleoptera}$ $H=1,58$, $p=0,21$; $SRH_{Diptera}$ $H=0,07$ $p=0,79$; $SRH_{Hemiptera}$ $H=0,68$ $p=0,41$) pero sí por la estación del año (SRH_{total} $H=31,17$ $p<0,0001$; $SRH_{Coleoptera}$ $H=24,37$ $p<0,0001$; $SRH_{Diptera}$ $H=24,81$ $p<0,0001$; $SRH_{Hemiptera}$ $H=28,70$ $p<0,0001$). La abundancia de Diptera en verano

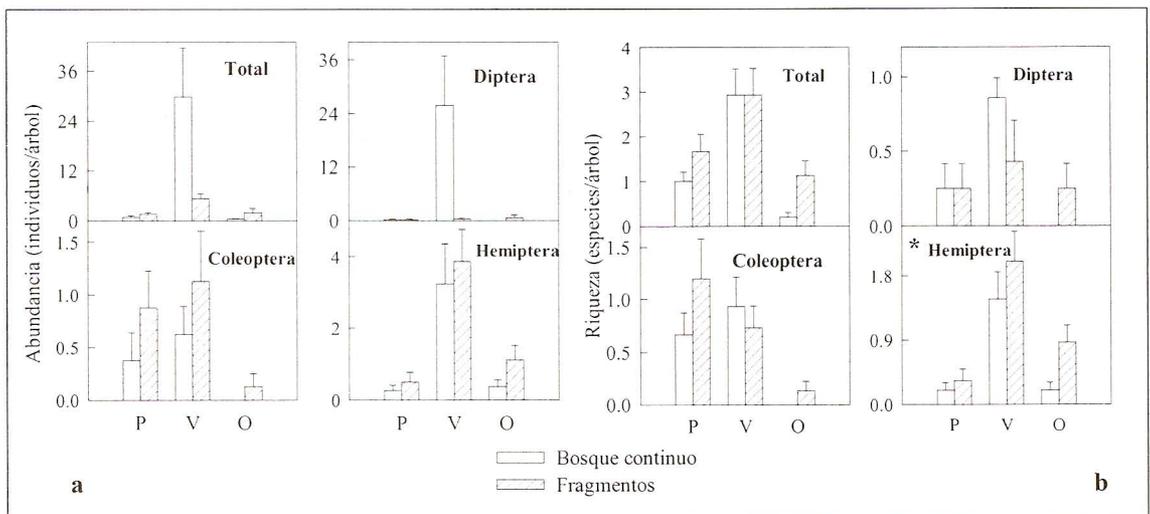


Figura 4. Abundancia (a) y riqueza (b) de insectos herbívoros, total y por órdenes, capturados en follaje de *N. obliqua* en el bosque continuo y fragmentos durante primavera del 2001, verano y otoño del 2002. Las barras representan el valor de la media ± 1 error estándar, P = primavera, V = verano, O = otoño. * = diferencias significativas entre bosque continuo y fragmentos.

