

1  
2  
3 **Comportamiento alimenticio del insecto defoliador nativo**  
4 ***Perzelia arda* (Clarke, 1978) (Lepidoptera: Depressariidae).**  
5



8 Trabajo final para optar al título de Licenciado en Ciencias Biológicas  
9

10 Tesista: Julio Nahuel Capobianco

11 Directora: Dra. Valeria Fernández-Arhex<sup>1</sup>

12 Co-Directora: Dra. Ana Laura Pietrantuono<sup>1</sup>

13 Contacto: *j.capobianco91@gmail.com*

14  
15 <sup>1</sup>IFAB (INTA-CONICET) EEA-Bariloche  
16

17 Universidad Nacional del Comahue - U. N. Co Bariloche

18 2021  
19

20	<b><u>ÍNDICE DE CONTENIDOS</u></b>	
21	<b>RESUMEN.....</b>	<b>3</b>
22	<b>ABSTRACT.....</b>	<b>4</b>
23	<b>INTRODUCCION.....</b>	<b>5</b>
24	<b>OBJETIVO GENERAL.....</b>	<b>11</b>
25	<b>OBJETIVOS ESPECIFICOS.....</b>	<b>11</b>
26	<b>HIPOTESIS Y PREDICCIONES.....</b>	<b>11</b>
27	<b>MATERIALES Y METODOS.....</b>	<b>12</b>
28	<b>SISTEMA DE ESTUDIO.....</b>	<b>12</b>
29	<b>PLANTAS HOSPEDADORAS.....</b>	<b>17</b>
30	<b>SITIO DE MUESTREO.....</b>	<b>21</b>
31	<b>COLECTA DE INSECTOS.....</b>	<b>22</b>
32	<b>SELECCIÓN DE HOJAS.....</b>	<b>23</b>
33	<b>DISEÑO EXPERIMENTAL 1.....</b>	<b>24</b>
34	<b>DISEÑO EXPERIMENTAL 2.....</b>	<b>27</b>
35	<b>DISEÑO EXPERIMENTAL 3.....</b>	<b>29</b>
36	<b>RESULTADOS.....</b>	<b>30</b>
37	<b>EXPERIMENTO 1.....</b>	<b>30</b>
38	<b>EXPERIMENTO 2.....</b>	<b>34</b>
39	<b>EXPERIMENTO 3.....</b>	<b>35</b>
40	<b>DISCUSION.....</b>	<b>36</b>
41	<b>CONCLUSION GENERAL.....</b>	<b>39</b>
42	<b>AGRADECIMIENTOS.....</b>	<b>41</b>
43	<b>BIBLIOGRAFIA.....</b>	<b>43</b>

44

45

## RESUMEN

46 En el bosque Andino-Patagónico, la vegetación arbórea dominante está representada por  
47 ejemplares del género *Nothofagus* (Nothofagaceae), los cuales representan un recurso  
48 naturalpreciado. Es por ello que es de gran importancia conocer el impacto que pueden  
49 ocasionar determinados agentes de daño, como los insectos herbívoros, y como estos  
50 daños varían según las interacciones con factores bióticos y abióticos. La oruga nativa  
51 *Perzelia arda* se alimenta de las hojas de varias especies de *Nothofagus*, sin embargo, se  
52 desconocen aspectos del daño que ocasiona en estos bosques. El objetivo general de mi  
53 tesis fue, estudiar el comportamiento alimenticio de las larvas de *P. arda* y determinar  
54 su potencial impacto sobre *N. alpina*, *N. obliqua*, *N. antarctica* y *N. pumilio*. Para ello,  
55 evalué las preferencias alimenticias de *P. arda* por medio de pruebas de a pares. Luego,  
56 estudié el efecto de tres temperaturas (6°C, 22°C y 28°C) sobre la herbivoría. Por  
57 último, analicé si la presencia de un ácaro en las hojas de *N. obliqua* influía sobre el  
58 consumo y la elección de las hojas por parte de las larvas. Mis resultados demuestran  
59 que *P. arda* elige a todas las especies por igual. Sin embargo, no se alimenta de ellas en  
60 la misma proporción, esto depende de la oferta de los estímulos. Existe un efecto de  
61 interacción entre la temperatura y la especie sobre la herbivoría, con un mayor consumo  
62 a 22 ° C para todas las plantas, excepto para *N. obliqua*, que presentó mayor consumo a  
63 6 ° C. La presencia de los ácaros no afectó las preferencias alimenticias, ni la  
64 herbivoría. Puedo concluir que la composición vegetal del bosque y la temperatura  
65 ambiental influyen en la susceptibilidad de herbivoría por parte de *P. arda*. Mi  
66 investigación contribuye a una mayor comprensión sobre la compleja interacción  
67 insecto-planta en el bosque nativo.

68

69 **Palabras clave:** Bosque nativo; Herbivoría; Hospedador; Interacción Herbívoro-Planta-  
70 Ácaro, *Nothofagus*.

71

72

**ABSTRACT**

73 In the Andean-Patagonian forest, the dominant arboreal vegetation is represented by  
74 specimens of the genus *Nothofagus* (Nothofagaceae), which represent a precious natural  
75 resource. That is why it is of great importance to know the impact that certain damage  
76 agents, such as herbivorous insects, can cause and how these damages vary according to  
77 the interactions with biotic and abiotic factors. The native caterpillar *Perzelia arda*  
78 feeds on the leaves of several species of *Nothofagus*, however, aspects of the damage it  
79 causes in these forests are unknown. The general objective of my thesis was to study the  
80 feeding behavior of *P. arda* larvae and determine their potential impact on *N. alpina*, *N.*  
81 *obliqua*, *N. antarctica* and *N. pumilio*. To do this, I assessed the food preferences of *P.*  
82 *arda* through pair tests. Next, I studied the effect of three temperatures (6 ° C, 22 ° C,  
83 and 28 ° C) on herbivory. Finally, I analyzed whether the presence of a mite on the  
84 leaves of *N. obliqua* influenced the consumption and the choice of leaves by the larvae.  
85 My results show that *P. arda* chooses all species equally. However, it does not feed on  
86 them in the same proportion, this depends on the supply of stimuli. There is an  
87 interaction effect between temperature and the species on herbivory, with a higher  
88 consumption at 22 ° C for all plants, except for *N. obliqua*, which had a higher  
89 consumption at 6 ° C. The presence of mites did not affect food preferences, or  
90 herbivory. I can conclude that the vegetation composition of the forest and the  
91 environmental temperature influence the susceptibility to herbivory by *P. arda*. My  
92 research contributes to a greater understanding of the complex insect-plant interaction in  
93 the native forest.

94 **Key words:** Herbivory; Herbivore-Plant-Mite Interaction; Host; native forest;  
95 *Nothofagus*.

96

97

## INTRODUCCIÓN

98 En la actualidad, los bosques alrededor del mundo cubren aproximadamente 3.952  
 99 millones de hectáreas, los mismos están conformados por una gran diversidad de  
 100 organismos que interactúan y son una gran fuente de bienes naturales ampliamente  
 101 utilizados por los seres humanos (Ciesla, 2011). El bosque Andino-Patagónico ocupa las  
 102 regiones montañosas del sur de Chile y sudoeste de la Argentina. En nuestro país se  
 103 extiende como una estrecha franja recostada sobre el macizo cordillerano desde el norte  
 104 de Neuquén hasta Tierra del Fuego e Isla de los Estados (**Figura 1**).



105

106 **Figura 1.** Mapa de Argentina con diferentes tipos de bosques. En color rojo se indica la  
 107 distribución del Bosque Andino-Patagónico en la zona cordillerana de Argentina  
 108 (Fuente: <https://www.bosques.org.ar/areas-boscosas/> Febrero 2021)

109 En las zonas más húmedas, la vegetación boscosa está predominantemente caracterizada  
110 por individuos del género *Nothofagus* (Nothofagaceae) (Dimitri, 1972), que además de  
111 tener un rol ecológico importante, presentan una excelente calidad maderera por lo que  
112 se consideran un bien natural de importancia económica, presentando en el 2012 una  
113 cotización neta de entre 1047 usd/ha y 3364 usd/ha (Gallo *et al.*, 2006; INTA, 2015;  
114 Rojas *et al.*, 2012). Es por ello que varias especies de *Nothofagus* tales como el raulí (*N.*  
115 *alpina*), el roble pellín (*N. obliqua*), la lenga (*N. pumilio*), el ñire (*N. antarctica*) y en  
116 menor medida el coihue (*N. dombeyi*) se incluyen dentro del “Plan de domesticación de  
117 especies nativas” (INTA, 2015; siendo el Dr. Gallo Leonardo el investigador  
118 responsable del proyecto, IFAB- INTA EEA Bariloche), cuyo objetivo es generar el  
119 conocimiento y la tecnología necesaria para introducir exitosamente el cultivo de  
120 especies forestales nativas. De esta manera, el plan apunta a revalorizar e incrementar la  
121 producción maderera nacional a la vez que intenta recuperar ecosistemas boscosos  
122 degradados. En consecuencia, existe un creciente interés sobre el manejo y  
123 conservación de los bosques nativos y de las plantaciones que se realizan con estas  
124 especies. Específicamente, desde un punto de vista científico, esto se ve reflejado en la  
125 necesidad de realizar estudios que apunten a comprender cómo se ve afectado el  
126 desarrollo de estos sistemas bajo el efecto de diversos agentes biológicos (Lanfranco *et*  
127 *al.*, 1999; Baldini & Pancel, 2000; Lanfranco & Ruíz, 2010). Los bosques nativos  
128 poseen una gran diversidad de insectos asociados. Los insectos que atacan árboles  
129 juegan un papel importante en la estructuración de la vegetación de un bosque, tanto a  
130 nivel comunitario como a nivel poblacional e individual (Harper, 1969; Janzen, 1970;  
131 Roldan, 1997). La interacción entre los insectos y el bosque influye en el  
132 funcionamiento y desarrollo de estos ambientes. El listado de insectos que poseen como  
133 plantas hospedadoras a los *Nothofagus* es abundante y diverso, siendo los órdenes  
134 Lepidoptera, Coleóptera, Díptera e Himenóptera los más representados (Gentili &  
135 Gentili, 1988; McQuillan, 1993; Altmann, 2011; Pietrantuono *et. al* 2012) Entre las  
136 especies más estudiadas podemos mencionar a *Ormiscodes* spp. (Lepidóptera:  
137 Saturniidae) una oruga defoliadora del Roble Pellin y Raulí; al pulgón *Neuquenaphis*  
138 (Hemiptera: Aphididae) y al escarabajo *Holopterus chilensis* (Coleoptera:  
139 Cerambycidae) (Paritsis & Veblen, 2010). Esto insectos pueden llegar a consumir un  
140 alto porcentaje de la biomasa producida por un bosque, afectando el desarrollo, vigor y

141 estado sanitario de sus plantas hospedadoras (Barbosa & Schultz, 1987; Carson & Root,  
142 2000; Piper *et al.*, 2015).

143 Dependiendo del tipo de tejido que consumen, los insectos herbívoros, se clasifican en:  
144 defoliadores, dañadores de semillas, cortadores de ramas, agallíferos, rizófagos,  
145 succionadores, barrenadores de floema y cambium (árbol vivo) y barrenadores de  
146 madera (Coulson & Witter, 1990; McQuillan, 1993; Aguilar, 1994; Grandon, 1996;  
147 Pietrantuono & Fernández-Arhex, 2018). En el caso de los insectos defoliadores, éstos  
148 podrían producir diversos cambios en la fisiología de su planta hospedadora como, por  
149 ejemplo, una reducción de la superficie fotosintética, alteración en el proceso de  
150 transpiración y en la translocación de sustancias. Los defoliadores asociados a los  
151 bosques pueden clasificarse en los siguientes gremios (Bauerle *et al.*, 1997; Gómez,  
152 2008; Pietrantuono & Fernández-Arhex, 2018):

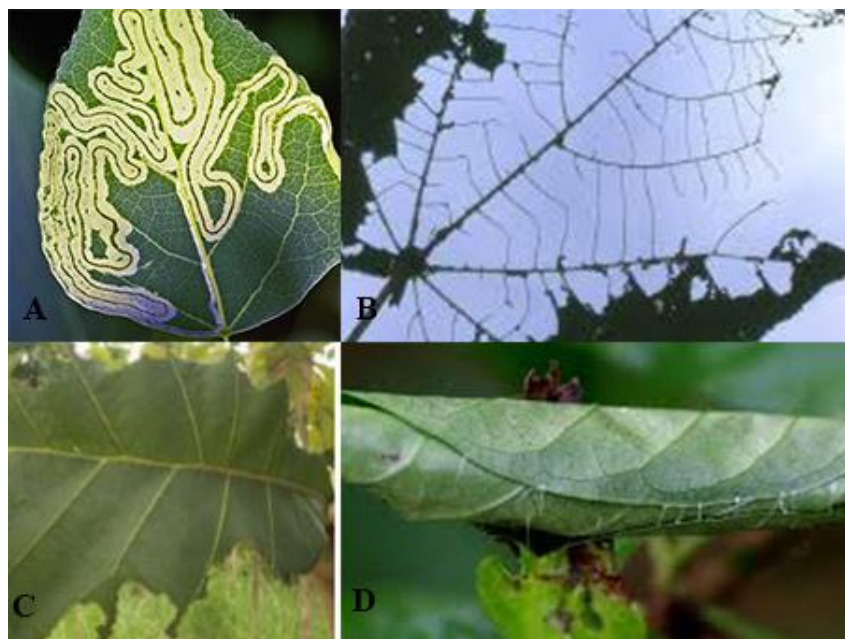
153 • Minadores: consumen el tejido foliar entre la cutícula superior e inferior, por lo  
154 general son larvas que hacen galerías (**Figura 2A**). Por ejemplo, en la zona patagónica  
155 podemos encontrar a *Notofenusa surosa* (Hymenoptera: Tenthredinidae).

156 • Esqueletizadores: consumen sólo los tejidos blandos de las hojas, dejando las  
157 nervaduras principales y en algunos casos también las secundarias (**Figura 2B**). Por  
158 ejemplo, en la zona patagónica podemos encontrar a *Polydrusus nothofagii* (Coleoptera:  
159 Curculionidae).

160 • Masticadores: consumen la totalidad de la hoja o la mayor parte de ella, pero  
161 alimentándose siempre de todos los tipos de tejidos que la componen (**Figura 2C**). Por  
162 ejemplo, en la zona patagónica podemos encontrar a *Macromphalia ancilla*  
163 (Lepidoptera: Lasiocampidae).

164 • Enrolladores y pegadores de hojas: son insectos que enrollan o juntan las hojas,  
165 uniéndolas con seda y se alimentan como minadores (**Figura 2D**). Por ejemplo, en la  
166 zona patagónica podemos encontrar a *Perzelia arda* (Lepidoptera: Depressariidae).

167



168

169 **Figura 2.** Tipos de daño foliar causado por los distintos gremios de insectos herbívoros.  
 170 (A) Detalle de una hoja de “Eucalipto” *Eucalyptus sp.* (Myrtales: Myrtaceae) atacada  
 171 por un minador (Fotografía extraída de O’Farrill-Nieves & Medina-Gaud, 2007). (B)  
 172 Detalle de hoja de “Jonote” *Heliocarpus appendiculatus*, (Malvales: Malvaceae)  
 173 atacada por un esqueletizador (C) Detalle de hoja de “Teca” *Tectona grandis* (Lamiales:  
 174 Verbenaceae) atacada por un masticador y (D) plegada por un insecto pegador de hojas  
 175 (Fotografías B; C y D extraídas de Arguedas-Gamboa, 2007).

176

177 En el bosque Andino-Patagónico existe una gran diversidad de insectos defoliadores  
 178 que tienen altas tasas de herbivoría en las *Notofagáceas*. Incluso, en los últimos años se  
 179 ha registrado un incremento poblacional de algunos insectos defoliadores en numerosos  
 180 bosques de *Nothofagus* de la Patagonia (e.g. *Ormiscodes amphimone*; Paritsis *et al.*,  
 181 2012; Fuenzalida *et al.*, 2019). Los insectos defoliadores, pueden generar fuertes  
 182 impactos sobre sus plantas hospedadoras, reduciendo las superficies fotosintéticas, y  
 183 generando de esta manera, una menor incorporación de carbono por parte de los  
 184 individuos, y obligando a estos a generar estrategias para garantizar su supervivencia,  
 185 tales como la refoliación compensatoria de hojas, o el incremento de fenoles en las  
 186 hojas como respuesta de defensa de la herbivoría. (Fuenzalida *et al.*, 2019). Sin  
 187 embargo, se desconocen muchas otras especies de defoliadores, o aún no han sido  
 188 identificados taxonómicamente.



189 *Perzelia arda* (Clarke, 1978) (Lepidoptera: Depressariidae) es un insecto nativo que  
190 suele encontrarse en los bosques de la Familia Nothofagaceae de la Patagonia argentino-  
191 chilena. Estudios previos indican que, durante sus estadios larvales, esta especie de  
192 insecto suele consumir el interior de las semillas y las hojas de varias especies de esta  
193 familia (Cerda *et al.* 1982; Grandón, 1996). Por ello es considerada como la principal  
194 plaga de semillas de Nothofagaceae de Argentina y Chile (Carrillo & Cerda, 1987;  
195 Marchelli & Gallo, 1999). Estas larvas, además, utilizan seda para unir dos hojas que  
196 constituyen su principal fuente de alimento y refugio durante su desarrollo, aunque  
197 debido a su alta movilidad, si la larva sintiese alguna amenaza o el recurso se acaba,  
198 puede abandonar el refugio mediante la realización de un hilo de seda. En consecuencia,  
199 puede aterrizar en otra parte del árbol e incluso cambiar de planta hospedadora  
200 (Pietrantuono *et al.*, 2017). Según Carrillo y Cerda (1987), el daño causado por la  
201 alimentación de esta larva sobre sus árboles hospedadores podría causar una reducción  
202 en las tasas reproductivas y fotosintéticas, afectando su vigor y salud. Observaciones  
203 personales mostraron que los árboles atacados con estas larvas presentaban una  
204 afectación que daña casi en su totalidad la superficie foliar dejando las hojas con un  
205 aspecto senescente, como si fuese de otoño en pleno verano.

206 Además de los insectos defoliadores, hay otros agentes de daño como la presencia de  
207 hongos fitopatógenos o ácaros parásitos en sus plantas hospedadoras podrían modificar  
208 las propiedades químicas/ nutricionales y/o morfológicas de las hojas, alterando los  
209 comportamientos de sus insectos defoliadores (Clay *et al.*, 1985). Las hojas de  
210 *Nothofagus obliqua* pueden verse afectadas por la presencia de ácaros de la familia  
211 Eriophyoidea que ocasionan una erinosis notoria la cual se caracteriza por una especie  
212 de pilosidad de color rojizo, generalmente en la cara adaxial de la hoja, hasta el  
213 momento no se ha logrado identificar taxonómicamente el género de este patógeno  
214 (Quintero *et al.*, 2014; Medina, 2020). Si bien el impacto sobre los *Nothofagus* se cree  
215 mínimo, dado que la erinosis parecería no alterar la tasa fotosintética (Quintero *et al.*,  
216 2014) se desconoce cuál es su interacción con los insectos defoliadores.  
217 Particularmente, es de gran interés determinar si la erinosis causada por estos ácaros,  
218 puede potenciar el daño por herbivoría ocasionada por insectos.

219 Los factores abióticos también pueden afectar el estado sanitario de los bosques, ya que  
220 modifican la interacción entre los distintos componentes de estos ecosistemas. Ante un  
221 escenario de cambios climáticos globales y regionales, las interacciones agente-planta

222 hospedadora se verán alteradas. En el caso de los agentes de daño, se puede observar a  
223 través del impacto en su fisiología y comportamiento, o afectando a sus plantas  
224 hospedadoras (Bale, 2002). En consecuencia, ocurren modificaciones en las etapas de  
225 desarrollo (i.e. en la duración de sus ciclos de vida), alteraciones en las tasas de  
226 reproducción, de alimentación y supervivencia (Schoonhoven *et al.*, 2005). Las plantas  
227 también se ven afectadas en su fisiología, resultando afectados los niveles de resistencia  
228 al ataque de los herbívoros. En este sentido, resulta de gran interés realizar estudios que  
229 sirvan como punto de inicio para una mayor comprensión por ejemplo describir,  
230 determinar y jerarquizar las causas e interrelaciones entre los factores que desencadenan  
231 los procesos de deterioro y declinación de los bosques naturales (Aguayo *et al.* 2008)

232 Dentro de los factores abióticos más importantes que podrían afectar las interacciones  
233 entre los insectos herbívoros y sus plantas hospedadoras, podemos encontrar a la  
234 temperatura, la concentración de CO<sub>2</sub>, y la incidencia de los rayos UVB (McCloud &  
235 Berenbaum, 1994; Agrell *et al.*, 2000; O'Connor, 2009 Salgado-Luarte & Gianoli,  
236 2010). La temperatura influye en las tasas de herbivoría a través de efectos directos  
237 sobre la fisiología de los insectos herbívoros, la teoría predice que las tasas de  
238 herbivoría deberían aumentar exponencialmente con el aumento de la temperatura más  
239 rápidamente que la producción primaria, reduciendo la biomasa vegetal en pie a  
240 temperaturas más altas (Lemoine, 2014). Esto se debería a que a medida que las  
241 demandas metabólicas aumentan exponencialmente con el aumento de las temperaturas,  
242 los consumidores generalmente aumentan la ingesta de alimentos o en el caso de los  
243 generalistas cambian a dietas de mayor calidad para compensar los costos crecientes del  
244 metabolismo (O'Connor, 2009; Lemoine *et al.*, 2013).

245 En este trabajo, estudié cómo es el comportamiento alimenticio de *Perzelia arda*, con el  
246 propósito de determinar si diversos factores (como la temperatura y la presencia de un  
247 patógeno foliar) podían ocasionar una modificación en la herbivoría que ocasiona a sus  
248 plantas hospedadoras del género *Nothofagus* spp.

249

250 **Objetivo general**

251           Estudiar el comportamiento alimenticio de las larvas de *Perzelia arda* y su  
252 potencial impacto sobre especies de importancia maderera del Género *Nothofagus*,  
253 incluidas dentro de los planes de domesticación de especies nativas del INTA.

254

255 **Objetivos específicos**

256           1. Evaluar las preferencias alimenticias y tasa de consumo de la larva sobre las  
257 especies *Nothofagus obliqua*, *N. alpina*, *N. pumilio* y *N. antarctica*.

258           2. Determinar si diferentes condiciones de temperatura ambiental afectan la tasa de  
259 consumo alimenticio de la larva.

260           3. Determinar si la presencia/ausencia de un patógeno foliar, como los ácaros  
261 (Acari: Eriophyoidea) que causan erinosis en *N. obliqua*, altera la preferencia  
262 alimenticia por parte de *Perzelia arda*.