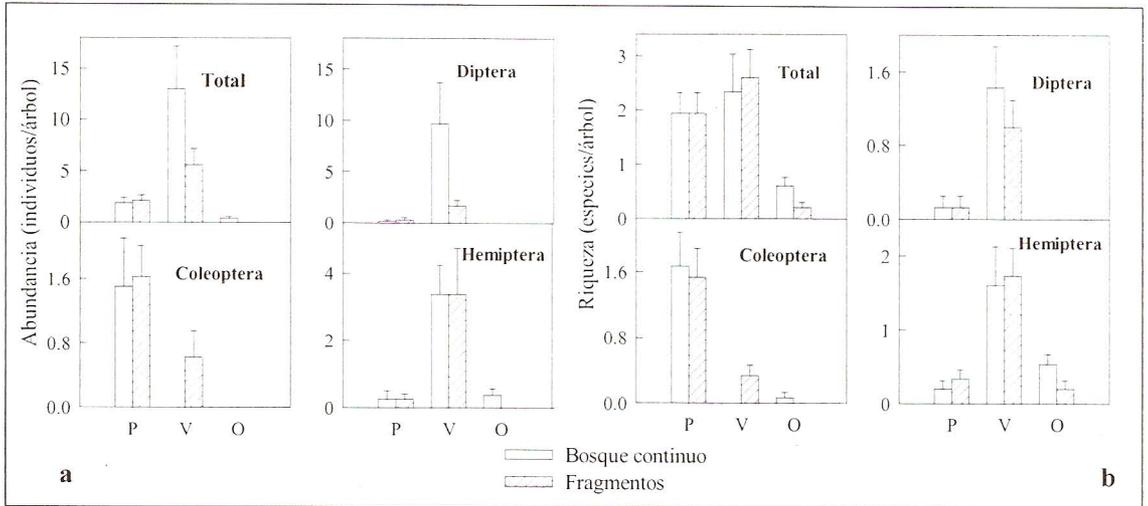


Figura 5. Abundancia (a) y riqueza (b) de insectos herbívoros, total y por órdenes, capturados en follaje de *N. glauca* en el bosque continuo y fragmentos durante primavera del 2001, verano y otoño del 2002. Las barras representan el valor de la media \pm 1 EE. P = primavera, V = verano, O = otoño.

fue particularmente alta en el bosque continuo, mientras que Coleoptera presentó una alta abundancia en primavera y Hemiptera en verano (Fig. 5a). En las colectas con trampas pegajosas en otoño no se encontraron herbívoros asociados al follaje de *N. glauca* pertenecientes a los órdenes Coleoptera y Diptera (Tabla 1).

La riqueza total y a nivel de órdenes de insectos herbívoros asociados al follaje de esta especie vegetal no fue afectada significativamente por la fragmentación ($SRH_{total} H= 0,0002 p=0,99$; $SRH_{Coleoptera} H= 0,36 p=0,55$; $SRH_{Diptera} H=0,02$

$p=0,89$; $SRH_{Hemiptera} H= 0,01 p=0,91$) pero sí por la estación del año ($SRH_{total} H= 29,22 p<0,0001$; $SRH_{Coleoptera} H= 43,93 p<0,0001$; $SRH_{Diptera} H= 21,69 p<0,0001$; $SRH_{Hemiptera} H= 22,18 p<0,0001$) siendo la riqueza total mayor en primavera y verano, la de Coleoptera en primavera y la de Diptera y Hemiptera en verano (Fig. 5b).

El máximo valor de CS calculado entre bosque continuo y fragmentos fue 0,43 a nivel total, mientras que a nivel de órdenes alcanzó el valor de 0,75 correspondiendo a Diptera en verano (Tabla 2).

Tabla 2. Coeficiente de similitud de Sorensen para cada especie vegetal y orden de insecto según tratamiento (BC= bosque continuo, F= fragmentos, a= n° de especies presentes, b= n° de especies compartidas, CS= coeficiente de similitud de Sorensen).