263

264 **Hipótesis y predicciones para el objetivo 1:** *Perzelia arda* se alimenta de diversas  
265 especies de árboles nativos y es capaz de realizar una elección. Por lo que se espera que,  
266 sus elecciones generen un gradiente de preferencias entre las cuatro especies de  
267 *Nothofagus* ofrecidas.

268 **Hipótesis y predicciones para el objetivo 2:** La temperatura afecta la tasa de consumo  
269 de la larva. Se espera que haya un mayor consumo foliar en el tratamiento de mayor  
270 temperatura.

271 **Hipótesis y predicciones para el objetivo 3:** La presencia de un ácaro en las hojas de  
272 *N. obliqua* altera la preferencia alimenticia de *P. arda*. Por lo cual, se espera que haya  
273 una preferencia y un mayor consumo sobre hojas de *N. obliqua* con presencia de ácaro  
274 debido a un aumento en su palatabilidad como consecuencia de la erinosis.

275

276

277

## MATERIALES Y MÉTODOS

278

### 279 Sistema de estudio

280 *Perzelia arda* es un lepidóptero perteneciente a la Familia Depressariidae. Esta Familia  
281 posee una amplia distribución mundial y está representada por alrededor de 2.300  
282 especies agrupadas en cerca de 150 géneros (Hodges 1998, Heikkilä *et al.* 2013). En  
283 Chile se conocen 28 especies que se ubican en 12 géneros, ocho de los cuales serían  
284 endémicos del país (Clarke 1978, Becker 1984; Urra 2014). En Argentina son escasos  
285 los trabajos que poseen como objeto de estudio insectos de esta familia, los cuales se  
286 encuentran focalizados en *Perzelia arda* (Marchelli & Gallo, 1999; Pietrantuono *et al.*,  
287 2017).

288 Su ciclo de vida es holometábolo (*i.e.* realiza un proceso de metamorfosis completa) y  
289 está en estrecha relación con el ciclo reproductivo de sus plantas hospedadoras, las  
290 cuales pertenecen al Género *Nothofagus*. Se ha registrado que en su dieta se incluyen  
291 varias especies de árboles de hojas deciduas de este género, tales como el raulí (*N.*  
292 *alpina*), roble pellín (*N. obliqua*), ñire (*N. antarctica*), lenga (*N. pumilio*) y hualo (*N.*  
293 *glauca*) (Grandon, 1996; Bauerle *et al.*, 1997).



294

295 **Figura 3.** Detalle de daño foliar causado por *Perzelia arda* en hojas de *Nothofagus*  
296 *obliqua*. (Foto. Dra. Pietrantuono)

297

298 Su desarrollo comienza durante las primeras semanas de noviembre, cuando la hembra  
299 adulta coloca sus huevos en las flores femeninas de su planta hospedadora. Durante la

300 realización de este estudio no he logrado fotografiar este estado de desarrollo. En el  
301 trabajo realizado por Cerda et al. (1982) los describe como transparentes con una  
302 coloración blanco-amarillenta; su forma es casi esférica y la superficie se observa  
303 prácticamente lisa. A medida que avanzan en su desarrollo son un poco más ovalados y  
304 su coloración se torna un tanto más oscuro. En la superficie se empieza a notar, cada vez  
305 con mayor claridad, un tipo de venación, la que se caracteriza por exhibir líneas  
306 longitudinales, las que confluyen en un mismo punto en ambos extremos de su diámetro  
307 mayor y líneas transversales mucho más cortas y perpendiculares cada dos líneas  
308 longitudinales. En el huevo la larva se encuentra doblada dorso-ventralmente, casi  
309 tocando el extremo posterior del abdomen con la cabeza. Presentan, en su diámetro  
310 mayor, un tamaño que fluctúa entre 0,29 a 0,33 mm y, en su diámetro menor, las  
311 dimensiones varían entre 0,12 a 0,24 mm (Cerda *et al.*, 1982; Donoso, 2006).

312 Las larvas comienzan su desarrollo dentro de las semillas comiéndose todo su  
313 contenido; esta etapa se inicia alrededor de la segunda a tercera semana de noviembre,  
314 culminando la primera semana de febrero aproximadamente. Durante el verano, la larva  
315 abandona la semilla vacía, dejando una pequeña perforación circular cuyo diámetro  
316 coincide con el ancho de la cabeza. En esta etapa, las larvas comienzan a alimentarse de  
317 hojas (**Figura 3**). A medida que transcurre el tiempo van aumentando su tamaño y  
318 cambian de color, pasando de un amarillo pálido a un verde intenso. Su longitud  
319 promedio fluctúa entre 0,74 a 11,88 mm, que corresponden al primer y último estadio  
320 respectivamente. En una larva de V estadio (último estadio larval), el ancho promedio  
321 de la cápsula cefálica es 1,54 mm; su mayor envergadura transversal, que es de 2,07 mm  
322 en promedio, entre el mesotórax y segundo segmento abdominal, estrechándose hacia el  
323 extremo posterior donde mide 1,0 mm en el último segmento. Presenta setas de las  
324 cápsulas cefálicas de colores café claro. La cabeza es más ancha que larga y mide 1,36 y  
325 1,07 mm respectivamente; hipognata, globosa, con dos suturas adfrontales y dos suturas  
326 epicraneales que parten del tronco epicraneal, Presenta seis ocelos a cada lado y un  
327 segmento antenal basal sobre ellos. Color café claro, excepto en el clípeo, labro, labios y  
328 palpos que son de color más claro y remarcados sus contornos con café oscuro. Los  
329 palpos maxilares presentan cuatro segmentos; las mandíbulas son simétricas. Al  
330 observarlo de frente, el labro es más ancho que alto y doblemente redondeado. El  
331 clípeo, visto en forma perpendicular al cuerpo de la larva, es más ancho que el labro y  
332 su ancho corresponde a aproximadamente tres veces el largo. El protórax presenta un

333 par de espiráculos de color café claro y de forma circular, con un diámetro de 0,11 mm.  
334 Las patas son de color café oscuro con uñas rojizas; pseudópodos de forma cilíndrica,  
335 presenta cinco pares en total, los cuatro primeros, que son del mismo tamaño (0,25 mm  
336 en promedio), se ubican en el 3°, 4°, 5° y 6° segmento abdominal, los crochets son de  
337 tipo uniserial biordinal circular. El último par, que es el más reducido en tamaño (0,21  
338 mm en promedio), se ubica en el último segmento y tiene crochets de tipo uniserial  
339 biordinal lateral penellipse. Las setas del cuerpo son primarias, se encuentran sobre  
340 bases de color café claro con una dimensión promedio de 0,93 mm (Cerde et al., 1982)  
341 Durante el estado larval, los individuos, pegan dos hojas quedando estas en el medio de  
342 ambas, para protegerse y alimentarse. (**Figura 3**) (Donoso, 2006).

343



344

345 **Figura 4.** V estadio larval de *Perzelia arda* (A= 2X; Foto. Dra. Pietrantuono)

346

347 Luego de alcanzar el máximo desarrollo larval ocurre su transformación a pupa a partir  
348 de la última semana de enero. Esta etapa finaliza los últimos días de septiembre.  
349 (**Figura 4**). La pupa tiene una coloración que va del rojizo al marrón oscuro. Presentan  
350 en su ancho y largo dimensiones que varían entre 1,58 a 2,71 mm y 5,14 a 7,71 mm,  
351 respectivamente. Las antenas se encuentran dobladas dorsiventralmente; entre estas se  
352 observan los cuernos y aparato bucal. Las alas se encuentran plegadas a ambos lados y  
353 cubriendo con sus extremos la parte ventral de la pupa. En el extremo posterior del  
354 abdomen poseen tres cremaster, los cuales los utiliza para fijarse en el capullo que  
355 forman las larvas en las hojas. (Cerde et al., 1982; **Figura 5**)



356

357 **Figura 5.** Pupa de *Perzelia arda* (A= 5X; Foto. Dra. Pietrantuono)

358

359 Finalmente, luego de un año se convierte en una polilla adulta. Durante el estado adulto,  
 360 estas polillas tienen la cabeza lisa, amplias alas (Navarrete Valdivia, 2006; **Figura 6**).  
 361 La hembra, en conjunto, es de color plateado brillante. Posee ojos compuestos y no  
 362 presenta ocelos. Las antenas tienen un largo promedio de 5,7 mm, son del tipo filiforme  
 363 y están compuestas de 90 artejos. Entre estas presentan dos apéndices que se asemejan a  
 364 cuernos, con una longitud aproximada de 2,30 mm. El ancho del tórax es de 1,30 mm en  
 365 promedio. Las alas presentan en sus márgenes cerdas que tienen un largo no mayor de  
 366 1,72 mm, y su extensión alar alcanza a 21,1 mm. Las patas presentan gran cantidad de  
 367 pelos. El abdomen y tórax con abundantes escamas.

368 El macho es más pequeño que la hembra y se diferencia de esta debido a una coloración  
 369 gris oscura con sectores plateados. Posee ojos compuestos y al igual que la hembra no  
 370 presenta ocelos. Las antenas son del tipo filiforme al igual que la hembra, pero poseen  
 371 30 artejos menos que ellas; teniendo estas una longitud promedio de 2,72 mm. Entre las  
 372 antenas se encuentran los cuernos, de una menor longitud que las hembras (1,7 mm). El  
 373 ancho promedio del tórax es de 1,12 mm. Y sus alas, al igual que las hembras están  
 374 cubiertas de gran cantidad de escamas alcanzando una extensión máxima de 15 a 16  
 375 mm. El abdomen y tórax presentan abundantes escamas (Cerde et al., 1982; Urra, 2020).

376 Los ejemplares utilizados en esta tesis fueron identificados taxonómicamente por la Dra.  
377 Pietrantuono y por el Sr. Francisco Urra, Curador del Área de Entomología del Museo  
378 Nacional de Historia Natural (Santiago, Chile).



379

380 **Figura 6.** Vista superior de un ejemplar adulto de *Perzelia arda* (Foto: Dra.  
381 Pietrantuono)

382

### 383 **Prácticas de manejo y control**

384 Actualmente no se han desarrollado medidas para controlar las poblaciones de *P. arda*.  
385 Sin embargo, se conocen varios enemigos naturales. Durante el estado larval se ve  
386 amenazada por parte de hongos e insectos parasitoides del orden Hymenoptera, dentro  
387 de los cuales se señalan a *Microplitis sp.* (Fam. Braconidae) y otras especies de la  
388 familia Eulophidae las cuales aún se encuentran en estudio para ser identificadas  
389 taxonómicamente. A su vez las pupas de *P. arda* pueden ser parasitadas por hongos  
390 pertenecientes al género *Bauveria sp.* (Fam. Moniliaceae), los cuales llegan a causar  
391 hasta un 65 % de mortalidad de las mismas (Aguayo *et al.* 2008; Pietrantuono, 2015).  
392 También se ha demostrado que insectos como la chaqueta amarilla (*Vespula germánica*  
393 (Hymenoptera: Vespidae)) pueden actuar como depredadores de *P. arda* ya que son  
394 capaces de localizar las larvas escondidas dentro del follaje (Pietrantuono *et al.*,2018).

395

396

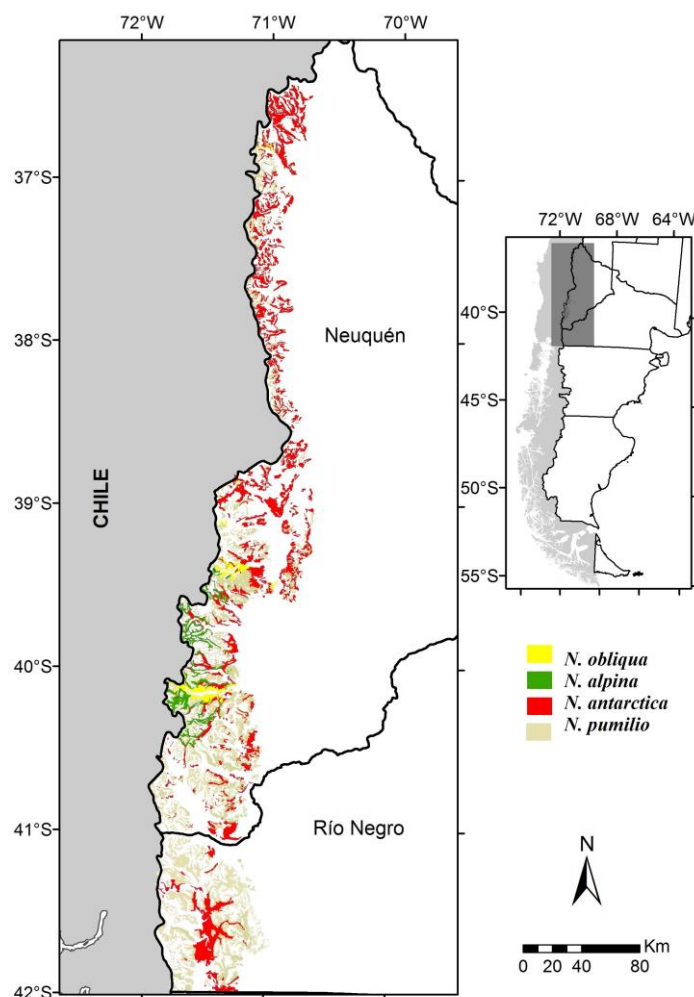


### 397 **Distribución**

398 La información que existe sobre su distribución es escasa, tanto en Chile como en  
 399 Argentina, pero se cree que es similar a la de sus plantas hospedadoras. En Argentina se  
 400 ha registrado la especie en forma muy abundante en los bosques cercanos a la ciudad de  
 401 San Martín de los Andes- cuenca del Lago Lácar y en el circuito turístico denominado  
 402 “Camino de los siete lagos” (Provincia de Neuquén) (Pietrantuono, 2015).

### 403 **Plantas hospedadoras**

404 En Argentina, *Perzelia arda* posee como plantas hospedadoras a las especies arbóreas  
 405 deciduas del género *Nothofagus*. Estas especies arbóreas se distribuyen en la zona  
 406 cordillerana de las provincias de Neuquén y Río Negro (**Figura 7**)



407

408 **Figura 7.** Mapa de distribución de las plantas hospedadoras de *Perzelia arda* (Mapa  
 409 realizado por Dra. Lantscher (IFAB-INTA EEA Bariloche).

410



411

412 **Figura 8. Plantas hospedadoras y mapa de distribución** (A) Raulí adulto en otoño,  
413 con detalle de hoja. (B) Ñire adulto, con detalle de hoja. (C) Roble pellín, con detalle de  
414 hoja. (D) Lengua en otoño, con detalle de hoja. (Fuente:  
415 <https://sib.gob.ar/especies?nombre=nothofagus>. Último ingreso: setiembre 2020).

416

417 Estudios previos han analizado las características nutricionales de las estas cuatro  
418 especies del Género *Nothofagus* (**Tabla 1**). Como se puede observar en la Tabla 1 los  
419 valores de los parámetros nutricionales son altamente variables.

420

421

422

423

424 **Tabla 1.** Características nutricionales de las hojas de las cuatro especies de *Nothofagus*  
 425 estudiadas (Material extraído de Pietrantuono 2015).

	Celulosa	Lignina	Hemicelulosa	Nitrogeno	Materia seca	Materia organica
<i>N. alpina</i>	19,0	13,3	21,2	2,0	93,5	95,0
<i>N. antarctica</i>	12,5	13,6	19,2	2,0	92,1	92,0
<i>N. obliqua</i>	16,1	11,1	19,0	2,1	93,8	91,5
<i>N. pumilio</i>	13,6	9,7	14,6	2,3	92,9	92,6

426

427

#### 428 *Nothofagus alpina* (Phil.) Dim. Et Mil. 1896

429 *Nothofagus alpina*, conocido vulgarmente como raulí, es un árbol monoico, caducifolio  
 430 de hasta 40 m de alto y su tronco puede alcanzar hasta 3 m de diámetro, frondoso  
 431 (**Figura 8A**, imagen tomada del Sistema de Información de Biodiversidad). La corteza  
 432 del tronco se caracteriza por presentarse agrietada longitudinalmente (Donoso *et al.*,  
 433 1990). Esta especie, ha visto mermada sus poblaciones principalmente por dos motivos:  
 434 cosecha indiscriminada de bosques adultos, y sustitución de renovals jóvenes para  
 435 efectuar plantaciones principalmente de *Pinus radiata*. Es una especie de gran valor  
 436 ecológico y económico. Con el propósito de conservar la especie y promover su cultivo  
 437 fuera del Parque Nacional Nahuel Huapi se comenzó un programa para estudiar su  
 438 diversidad genética (Gallo *et al.*, 2006).

439

#### 440 *Nothofagus antarctica* (G. Forster) Oerst 1871

441 *Nothofagus antarctica*, conocido vulgarmente como ñire o ñirre, es un árbol monoico,  
 442 caducifolio, de 15-20 m de alto, su tamaño varía según las condiciones de hábitat,  
 443 frecuentemente de tamaño arbustivo o achaparrado con troncos generalmente retorcidos  
 444 y con corteza rugosa. crece en la región patagónica de Argentina y Chile desde los 36°  
 445 30' hasta los 56° 00' S, Es capaz de desarrollarse en sitios donde otras especies del  
 446 género *Nothofagus* no pueden prosperar, como crecer en suelos pobremente drenados

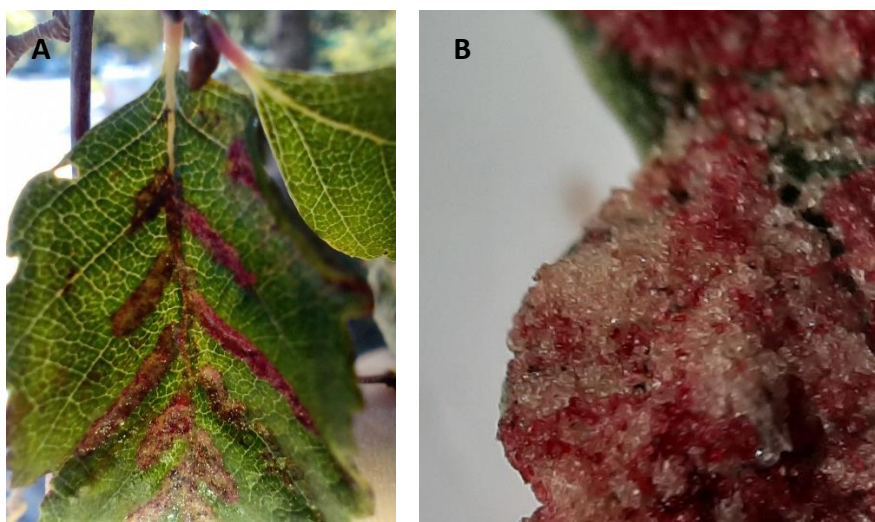
447 (vegas o turberas) o secos en el límite del ecotono con la estepa. Es una especie muy  
 448 versátil que actualmente no se encuentra amenazada (Gargaglionea *et al.*, 2013) (**Figura**  
 449 **8B** imagen tomada del Sistema de Información de Biodiversidad).

450

451 *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst 1871

452 *Nothofagus obliqua* conocido vulgarmente como roble pellín, es un árbol monoico,  
 453 caducifolio, de entre 30 – 40 m de altura y hasta dos metros de diámetro, muy frondoso  
 454 y con un follaje verde-claro (**Figura 8C** imagen tomada del Sistema de Información de  
 455 Biodiversidad). La corteza es variable y se caracteriza por el desprendimiento en  
 456 placas irregulares. Crecen normalmente en suelo franco arcillosos profundos y en suelos  
 457 trumao, derivado de cenizas volcánicas; sin embargo, puede crecer en suelos  
 458 pedregosos, sobre filos montañosos (Donoso *et al.*, 1990). Las hojas de estos árboles  
 459 pueden verse afectados por la presencia de un ácaro eriófido que produce erinosis en sus  
 460 hojas (agrandamiento de tricomas o pelos) manifestada como manchas coloradas  
 461 (Quintero *et al.*, 2014, Medina 2020). Actualmente es muy escasa la información sobre  
 462 este ácaro, se desconoce su clasificación taxonómica como así también la intensidad del  
 463 daño que le produce a la planta (Nieves-Aldrey y Grez- Museo Nacional de Historia  
 464 Natural- Madrid, España. Datos sin publicar) (**Figura 9**).

465



466

467 **Figura 9.** Hoja de roble pellín en la que se observa la erinosis causada por un ácaro  
 468 (Acari: Eriophyoidea). A) vista adaxial, B) vista a la lupa de la erinosis. 10X (Foto del  
 469 autor).

470 *Nothofagus pumilio* (Poep. Et Endl.) Krasse 1896.

471 *Nothofagus pumilio* conocido vulgarmente como lenga, es un árbol monoico y  
472 caducifolio de hasta 30 m de alto y 1,7 m de diámetro con una copa piramidal (**Figura**  
473 **8D** imagen tomada del Sistema de Información de Biodiversidad). Sin embargo, su  
474 tamaño decrece a medida que aumenta su distribución altitudinal hasta transformarse en  
475 un arbusto rastrero. La madera de lenga es reconocida por su alta calidad para la  
476 confección de muebles, utensilios, revestimiento de viviendas, es por ello que es  
477 ampliamente utilizada en construcción, carpintería y para la fabricación de tejuelas. Es  
478 considerada como una de las mejores maderas nacionales (Dimitri, 1972). En otoño sus  
479 hojas se vuelven de color rojizo; cayendo posteriormente, cuando adquiere dicha  
480 tonalidad, la montaña toma un imponente aspecto (Dimitri, 1972).