| | | <i>Cryptocarya Alba</i> | | | | <i>Aristotelia chilensis</i> | | | | <i>Nothofagus obliqua</i> | | | | <i>Nothofagus glauca</i> | | | | | | | | | | | |
|------------|----|-------------------------|----|--------|----|------------------------------|----|-----------|----|---------------------------|----|-------|----|--------------------------|----|--------|----|-------|----|------|----|------|----|------|---|
| | | Primavera | | Verano | | Otoño | | Primavera | | Verano | | Otoño | | Primavera | | Verano | | Otoño | | | | | | | |
| | | BC | F | BC | F | BC | F | BC | F | BC | F | BC | F | BC | F | BC | F | BC | F | | | | | | |
| Coleoptera | a | 13 | 17 | 5 | 8 | 4 | 2 | 9 | 14 | 9 | 6 | 5 | 6 | 8 | 9 | 10 | 4 | 0 | 2 | 11 | 11 | 0 | 5 | 1 | 0 |
| | b | 7 | | 1 | | 0 | | 5 | | 3 | | 1 | | 4 | | 3 | | 0 | | 5 | | 0 | | 0 | |
| | CS | 0,47 | | 0,15 | | 0,00 | | 0,43 | | 0,40 | | 0,18 | | 0,47 | | 0,43 | | 0,00 | | 0,45 | | 0,00 | | 0,00 | |
| Diptera | a | 1 | 3 | 3 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 4 | 3 | 0 | 1 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 4 | 4 | 0 | 0 |
| | b | 0 | | 1 | | 0 | | 0 | | 3 | | 0 | | 2 | | 1 | | 0 | | 0 | | 3 | | 0 | |
| | CS | 0 | | 0,5 | | 0,00 | | 0,00 | | 0,86 | | 0,00 | | 1,00 | | 0,50 | | 0,00 | | 0,00 | | 0,75 | | 0,00 | |
| Hemiptera | a | 3 | 8 | 10 | 18 | 3 | 13 | 4 | 5 | 10 | 9 | 4 | 8 | 3 | 4 | 11 | 13 | 1 | 7 | 3 | 3 | 12 | 12 | 4 | 2 |
| | b | 0 | | 7 | | 2 | | 2 | | 2 | | 2 | | 0 | | 3 | | 1 | | 0 | | 5 | | 1 | |
| | CS | 0 | | 0,5 | | 0,25 | | 0,44 | | 0,21 | | 0,33 | | 0,00 | | 0,25 | | 0,25 | | 0,00 | | 0,42 | | 0,33 | |
| Total | a | 17 | 28 | 18 | 27 | 8 | 16 | 14 | 20 | 23 | 18 | 9 | 15 | 13 | 15 | 23 | 19 | 1 | 10 | 15 | 15 | 16 | 21 | 5 | 2 |
| | b | 7 | | 9 | | 2 | | 7 | | 8 | | 3 | | 6 | | 7 | | 1 | | 5 | | 8 | | 1 | |
| | CS | 0,31 | | 0,40 | | 0,17 | | 0,41 | | 0,39 | | 0,25 | | 0,43 | | 0,33 | | 0,18 | | 0,30 | | 0,43 | | 0,29 | |

DISCUSIÓN

La teoría acerca de los efectos de la reducción en el tamaño del hábitat y el aumento en el grado de aislamiento de los remanentes sobre las poblaciones y comunidades (Mac Arthur y Wilson, 1967; Levins, 1969), sumado a la evidencia empírica sobre herbivoría en el bosque Maulino (Vega, 2001) nos hicieron predecir una mayor riqueza y abundancia de insectos herbívoros en el bosque continuo que en los fragmentos de pequeño tamaño de este bosque. Sin embargo, cuando se analizan las respuestas de los insectos totales, ya sea independiente o dependientemente de la especie arbórea, esto no ocurrió. En general, la abundancia y riqueza promedio de insectos no varió entre bosque continuo y fragmentos aunque sí su composición.

Al hacer el análisis a nivel de orden, sin embargo, Díptera y Hemiptera sí fueron afectados por la fragmentación. Díptera tuvo una mayor riqueza de especies en *C. alba* y *N. obliqua* y una mayor abundancia en *N. obliqua* en el bosque continuo. Esto ocurrió particularmente en verano, debido principalmente a la presencia constante (i.e., en la mayoría de los árboles) de algunas especies de Agromyzidae en el bosque continuo, pero no así en los fragmentos. Las larvas de esta familia son por excelencia minadoras (Peña, 1986), siendo éste el grupo responsable de una mayor herbivoría sobre *N. glauca* en el bosque continuo, por sobre los fragmentos del bosque Maulino (S. Claros, datos no publicados). Estos antecedentes, unidos a los resultados de este trabajo, sugieren a la familia Agromyzidae de Díptera como un importante grupo de herbívoros en el bosque Maulino, en particular en verano, el que se ve negativamente afectado por la fragmentación. Por otra parte, contrario al patrón observado en Díptera, la riqueza de especies de Hemiptera asociada a *C. alba* y *N. obliqua* fue mayor en los fragmentos, principalmente como consecuencia de especies de Cicadellidae y Miridae presentes con mayor frecuencia en este hábitat. Los hemípteros son insectos que usualmente ocupan lugares más abiertos, condición dada en los fragmentos, lo que podría haber favorecido la presencia de especies pertenecientes a este grupo allí (J. Solervicens, com. pers.). Estos resultados sugieren que, si bien la fragmentación del bosque Maulino en general

no afecta mayormente la fauna de insectos herbívoros, sí puede afectar algunos grupos en particular de manera diferencial, probablemente de acuerdo a sus requerimientos de hábitat.

Por otra parte, la composición de especies de insectos herbívoros varió entre fragmentos y bosque continuo. En el matorral y bosque esclerófilo de Chile Central, Solervicens y Estrada (1996) postulan la existencia de dos comunidades de coleópteros bien diferenciadas: una asociada a plantas de hojas persistentes (perennes) y otra asociada a las plantas deciduas de verano, poseyendo cada una de estas agrupaciones especies exclusivas de ellas, así como otras generalistas. El mismo fenómeno podría estar ocurriendo en el bosque Maulino, en el que los fragmentos poseen una estructura vegetacional significativamente distinta a la del bosque continuo. Los primeros tienen una cobertura arbórea dominada por especies caducifolias, como son los *Nothofagus*, mientras que la Reserva (bosque continuo) es dominada por *A. punctatum*, *C. alba* y *G. avellana*, de hoja perenne (P. Becerra y J. Simonetti, datos no publicados). De esta manera, el cambio en la estructura vegetacional entre los fragmentos y el bosque continuo podría estar determinando un cambio en las características del ensamble de insectos herbívoros asociados al follaje de las especies arbóreas presentes en el bosque Maulino. Al construir las curvas de acumulación de especies las mayores pendientes fueron alcanzadas en primavera y otoño al agregar primero los árboles en los fragmentos (Fig. 1). Esto muestra que con un menor número de árboles muestreados, en estas estaciones, los fragmentos cubren una mayor parte de la diversidad total de entomofauna herbívora colectada en el bosque Maulino, que al muestrear el mismo número de árboles en el bosque continuo. Un patrón similar ocurre con los coleópteros epigeos de este bosque (Grez., en prensa). En verano, en cambio, las curvas de acumulación de especies no difieren, lo que podría deberse a que, al haber una mayor abundancia de insectos asociados al follaje en esta época del año (véase Tabla 1), éstos se distribuirían más homogéneamente en los diferentes árboles, tanto del bosque continuo como de los fragmentos (González *et al.*, 1998).

Es importante recalcar que, al igual que los coleópteros epigeos del bosque continuo y los

fragmentos (Grez, en prensa), la totalidad de las especies de insectos herbívoros colectadas y reconocidas en este estudio hasta este nivel son nativas (50 especies, pertenecientes a Coleoptera y Hemiptera). Por lo tanto, los fragmentos son un aporte importante a la diversidad de insectos herbívoros por cuanto acumulan una mayor riqueza de especies, contienen especies no representadas en el bosque y son todas especies nativas. Se podría argüir que algunas de las especies encontradas en los fragmentos, aunque nativas, podrían ser especies oportunistas, sin interés para su conservación. Sin embargo, ésto tendría que ser demostrado, para lo cual es necesario reforzar el estudio de la biología y distribución de la entomofauna chilena.