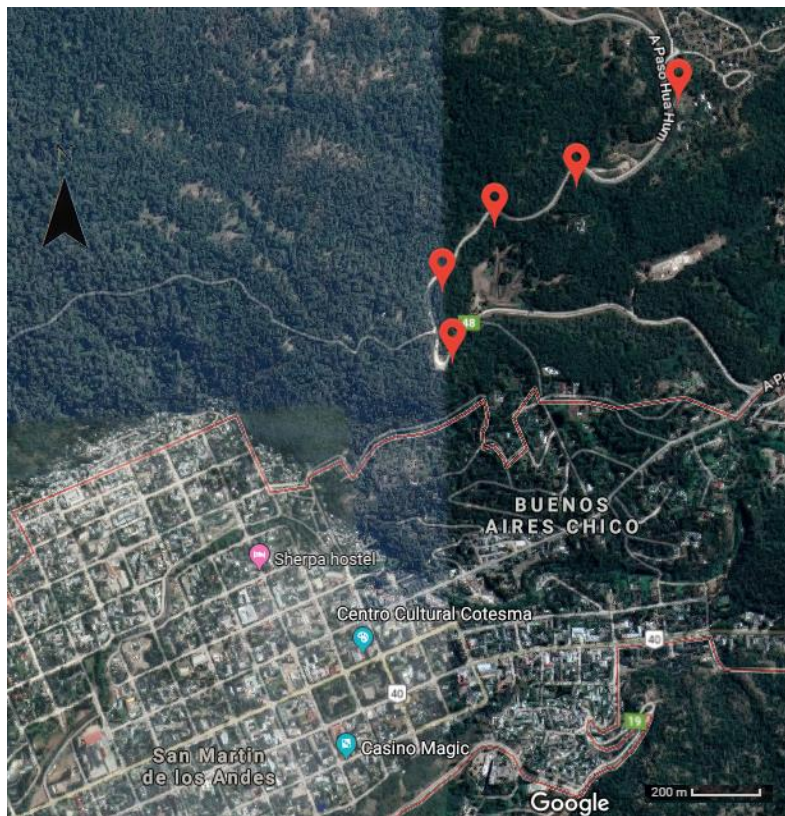
481

#### 482 **Sitios de muestreo**

483 Para realizar este estudio recolecté larvas de *P. arda* durante la temporada estival 2017-  
484 2018 en cinco sitios ubicados en las cercanías de la ciudad de San Martín de los Andes,  
485 provincia de Neuquén (40°10'00"S 71°21'00"O, 640 m s. n. m.). En esta zona la  
486 temperatura media anual ronda los 9,8 °C, siendo el mes de enero el más cálido del año  
487 registrándose una temperatura media de 21 °C. La precipitación media anual se  
488 encuentra en 1068 mm, siendo durante el mes de enero el momento más seco del año  
489 registrándose un promedio de precipitaciones de 31 mm (Servicio Meteorológico  
490 Nacional). Dentro de esta área, establecí cinco puntos de muestreo ubicados en las  
491 cercanías del paso Hua Hum, a la vera de la ruta Provincial N°48 (**Figura 9**). La zona  
492 de colecta se encuentra dentro del Bosque Andino- Patagónico. Además, de la  
493 predominancia de las especies forestales nativas, como las diferentes especies de  
494 *Nothofagus*, también es frecuente encontrar individuos de las siguientes especies: las  
495 exóticas “Guindo” (*Prunus cerasus* Rosales: Rosaceae) y “Retama” (*Cytisus scoparius*  
496 Fabales: Fabaceae) y las nativas, como la “Laura” (*Schinus patagonicus* Sapindales:  
497 Anacardeaceae) y el “Maqui” (*Aristotelia chilensis* Oxalidales: Elaeocarpaceae).

498





499  
 500 **Figura 9.** Imagen satelital que muestra los cinco sitios de muestreo dentro del bosque  
 501 Andino-Patagónico. (Fuente: Google Earth [https://earth.google.com/web/@-](https://earth.google.com/web/@-40.14925679,-71.34312271,737.39958377a,2134.83175284d,35y,0h,0t,0r)  
 502 [40.14925679,-71.34312271,737.39958377a,2134.83175284d,35y,0h,0t,0r](https://earth.google.com/web/@-40.14925679,-71.34312271,737.39958377a,2134.83175284d,35y,0h,0t,0r) ultimo  
 503 acceso: marzo 2020).

504

#### 505 **Colecta de insectos.**

506 En cada sitio de muestreo realicé, en forma manual, la colecta de larvas de *P. arda* que  
 507 se encontraban sobre ejemplares de *N. obliqua*. Coloqué a los individuos (de distintos  
 508 estadios larvales) en recipientes plásticos de 12 × 16 × 25 cm dentro de una  
 509 conservadora térmica que se encontraba a 22°C temperatura. Luego los trasladé hacia el  
 510 laboratorio de Fauna del IFAB (INTA-CONICET) en la ciudad de San Carlos de  
 511 Bariloche. Los insectos fueron mantenidos sobre hojas de roble pellín en un ambiente  
 512 semi controlado de temperatura y humedad (20± 2°C; HR: 40± 10%; ciclos de 12h  
 513 luz/oscuridad).

514 Para los experimentos, utilicé larvas que se encontraban en estadio V, previo al estado  
 515 de pupa, dichos estadios fueron identificados según sus características morfológicas,  
 516 eligiendo aquellos individuos que presentaran una coloración verde oscura y un tamaño  
 517 que rondara en un centímetro de largo, y aproximadamente dos milímetros de diámetro.

518 En el caso de las larvas que se encontraban en estadios larvarios previos al utilizado  
519 para los experimentos (estadios I; II; III; IV), las mismas fueron alimentadas con hojas  
520 de *N. obliqua* que se renovaban cada 24hs hasta alcanzar el estadio larvario necesario  
521 para los experimentos.

522

### 523 Selección de hojas para realización de experimentos.

524 Todas las hojas (de las especies de *Nothofagus* y de la planta control) utilizadas para la  
525 realización de mis experimentos, las obtuve del vivero del IFAB durante la temporada  
526 de verano 2017-2018 (**Figura 10**). El vivero cuenta con especímenes de las plantas  
527 utilizadas, desarrollados sin tratamientos adicionales de fertilización y sin pesticidas.  
528 Allí recolectaba las hojas e inmediatamente las utilizaba para los experimentos. Siempre  
529 utilicé los mismos cuatro individuos de cada especie. Al momento de elegir las hojas,  
530 tuve en consideración que no presentaran ningún tipo de rastro de herbivoría previa, ni  
531 presencia de hongos u otros organismos parásitos en las mismas, con excepción del  
532 experimento 3.

533 Todas las hojas fueron colectadas de ramas que se encontraban aproximadamente a 1,90  
534 mts del suelo, de árboles de similar tamaño (aprox 31 cm DAP, para Roble pellín, raulí  
535 y ñire y 19 cm DAP para lenga).

536



537

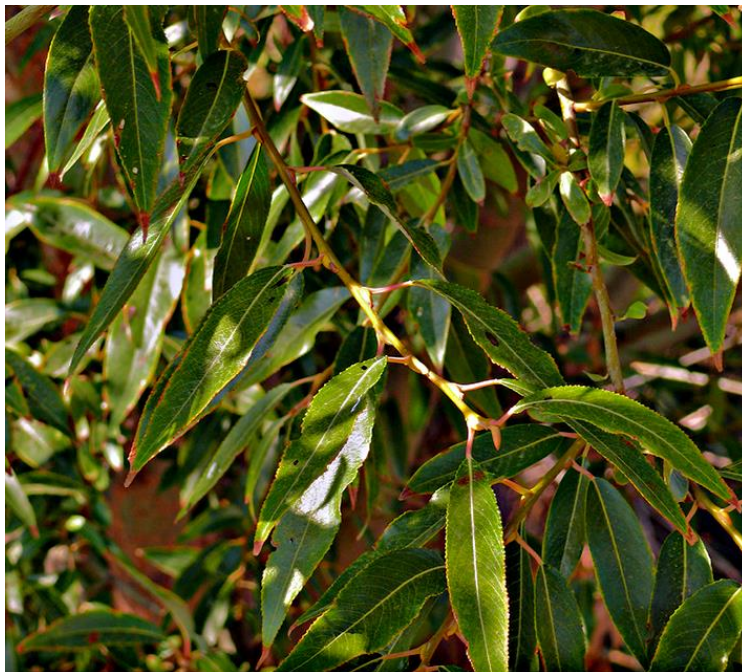
538 **Figura 10.** Vivero experimental IFAB (INTA-CONICET). (A) vista del ingreso al  
539 vivero. (B) vista del interior del vivero experimental donde se realizaron las colectas de  
540 las muestras foliares (Foto: del autor).

541

### 542 Diseño experimental

543 **Experimento 1- Estudio de la preferencia alimenticia de *P. arda* entre cuatro especies**  
544 **de *Nothofagus*.**

545 Para evaluar las preferencias alimenticias de *P. arda*, realicé una secuencia de pruebas  
546 de a pares bajo condiciones semi-controladas de temperatura y humedad ( $20 \pm 2^\circ\text{C}$ ,  
547  $40\% \pm 10\%$  HR; 12 h L:N). Utilicé esta metodología basándome en el trabajo realizado  
548 por Bruzzone & Corley (2011) demostraron que el diseño pareado, más usual en  
549 estudios con humanos, es el más apropiado para este tipo de ensayos. Sobre todo, si  
550 consideramos que el sujeto experimental pierde consistencia en las elecciones que  
551 realiza a medida que aumentan las opciones ofrecidas (DeShazo & Fermo 2002; Raffa  
552 2002). Especialmente, si los estímulos no son lo suficientemente diferentes. En estos  
553 ensayos, utilicé como estímulo alimenticio hojas de *N. alpina*, *N. antarctica*, *N. obliqua*,  
554 y *N. pumilio*. Para realizar el experimento busqué que el tamaño de las hojas que  
555 utilizaba como par de estímulos fuese similar en ambas especies. Mantuve la humedad  
556 de las hojas colocándolas sobre un cubo de espuma fenólica de célula abierta  
557 (comúnmente conocido como esponja oasis), el cual humedecí con 0,5 mL de agua.  
558 Como control utilicé hojas de *Salix babylonica*, dado que observaciones previas  
559 sugieren que la larva no se alimenta de ellas (**Figura 11**).



560

561

562 **Figura 11.** Hojas de sauce (*Salix babylonica*.) utilizadas como estímulo control para los  
563 ensayos de preferencia alimenticia (Foto: del autor).

564



565 Establecí en total, 10 combinaciones de pruebas de a pares, incluyendo el control (Tabla  
 566 1). Utilicé como arena experimental un recipiente plástico hermético (5 x 8 x 14 cm),  
 567 donde en cada extremo coloqué dos hojas por especie (debido a los hábitos pegadores  
 568 de la larva) (**Figura 12**), y en el centro de la arena coloqué un individuo del V estadio  
 569 larval en cada prueba (n=250).

570

571 **Tabla 2. Ensayos de a pares entre las especies de hospedadores.** La tabla muestra  
 572 con “X” las combinaciones de hojas de las distintas especies que se ofrecieron como  
 573 estímulo durante el experimento. Los recuadros negros indican las combinaciones que  
 574 no se realizaron.

	CONTROL	LENGA	ÑIRE	RAULÍ	ROBLE
CONTROL		X	X	X	X
LENGA			X	X	X
ÑIRE				X	X
RAULÍ					X
ROBLE					

575

576 Las variables respuesta fueron:

577 *Primera elección:* es la elección de cada individuo al inicio del experimento (*i.e.* sobre  
 578 qué especie se encontraba el individuo luego de 5 minutos de haber sido colocado en la  
 579 arena experimental).

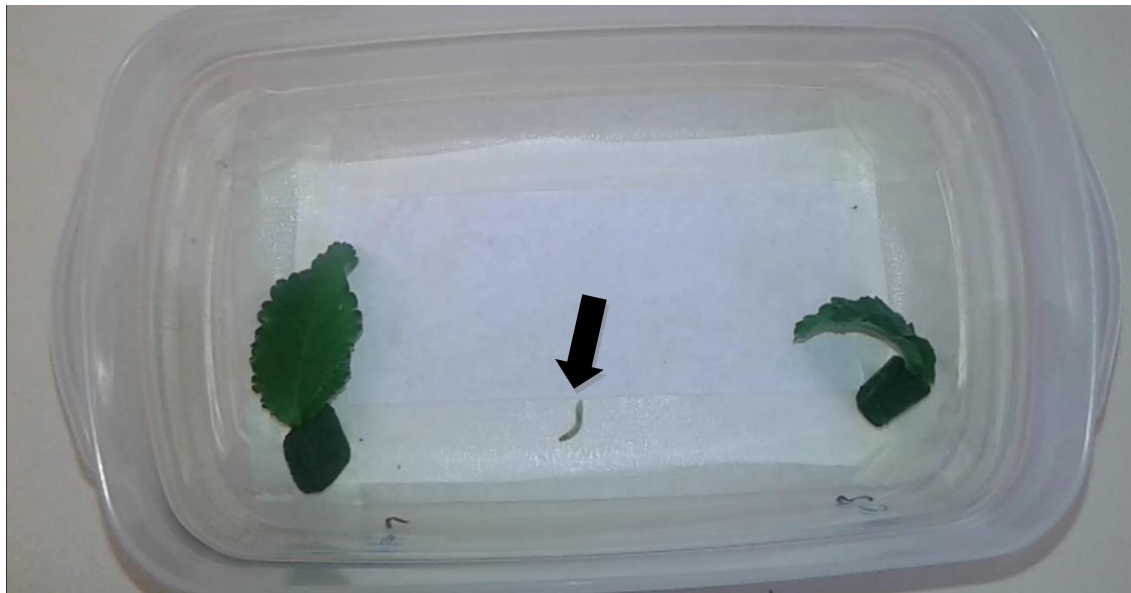
580

581 *Elección final:* es la elección de cada individuo luego de 24 hs de iniciado el  
 582 experimento. (*i.e.* sobre qué especie se encontraba el individuo al finalizar el  
 583 experimento).

584

585 *Consumo estimado:* Porcentaje de hoja consumida por individuo en cada hoja elegida:  
 586 Para esto cuantifique el consumo alimenticio de la larva de manera visual, asignándole  
 587 las siguientes categorías según el porcentaje de la hoja que se encontraba con rastros de  
 588 consumo: 0: 0%, 1: 1-6%, 2: 6-12%, 3: 12-25%, 4: 25-50%, 5: 50 -100%. En base a  
 589 estas categorías cualitativas calcule un índice de herbivoría (IH) para cada tratamiento,  
 590 siendo este:  $IH = \sum (n_i * i) / N$ , donde  $n_i$  es la frecuencia de las hojas por categoría,  $i$  es

591 la categoría de daño y N es el número total de ensayos por especie de planta, que  
592 finalmente exprese en porcentaje de hoja consumida (Domínguez *et al.*, 1989;  
593 Gramacho *et al.*, 2001; Cuautle & Rico-Gray, 2003; Dimarco *et al.*, 2004; Salgado-  
594 Luarte & Gianoli, 2010).



595  
596 **Figura 12.** Arena experimental utilizada para las pruebas de preferencia: los estímulos  
597 están en cada extremo del recipiente y el insecto se ubica en el medio de la arena  
598 indicado con una flecha. En este caso a la izquierda dos hojas de lenga y a la derecha  
599 dos hojas de ñire (Foto del autor).

600

### 601 **Análisis estadístico**

602 Utilicé una metodología de dos pasos para analizar los datos obtenidos en este  
603 experimento. Primero, evalué las decisiones tomadas por los insectos y realicé la escala  
604 de preferencias basándome en la primera elección de la larva y posteriormente en su  
605 elección a las 24 horas de iniciado el experimento. Para analizar los datos, utilicé el  
606 modelo *Elimination-By Aspects* (EBA) del paquete 'eba' en R 3.2.0 (R development  
607 Core Team 2019), que se ajusta a un modelo de elección probabilística (*multi-attribute*)  
608 por máxima probabilidad (Wickelmaier & Schmid, 2004). Esta función es ampliamente  
609 utilizada por los ecologistas en los estudios de comportamiento animal (Bradley &  
610 Terry, 1952; Critchlow & Fligner, 1991; Tsukida & Gupta, 2011; Pietrantuono *et al.*,  
611 2014, 2015, 2017, 2018; Fernández-Arhex *et al.*, 2017). Esta escala lineal expresa el  
612 grado de atracción o preferencia que muestra un sujeto experimental para cada una de  
613 las opciones. Los valores más altos en la escala indican una preferencia creciente, y los

614 valores más bajos indican rechazo. Para determinar si había diferencias entre la elección  
615 de la planta huésped en cada tratamiento, realicé una prueba de una muestra y dos  
616 muestras. En segundo lugar, analicé los datos del índice de herbivoría (para cada  
617 tratamiento) mediante una prueba de Wilcoxon para corroborar si la planta elegida es  
618 también la más consumida.

619

620 **Experimento 2- Efecto de la temperatura en el consumo de *P. arda* sobre las**  
621 **diferentes especies de *Nothofagus*.**

622 Para evaluar si la temperatura afecta el consumo alimenticio de *P. arda*, realicé una  
623 secuencia de pruebas bajo condiciones de temperatura controlada y con un ciclo  
624 lumínico de 12 horas L:N. Como alimento le ofrecí a cada individuo experimental,  
625 hojas de una de las cuatro especies de plantas hospedadoras: *N. alpina*, *N. antarctica*, *N.*  
626 *obliqua* y *N. pumilio* (ensayo *no-choice*). Mantuve la humedad de las hojas  
627 colocándolas sobre un cubo de esponja oasis, humedecido con 0,5 mL de agua corriente.  
628 Expuse a los insectos a tres temperaturas: 6°C, 22°C y 28°C (n=15 por especie de planta  
629 hospedadora y por temperatura), cuya variable respuesta fue el consumo de cada  
630 individuo a las 24 horas de iniciada la prueba. Para analizar el consumo de cada uno de  
631 los individuos, tomé fotos de todas las hojas al inicio del experimento y al finalizar el  
632 mismo, discriminando la posición en la que se habían colocado, de modo de poder  
633 evaluar el grado de herbivoría discriminando de qué lado se encontraban las hojas  
634 ofrecidas. Las hojas en las cuales su haz quedó en posición externa y su envés en  
635 posición interna se denominaron hoja “superior”, y las hojas en las cuales el haz quedó  
636 en posición interna y el envés externo, se denominó “inferior”. Las fotos fueron  
637 tomadas con un dispositivo de fabricación artesanal (**Figura 13**) que permitió registrar  
638 en todo momento, las mismas condiciones para que la escala de las fotos no se viera  
639 modificadas por la distancia al punto focal. Para el análisis de las imágenes (**Figura 14**)  
640 utilicé el programa informático ImageJ V 1.52<sup>a</sup> (Rasband, 2018). El cual en base a una  
641 escala programada calcula el área de una imagen (ver Abramoff *et al.*, 2004)

642

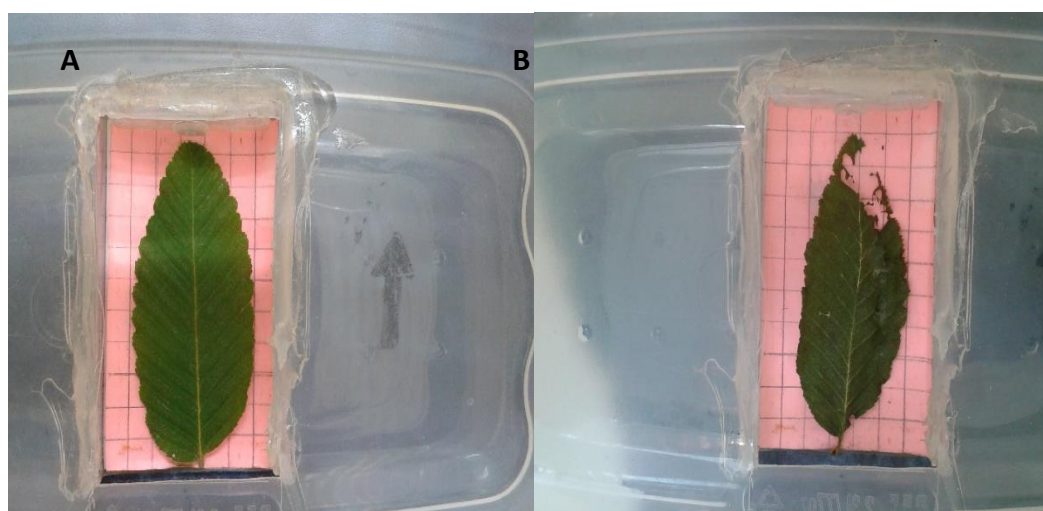


643

644 **Figura 13.** Dispositivo artesanal utilizado para la fotografía de muestras foliares al  
 645 inicio y final del experimento. (A) vista superior. (B) vista lateral (Foto del autor)

646

647



648

649 **Figura 14.** Hojas de raulí utilizadas para evaluar el consumo. (A) Hoja previa al inicio  
 650 del experimento. (B) Hoja luego de finalizado el experimento, a las 24 hs (Foto del  
 651 autor).

652

653 Luego de tomadas las fotos iniciales, coloqué dos hojas de la misma especie en un vaso  
 654 plástico (6,4 cm de diámetro x 6,9 cm de alto) (**Figura 15**), y entre ambas un individuo  
 655 del V estadio en cada prueba (n=180). Para evitar el escape de la larva, coloqué como  
 656 tapa un cuadrado de tela *voile* que a su vez permite la ventilación. Para garantizar una  
 657 temperatura constante y controlada durante todo el experimento, las muestras fueron  
 658 colocadas en una cámara de cría.

659



660

661 **Figura 15.** Arena experimental, se pueden observar la posición de las dos hojas *N.*  
662 *antarctica* colocadas sobre la esponja oasis. (Foto del autor)

663

664 **Análisis estadístico.**

665 Analicé el consumo de hojas (*CH*) utilizando el siguiente modelo lineal:

666

$$CH_{ijk} = Ep_i + T_j + (Ep + T)_{ij} + e_{ijk}$$

667 Donde  $CH_{ijk}$  es el área foliar total consumida (en  $cm^2$ ) por cada larva después de 48  
668 horas,  $Ep_i$  es la especie de planta hospedadora sobre la cual se colocó la larva y  $T_j$  es el  
669 tratamiento de temperatura (*i.e.* principal factor explicativo),  $(Ep + T)_{ij}$  es el término que  
670 representa la interacción entre ambos factores (Especie de planta hospedadora y  
671 temperatura), mientras que  $e_{ijk}$  es el error residual. Después de comprobar la normalidad  
672 y homogeneidad de la varianza de los modelos residuales, decidí transformar los datos  
673 con una transformación a raíz cuadrada (Zar, 1999). Los análisis los realicé en R 3.2.0  
674 (*R development Core Team, 2019*). Calculé y grafiqué las medias ajustadas para las  
675 interacciones utilizando el paquete R “phia”.

676

677 **Experimento 3-Determinar si la presencia de un patógeno foliar (Acari:**  
678 ***Eriophyoidea*) altera la preferencia alimenticia por parte de *Perzelia arda*.**

679 Para evaluar si *P. arda* elige hojas de *N. obliqua* con presencia del ácaro, realicé una  
680 secuencia de pruebas de a pares bajo condiciones semi-controladas de temperatura y  
681 humedad ( $20 \pm 2^\circ C$ ,  $40\% \pm 10\%$  HR; 12 h L:N). Para llevar a cabo estos ensayos,  
682 utilicé como estímulo hojas de roble pellín con evidencia de erinosis y hojas sanas.

683 Utilicé hojas de similar tamaño ( $4 \times 1,5 \text{ cm} \pm 0,5 \text{ cm}$ ) y para mantener su humedad las  
 684 coloqué sobre un cubo de espuma fenólica de célula abierta el cual humedecí con 0,5  
 685 mL de agua. Como control utilicé hojas de *Salix babylonica*.