Es necesario hacer notar que los resultados de este estudio reflejan una situación particular, en la que los fragmentos de bosque nativo están rodeados por plantaciones de pino cuyo manejo permite el desarrollo de un sotobosque, prácticamente continuo, de especies nativas. Esto podría hacer a la matriz de pino un hábitat de “amortiguación” para los insectos, posibilitando el desarrollo de una comunidad de insectos herbívoros nativos asociados al follaje en los fragmentos similar en términos de riqueza y abundancia, aunque diferente en composición a la encontrada en el bosque continuo. Algo distinto podría ocurrir en una situación en que los fragmentos remanentes de bosque Maulino queden rodeados por una matriz más inhóspita para los insectos nativos, lo que es necesario investigar (Grez *et al.*, 2002).

Implicancias para la conservación

Los resultados obtenidos en este estudio, en conjunto con otros realizados en la misma zona, así como los realizados en otros bosques fragmentados indican que los efectos de la fragmentación son altamente específicos tanto a escala ecológica como geográfica. La época del año, la zona de estudio, el grupo a estudiar, el nivel trófico de este grupo entre otros, son factores determinantes de los patrones a observar (véase Didham *et al.*, 1996; Tschardtke *et al.*, 2002b). Esta alta variabilidad de las respuestas entre grupos taxonómicos o funcionales, en el espacio y en el

tiempo, debe ser considerada a la hora de definir planes de conservación. Para ello, es necesario un conocimiento más profundo de la historia natural de las especies y de su importancia en el funcionamiento ecosistémico del hábitat que se quiera conservar.

A menudo, las áreas silvestres protegidas, entre ellas la Reserva Nacional Los Queules, no cuentan con el área suficiente para mantener poblaciones viables de algunas especies animales a las que se busca proteger (por ejemplo, mamíferos de tamaño grande) (Simonetti y Mella, 1997; Acosta, 2001), haciéndose necesaria la presencia de otras áreas cercanas, incluso más pequeñas, factibles de ser utilizadas con diversos fines (e.g., hábitat para la reproducción, alimentación o simplemente como corredores) por dichas especies (Saavedra y Simonetti, datos no publicados; Simonetti *et al.*, en prensa; Tschardtke *et al.*, 2002b). Esto, sumado a que varios estudios en la zona han demostrado que los fragmentos son un elemento concentrador de biodiversidad (Vergara, 2002; Grez *et al.*, 2003; Donoso *et al.*, 2004; Saavedra y Simonetti, datos no publicados), indican la necesidad de promover estrategias de conservación del bosque Maulino a nivel de paisajes, incluyendo en los planes de conservación no sólo los pocos fragmentos remanentes de gran tamaño sino también aquellos más pequeños, incluyendo también en lo posible un apropiado manejo de la matriz que les rodea, asegurando de esta manera la protección de una mayor parte de nuestra biota.

AGRADECIMIENTOS

A J. A. Simonetti por su apoyo y consejos en los principios de este estudio, a M. Elgueta por sus consejos y facilidades en el uso de la colección entomológica presente en el Museo Nacional de Historia Natural en Santiago, a G. Arriagada por el reconocimiento de los insectos, a J. Solervicens por sus importantes aportes en relación al hábito trófico de las familias, a este último e I. Díaz por los comentarios a versiones preliminares del manuscrito, a Forestal Millalemu y a CONAF por permitirnos trabajar en sus terrenos, y a todos los que ayudaron en las salidas a terreno. Este trabajo fue financiado por FONDECYT 1010852.

LITERATURA CITADA

- ACOSTA, G., 2001. Efecto de la fragmentación del bosque nativo en la conservación de *Oncifelis guigna* y *Pseudalopex culpaeus* en Chile Central. Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile. y + 68 pp.
- ARMESTO, J.J. y S.T.A. PICKETT, 1985. A mechanistic approach to the study of sucesion in the Chilean matorral. *Revista Chilena de Historia Natural*, 58: 9-17.
- ARTIGAS, J. 1994. Entomología económica. Ediciones Universidad de Concepción, volúmenes 1: 129 pp, y 2: 943pp.
- BAUERLE, P.; P. RUTHERFORD y D. LANFRANCO, 1997. Defoliadores de roble (*Nothofagus obliqua*), raulí (*N. dombevi*) y lenga (*N. pumilio*). *Bosque*, 18: 97-107.
- BENOIT, I.L. ED. 1989. Libro rojo de la flora terrestre de Chile. Corporación Nacional Forestal, Santiago, Chile. 157 pp.
- BORROR, D.; C.H. TRIPLEHORN y N. JOHNSON, 1989. An introduction of the study of insects, Saunders College Publishing, 6a ed., Philadelphia. 875 pp.
- BRESCIANO, D.; J. A. SIMONETTI y A. A. GREZ, 1999. Edge effect in a Mediterranean woodland of central Chile. *Journal of Mediterranean Ecology*, 1: 35-40
- BUSTAMANTE, R.O.; J.A. SIMONETTI; A.A. GREZ y J. SAN MARTÍN, en prensa. Fragmentación y dinámica de regeneración del bosque Maulino: Diagnóstico actual y perspectivas futuras. Biodiversidad y ecología de los bosques de la Cordillera de la Costa de Chile. Smith-Ramírez, C., J Armesto y C Valdovinos. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- CARRILLO, R. y L. CERDA, 1987. Zoofitófagos en *Nothofagus* chilenos. *Bosque*, 8: 371-380.
- DEBINSKI, D. y R. HOLT, 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation biology*, 14: 342-355.
- DIDHAM, R.; J. GHAZOUL; N. STORK y A. DAVIS, 1996. Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 255-260.
- DIDHAM, R., 1997. An overview of invertebrate responses to forest fragmentation. In: Watt A. D., N. E. Stork y M. D. Hunter (eds) *Forests and insects*, pp. 303-320. Chapman y Hall, London, England.
- DONOSO, D.S., A.A. GREZ y J.A. SIMONETTI, 2004. Effect of forest fragmentation on the granivory of differently-sized seeds. *Biological Conservation*, 115: 63-70.
- ETCHÉGARAY, J. y E. FUENTES, 1980. Insectos defoliadores asociados a siete especies arbustivas del matorral. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso*, 13: 159-166.
- FISCHER, J. y D.B. LINDENMAYER, 2002. Small patches can be valuable for biodiversity conservation: two case studies on birds in southern Australia. *Biological Conservation*, 106: 129-136.
- GLADE A. A., ED., 1993. Libro rojo de los vertebrados terrestres de Chile, 2da. edición. Corporación Nacional Forestal, Santiago. 65 pp.
- GONZÁLEZ A.; J. H. LAWTON; F. S. GILBERT; T. M. BLACKBURN y I. EVANS-FREKE, 1998. Metapopulation dynamics, abundance and distribution in a microecosystem. *Science*, 281(5385): 2045-2047.
- GREZ A. A., en prensa. El valor de los fragmentos pequeños de bosque maulino en la conservación de la fauna de coleópteros epigeos. En: Smith-Ramírez, C.; J. Armesto y C. Valdovinos (eds.) Biodiversidad y ecología de los bosques de la Cordillera de la Costa de Chile. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- GREZ, A. A.; P. MORENO y M. ELGUETA, 2003. Coleópteros (Insecta: Coleoptera) epigeos asociados al bosque Maulino y plantaciones de pino aldedaños. *Revista chilena de Entomología*, 29: 9-18.
- HORTON, D. R., 1994. Relationship among sampling methods in density estimates of pear psylla (Homoptera: Psyllidae): Implications of sex, reproductive maturity, and sampling location. *Annals of the Entomological Society of America*, 87: 583-591.
- HUNTER, M., 2002. Landscape structure, habitat fragmentation, and the ecology of insects. *Agricultural and forest entomology*, 4: 159-166.
- KATTAN, G. H. y C. MURCIA, 2003. A review and synthesis of conceptual frameworks for the study of forest fragmentation. In: Bradshaw G. A. y P.A. Marquet (eds.) *How landscapes change: Human disturbance and ecosystem fragmentation in the Americas*, pp. 183-200. Ecological Studies n° 162, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- KLEIN KOCH, C., y D. F. WATERHOUSE, 2000. The distribution and importance of arthropods associated with agriculture and forestry in Chile (Distribución e importancia de los artrópodos asociados a la agricultura y silvicultura en Chile). ACIAR monograph n° 68. ISBN 0 642 44975 9 (electronic version).
- KREBS, C., 1989. *Ecological methodology*. Harper y Row, New York. 654 pp.
- LANFRANCO, D.; C. RUIZ; R. RÍOS; S. IDE y P. JOFR, 2000. Identificación, caracterización y evaluación del daño foliar producido por un complejo de insectos defoliadores que se asocian a roble, *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. en las provincias de Valdivia y Osorno, X Región. Informe final para CONAF, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia. 27 pp.
- LEVINS, R., 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15: 237-240.
- LOWMAN, M., 1997. Herbivory in forests: from centimeters to megameters. In: *Forests and Insects*, pp. 135-148. University Press, Cambridge.
- MAC ARTHUR, R. H. y E. O. WILSON, 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 203 pp.
- PEÑA, L., 1986. *Introducción al estudio de los insectos de Chile*. 6ª ed., Editorial Universitaria, Santiago. 253 pp.
- POIANI, A. y E. FUENTES, 1985. Efecto de los insectos defoliadores sobre manchones de matorral: casos mono y multispecíficos. *Revista Chilena de Historia Natural*, 58: 47-56.
- RODRÍGUEZ, R.; O. MATTHEI y M. QUEZADA, 1983. *Flora arbórea de Chile*. Ed. Universidad de Concepción, Concepción. 407 pp.
- SAN MARTÍN, J. y C. DONOSO, 1997. Estructura florística e impacto antrópico en el bosque Maulino de Chile. En: Armesto, J., C. Villagrán y M. Arroyo (eds.) *Ecología de los bosques nativos de Chile*, pp. 153-168. Editorial Universitaria, Santiago.
- SAAVEDRA, B. y J. A. SIMONETTI, 2001. New records of *Dromiciops gliroides* (Microbiotheria: Microbiotheriidae) and *Geoxus valdivianus* (Rodentia: Muridae) in Central Chile: their implications for biogeography and conservation.