686 Establecí tres combinaciones de pruebas de a pares en laboratorio, incluyendo el control  
 687 (**Tabla 3**). Coloqué los estímulos en los extremos de un recipiente plástico hermético ( $5$   
 688  $\times 8 \times 14 \text{ cm}$ ), y para dar inicio al experimento, puse en cada prueba ( $n=80$ ) un individuo  
 689 del V estadio en el centro de la arena experimental. Dicha metodología fue la misma  
 690 que la utilizada para el estudio de preferencia entre las especies del experimento 1.

691

692

693 **Tabla 3. Ensayos de preferencia por tipos de hojas.** Las combinaciones de a pares de  
 694 tipos de hojas realizadas durante el experimento, se indican con “x”. Los recuadros  
 695 negros indican las combinaciones que no se realizaron.

	ROBLE CON ACARO	ROBLE SIN ACARO	CONTROL
ROBLE C/ ACARO		X	X
ROBLE S/ ACARO			X
CONTROL			

696

697 **Análisis estadístico.**

698 Realicé pruebas de chi-cuadrado de una y dos muestras para la igualdad de proporciones  
 699 bajo la hipótesis nula de que  $H_{10}$ ) la proporción de opciones entre las hojas de *N.*  
 700 *obliqua* con y sin ácaro fue igual ( $p = 50\%$ ) y  $H_{20}$ ) las proporciones no variaron entre la  
 701 primera y la segunda elección 24 horas después. Utilicé la función “prop.test” en R  
 702 versión 3.2.0.

703

704

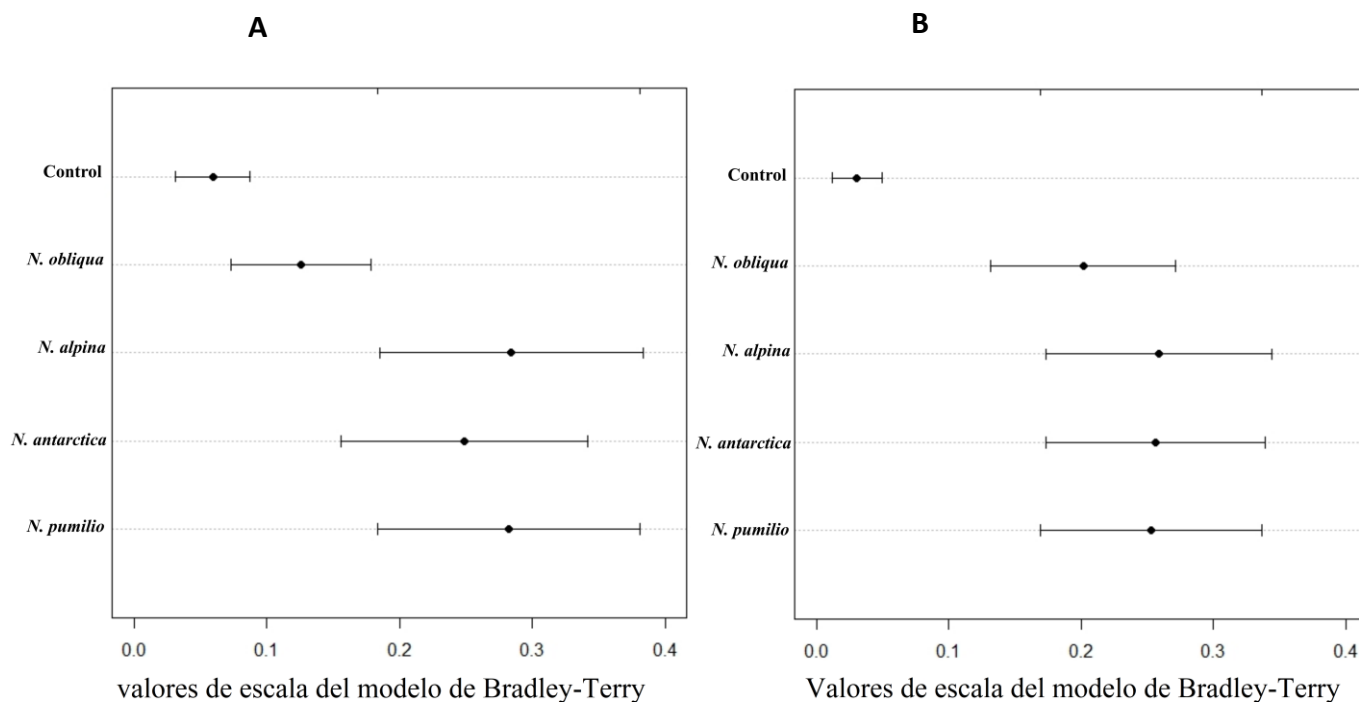
## RESULTADOS:

705 **Experimento 1. Estudio de la preferencia alimenticia de *P. arda* entre cuatro**  
 706 **especies de *Nothofagus*.**

707 Los resultados indican que *P. arda* realiza una elección al momento de seleccionar su  
 708 recurso alimenticio. El modelo utilizado, estableció que existe una escala de preferencia

709 entre las cinco plantas ofrecidas (i.e hospedadoras y no hospedadora). Cuando  
 710 analizamos la primera elección realizada entre las plantas hospedadoras, el modelo  
 711 indica que hay diferencias significativas ( $p = 0,034$ ) sin embargo este tipo de análisis no  
 712 nos permite determinar entre qué estímulos es la diferencia por ello realicé otros análisis  
 713 complementarios (ver abajo). En la escala se puede observar que las plantas más  
 714 preferidas fueron *N. alpina* y *N. pumilio* mientras que la planta no hospedadora fue  
 715 rechazada. Cabe mencionar que al registrar esta variable respuesta (1er elección)  
 716 algunas larvas no realizaron una elección es ese momento, pero esto sí ocurrió en el  
 717 transcurso de las 24 hs siguientes. Al analizar la variable respuesta 24hs más tarde, el  
 718 modelo establece que no hay diferencias significativas entre las plantas hospedadoras ( $p$   
 719  $= 0,541$ ) y el orden en la escala se mantiene al igual que el principio (**Figura 16 A, B**).

720



721

722 **Figura 16.** Escala de preferencias de alimentación de *Perzelia arda* por las cuatro  
 723 especies de *Nothofagus* hospedadoras y el control *Salix babylonica* (planta no  
 724 hospedadora). (A) Primera elección. (B) Elección final 24h después. Las líneas negras  
 725 indican un error estándar y los puntos, el valor medio para cada punto en el modelo  
 726 EBA.

727

728 Mediante los análisis complementarios (*one- sample* and *two-sample Test- Tabla 4*)  
729 pude analizar todas las comparaciones y determinar si la primera elección se modificaba  
730 24hs después. Se observan diferencias significativas en ciertas comparaciones. Para la  
731 primera elección (celdas en verde) por ejemplo: *N. obliqua* vs. *N. antarctica*, *N. alpina*  
732 vs. Control y *N. pumilio* vs. Control ( $P < 0,05$ ). Pero estas diferencias luego de las 24h  
733 de experimento (celdas en azul), solo se mantienen en las comparaciones de las plantas  
734 hospedadoras vs. el Control (última fila de la Tabla 3). Por lo tanto, si bien existe una  
735 escala de preferencia entre las plantas hospedadoras (i.e. un orden en la escala  
736 establecida por el modelo) no hay diferencias significativas entre ellas, todas las plantas  
737 hospedadoras le resultan igualmente atractivas entre sí.

738

739 **Tabla 4:** Resultados del ensayo de preferencia por especie hospedadora. En la diagonal  
740 superior (celdas verdes) de la matriz se observan los valores de “*one-sample test*” para  
741 la primera elección; mientras que en la diagonal inferior se encuentran los valores de  
742 “*two-sample test*” (celdas celestes) para la elección 24 hs después. En cada celda se  
743 incluyen los siguientes valores: el valor de la proporción estimada en porcentaje (P), el  
744 intervalo de confianza (95%), el valor de la prueba de Chi<sup>2</sup> y el p-valor. En las dos  
745 últimas filas incluimos el valor de la proporción estimada para las dos variables  
746 respuesta en las comparaciones entre las plantas hospedadoras y el control, se incluye el  
747 valor del chi<sup>2</sup> y el valor p entre paréntesis. Con un asterisco se marcan las  
748 comparaciones con diferencias significativas.

749



750

	<i>N. alpina</i>	<i>N. antarctica</i>	<i>N. obliqua</i>	<i>N. pumilio</i>
<i>N. alpina</i>		P= 41% IC=(0,22 – 0,64)	P= 67% IC= (0,45 – 0,83)	P= 58% IC=(0,36 – 0,77)
		$\chi= 0,53$ (p=0,467)	$\chi= 2,33$ (p=0,127)	$\chi= 0,47$ (p= 0,491)
<i>N. antarctica</i>	P= 48% IC= (-0,39 – 0,24)		P= 75% IC= (0,50 – 0,90)	P= 67% IC= (0,43 – 0,83)
	$\chi=0,17$ (p=0,676)		$\chi= 4,00$ (p= 0,046)*	$\chi= 2,00$ (p= 0,157)
<i>N. obliqua</i>	P= 42% IC= (-0,03 – 0,54)	P= 64% IC= (-0,17 – 0,39)		P= 37% IC= (0,19 – 0,59)
	$\chi=2,81$ (p=0,093)	$\chi= 0,54$ (p=0,460)		$\chi= 1,32$ (p= 0,251)
<i>N. pumilio</i>	P= 48% IC= (-0,20 – 0,39)	P= 44% IC= (-0,06 – 0,52)	P= 39% IC= (-0,32 – 0,27)	
	$\chi=0,42$ (p=0,515)	$\chi= 2,16$ (p=0,142)	$\chi= 0,02$ (p=0,879)	
<b>Nothofagus sp. vs. Control (Primera elección)</b>	13,5 (<0,001)*	1,5 (0,221)	3,24 (0,072)	19,17 (<0,001)*
<b>Nothofagus sp. Vs. Control (Elección luego de 24 h.)</b>	17,64 (<0,001)*	13,5 (<0,001)*	13,5 (<0,001)*	13,5 (<0,001)*

751

Sin embargo, al analizar el índice de herbivoría observé que la larva no consume a todas las especies de *Nothofagus* por igual. Existiendo, diferencias significativas entre ellas (IH promedio para *N. alpina* = 1,025; *N. pumilio* = 0,825, *N. antarctica* = 0,725 y *N. obliqua* = 0,575). El índice de herbívora varió según las especies que ofrecí como estímulo (por ejemplo: IH para *N. pumilio-control* = 0,5, mientras que *N. pumilio-N. alpina* = 1,2) (Tabla 5).

752

753 **Tabla 5:** Índice de herbivoría de las larvas *Perzelia arda* (%) sobre las cuatro especies  
754 de *Nothofagus* ofrecidas. Los valores que presenta la tabla corresponden a medias de  
755 consumo ( $\pm$  ES). Los asteriscos indican diferencias significativas.