- Mammalia, 65: 96-100.
- SIMONETTI, J. A. Y J. E. MELLA, 1997. Park size and the conservation of Chilean mammals. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70:213-220.
- SIMONETTI, J. A.; A. A. GREZ Y R. O. BUSTAMANTE, 2002. Conservando biodiversidad en tierras privadas: el valor de la matriz. *Ambiente y Desarrollo*, 18(2-4): 116-118,255.
- SOKAL, R. R. Y F. J. ROHLF, 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3^a ed. W.H. Freeman and Company, New York. 887 pp.
- SOLERVICENS, J. Y M. ELGUETA, 1994. Insectos de follaje de bosques pantanosos del Norte Chico, Centro y Sur de Chile. *Revista Chilena de Entomología*, 21: 135-164.
- SOLERVICENS, J. Y P. ESTRADA, 1996. Coleópteros de follaje de la Reserva Nacional Río Clarillo (Chile Central). *Acta Entomológica Chilena*, 20: 29-44.
- SOLERVICENS, J.; P. ESTRADA Y M. MÁRQUEZ, 1991. Observaciones sobre entomofauna de suelo y follaje en la Reserva Nacional Río Clarillo, Región Metropolitana, Chile. *Acta Entomológica Chilena*, 16: 161-182.
- SOUTHWOOD, T.R.E., 1978. *Ecological methods, with particular reference to the study of insects populations*. Chapman y Hall. London. 391 pp.
- STRONG, D.R.; J.H. LAWTON Y R. SOUTHWOOD, 1984. *Insects on plants: community patterns and mechanisms*. Harvard University Press, Cambridge. 313 pp.
- TCHARNTKE, T.; I. STEFFAN-DEWENTER; A. KRUESS Y C. THIES, 2002a. Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. *Ecological research*, 17: 229-239.
- TCHARNTKE, T.; I. STEFFAN-DEWENTER; A. KRUESS Y C. THIES, 2002b. Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecological Applications*, 12: 354-363.
- VEGA, M.I., 2001. Efecto de la fragmentación del bosque Maulino sobre la herbivoría en plántulas de *Cryptocarya alba* (peumo). Memoria de Título, Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias, Universidad de Chile, Santiago.
- VERGARA, P., 2002. Fragmentación de bosques y uso del hábitat por Rinocriptidos. Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile. iii + 74 pp.
- VILLAGRÁN, C. Y C. LE-QUESNE, 1996. El interés biogeográfico-histórico de Chile central-sur: ¿Por qué debemos conservar su biota? En: Muñoz, M.; H. Núñez y J. Yáñez (eds.) *Libro rojo de los sitios prioritarios para la conservación de la diversidad biológica en Chile*, pp. 160-172. Corporación Nacional Forestal, Santiago, Chile.
- ZUIDEMA, P.; J. SAYER Y W. DIJKMAN, 1996. Forest fragmentation and biodiversity: the case for intermediate-sized conservation areas. *Environmental Conservation*, 23: 290-297.

| | Cryptocarya alba | | | | | | Aristotelia chilensis | | | | | | Nothofagus obliqua | | | | | | Nothofagus glauca | | | | | |
|---|------------------|----|----|----|---|----|-----------------------|----|----|----|---|----|--------------------|----|----|----|---|----|-------------------|----|----|----|---|---|
| | P | B | V | C | F | O | P | B | V | C | F | O | P | B | V | C | F | O | P | B | V | C | F | O |
| <i>Melzoderes osborni</i> (Funkhouser) | - | + | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Melzoderes</i> sp. | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Melzoderes variegatus</i> (Funkhouser) | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Gen. sp. 1 | + | - | - | - | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + | - | - |
| Gen. sp. 2 | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Gen. sp. 3 | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Gen. sp. 4 | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Membracidae | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Pyranthe chilensis</i> (Blanchard) | - | - | + | - | - | + | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + |
| Miridae | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Araucanophylus pacificus</i> Carvalho | + | - | - | - | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Araucanophylus sulinus</i> Carvalho | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Chilecia uretai</i> Carvalho | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Dicyphus cucurbitaceus</i> (Spinola) | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Gen. sp. 1 | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + |
| Gen. sp. 2 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Gen. sp. 3 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Gen. sp. 4 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Gen. sp. 5 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Gen. sp. 6 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Hyalodes litreus</i> (Reed) | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Oxornocoris punctatus</i> Carvalho | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Phytocoris obsoletus</i> Blanchard | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Phytocoris</i> sp. 1 | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + |
| <i>Phytocoris</i> sp. 2 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Polymerus</i> sp. | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Psallus</i> sp. | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Stenoparetra jucunda</i> (Signoret) | - | + | + | - | - | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Psyllidae | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Gen. sp. 1 | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Gen. sp. 2 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Gen. sp. 3 | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Gen. sp. 4 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Gen. sp. 5 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Gen. sp. 6 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Total especies Hemiptera | 3 | 8 | 10 | 18 | 3 | 13 | 4 | 5 | 10 | 9 | 4 | 8 | 3 | 4 | 11 | 13 | 1 | 7 | 3 | 3 | 12 | 12 | 4 | |
| Total especies insectos herbívoros | 17 | 28 | 18 | 27 | 8 | 16 | 14 | 20 | 23 | 18 | 9 | 15 | 13 | 15 | 23 | 19 | 2 | 10 | 15 | 15 | 16 | 21 | 5 | |