Tratamiento	<i>N. obliqua</i>	<i>N. alpina</i>	<i>N. antarctica</i>	<i>N. pumilio</i>	Control	Wilcoxon	P valor
<i>N. obliqua</i> vs. <i>N. alpina</i> (n=24)	0,4 ± 3,5	0,7 ± 2,1	---	---	---	278,5	0,4552
<i>N. obliqua</i> vs. <i>N. antarctica</i> (n=26)	0,4 ± 2,3	---	0,9 ± 3,7	---	---	430	0,06466
<i>N. obliqua</i> vs. <i>N. pumilio</i> (n=23)	0,8 ± 1,8	---	---	0,9 ± 2,3	---	281	0,501
<i>N. alpina</i> vs. <i>N. antarctica</i> (n=23)	---	0,8 ± 1,9	0,6 ± 3,5	---	---	280,5	0,4895
<i>N. alpina</i> vs. <i>N. pumilio</i> (n=23)	---	0,8 ± 1,8	---	0,7 ± 1,7	---	303	0,8359
<i>N. pumilio</i> vs. <i>N. antarctica</i> (n=26)	---	---	0,9 ± 1,6	1,2 ± 2,5	---	301,5	0,4448
<i>N. alpina</i> vs. Control (n=25)	---	1,8 ± 3,4	---	---	0 ± 0	550	0,000000 1347*
<i>N. obliqua</i> vs. Control (n=24)	0,7 ± 2,1	---	---	---	0 ± 0	437,5	0,000543 *
<i>N. pumilio</i> vs. Control (n=24)	---	---	---	0,5 ± 2,5	0 ± 0	425	0,001174 *

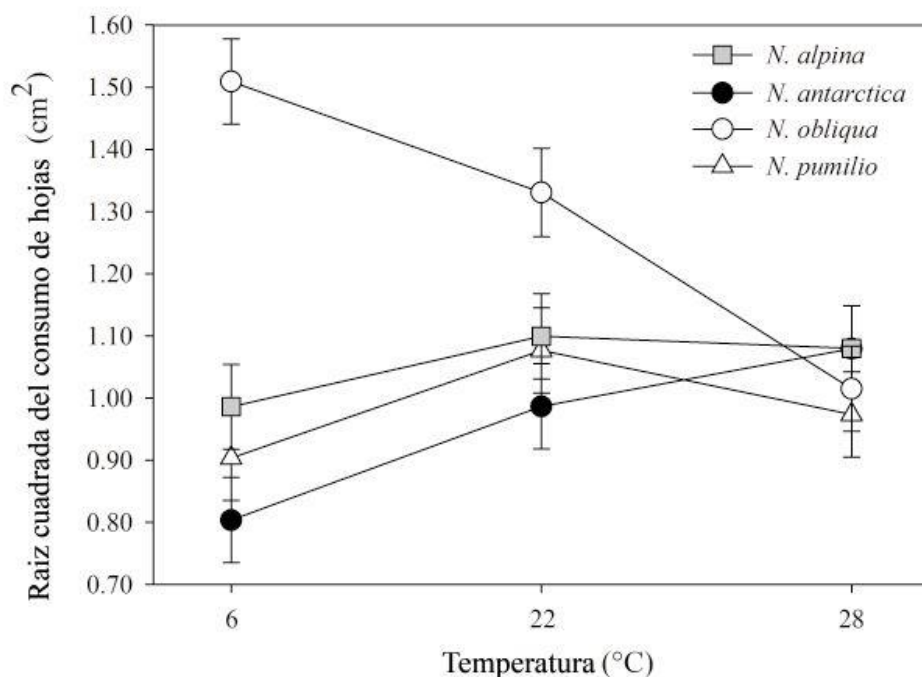
756

757

758 **Experimento 2. Efecto de la temperatura en el consumo de *P. arda* sobre las**  
759 **diferentes especies de *Nothofagus*.**

760 Los resultados obtenidos indican que hay una variación en el grado de consumo foliar  
761 según la temperatura y la especie de planta hospedadora. El modelo se ajustó a los datos  
762 con un coeficiente de determinación de moderado a bajo de  $R^2_{adj} = 0.28$  ( $p < 0,001$ ). Se  
763 evidencia que existe un efecto significativo en la interacción entre la temperatura y las  
764 especies de árboles ofrecidas ( $F_{6,167} = 5,09$ ,  $P < 0,001$ ). Particularmente, al evaluar el  
765 grado de consumo de las larvas en las hojas de *N. obliqua*, pude observar una tendencia  
766 decreciente en el grado de consumo a medida aumenta la temperatura de los  
767 tratamientos. Esta tendencia se vio solamente con el consumo de *N. obliqua*, mientras  
768 que con las otras tres especies de *Nothofagus* la tendencia el mayor grado de consumo

769 ocurre en la temperatura intermedia y no se modifica notablemente para la temperatura  
770 alta. (Figura 17).



771

772 **Figura 17.** Consumo foliar de *Perzelia arda* en las cuatro especies de plantas  
773 hospedadoras sometidas a tres niveles de temperatura. Interacción entre los tres niveles  
774 de temperatura y los cuatro tratamientos con hojas de *Nothofagus spp.* Los valores en el  
775 eje y se expresan en la escala transformada (raíz cuadrada) para los datos de consumo  
776 de hojas en cm<sup>2</sup>. Las barras son el error estándar de los coeficientes del modelo lineal.

777

778 **Experimento 3. Determinar si la presencia de un patógeno foliar (Acari:**  
779 **Eriophyoidea) altera la preferencia alimenticia por parte de *Perzelia arda*.**

780 No se observaron diferencias significativas en la preferencia entre hojas sanas y hojas  
781 con erinosis por parte de *P. arda*, ya sea para la primera elección ( $X^2=0$ ,  $p=1$ ) o para la  
782 elección final a las 24 hs ( $X^2=0,062$ ,  $p=0,803$ ). En el tratamiento control, la larva  
783 siempre elige las hojas de *N. obliqua*., La proporción de elección al comienzo del  
784 experimento es de  $P=72\%$  (IC= 0.52 – 0.86) ( $X^2=4,84$ ,  $p=0,028$ ) y mientras que 24hs  
785 después es de  $P=96\%$  (0,80 – 0,99) ( $X^2=21,16$ ,  $p<0,001$ ). Cabe señalar que la  
786 proporción no es del 100% para las hojas de roble pellín, ya que en ocasiones la larva no

787 realiza una elección. Por otra parte, el índice de herbivoría tampoco difirió entre los  
788 estímulos (IH para hojas sin ácaros = 0,9 vs. IH para hojas con erinosis = 0,7).

789

790

## DISCUSION

791 Los resultados obtenidos en las pruebas de preferencia indican que *Perzelia arda* elige a  
792 todas sus plantas hospedadoras en igual medida. sin embargo, el consumo (estimado  
793 mediante el índice de herbivoría) entre ellas es diferente incluso varía dependiendo del  
794 par de estímulos ofrecidos. Esto puede deberse a las composiciones nutricionales de las  
795 hojas ofrecidas (Gargaglionea *et al.*, 2013; Piper *et al.*, 2019). Es decir, si el alimento  
796 ofrecido es de una calidad nutricional similar entonces va a alimentarse en proporciones  
797 semejantes. En cambio, si los estímulos ofrecidos son muy diferentes, entonces  
798 posiblemente consume en mayor medida aquel recurso que le ofrece un menor aporte  
799 nutricional. Resultados similares fueron obtenidos por Amadio *et al.*, (2020) para la  
800 tucura *Dichroplus maculipennis* (Orthoptera: Melanoplinae) la cual es capaz de  
801 seleccionar sus recursos alimenticios y establece una dieta que varía de acuerdo con la  
802 oferta de recursos y la calidad nutricional de los mismos. Estudios previos, demostraron  
803 que hay una alta variabilidad de rasgos nutricionales entre las cuatro especies de  
804 *Nothofagus* que estudié e incluso dentro de los individuos de las especies *N. alpina* y *N.*  
805 *obliqua* (Pietrantuono 2015; Pietrantuono *et al.*, 2017). También demostraron que al  
806 evaluar las elecciones que realiza *P. arda* entre hojas de diferentes individuos de plantas  
807 hospedadoras (independientemente de si son hojas de *N. obliqua* o *N. alpina*) existe una  
808 relación positiva entre las preferencias de la larva y el contenido de celulosa (parámetro  
809 estimador de la dureza de la hoja) que presentaban las hojas. Ergo, si analizamos la  
810 preferencia a nivel de especie, es probable que *P. arda* pudiera no reconocer una  
811 diferencia marcada entre ellas debido a que quizás no hay una gran variabilidad de  
812 rasgos nutricionales entre los árboles utilizados para este ensayo. Por este motivo, las  
813 larvas de *P. arda* una vez que eligen su planta en muy pocas ocasiones cambian hacia  
814 otra. El hecho de que *P. arda* se alimenta en forma diferencial de las especies de  
815 *Nothofagus*, es un dato para tener en cuenta para la toma de decisiones al momento de  
816 desarrollar bosques implantados o recuperar zonas degradadas. En especial si  
817 consideramos que las elecciones de los herbívoros podrían ser diferentes según los  
818 requerimientos nutricionales del momento que están fuertemente influenciados por las

819 condiciones ambientales como mencionamos en la introducción (Shroff *et al.*, 2008;  
820 Deans *et al.*, 2016).

821 Durante el segundo experimento pude observar que la temperatura y la especie de planta  
822 hospedadora influyen sobre la cantidad de alimento consumido por las larvas. En este  
823 ensayo, considero que la temperatura ejerce su principal efecto sobre los insectos, ya  
824 que los estímulos ofrecidos para la alimentación de las larvas fueron hojas de plantas  
825 que crecieron bajo las mismas condiciones climáticas. Por lo tanto, es muy poco  
826 probable que haya grandes cambios en la fisiología y/o de niveles de defensas en las  
827 hojas ofrecidas. En líneas generales, se observa que a una temperatura de 22 ° C el  
828 consumo de hojas por fue mayor que a temperaturas bajas (6° C) o altas (28° C) para  
829 casi la totalidad de las especies ofrecidas como recurso. El mayor consumo de *P. arda*  
830 que se encontró fue para *N. obliqua* a una temperatura de 6° C. Este resultado puede  
831 deberse a que la especie *N. obliqua* no representa un recurso de alta calidad para la  
832 larva, especialmente en condiciones que indican el comienzo o el final de la temporada  
833 cuando las temperaturas medias son más bajas. Por lo tanto, estas larvas pueden haber  
834 aumentado su ingesta de alimentos en respuesta a un mayor requerimiento de nutrientes  
835 (Reynolds & Nottingham, 1985; Pum Lee & Roh, 2010; Kutz *et al.*, 2019).

836 La mayor herbivoría ocurre a temperaturas intermedias (22°C) esto indica que alrededor  
837 de estos valores se encuentra la temperatura óptima de forrajeo, ya que se ha visto que  
838 el incremento, o la disminución de la temperatura óptima afecta directamente a los  
839 índices de herbivoría de las especies (Scriber & Slansky, 1981). Este resultado puede  
840 ser el reflejo de la adaptación natural a las condiciones climáticas en las que se  
841 desarrolla. En la ciudad de San Martín de los Andes, la temperatura media del verano es  
842 de 21°C (Servicio Meteorológico Nacional), siendo durante esta estación el momento  
843 del año en el cual se encuentra *P. arda*, en estado larval.

844 El hecho de que no haya un elevado consumo en la temperatura más alta sugiere que un  
845 aumento de la temperatura no siempre se traduce en un aumento de la herbivoría. La  
846 disminución de la actividad herbívora a altas temperaturas puede deberse al estrés por  
847 calor y al agotamiento de la larva (Jactel *et al.*, 2019). Incluso, puede ser consecuencia  
848 de sus hábitos como insecto pegador de hojas, sobre todo si consideramos que las altas  
849 temperaturas aumentan la humedad relativa de las capsulas que forman entre las dos  
850 hojas, generando así un microclima que podría generar estrés a las larvas, pero no se ha

851 encontrado bibliografía que avale esta hipótesis. Exponer a las larvas a las temperaturas  
852 extremas (tratamiento baja y alta temperatura) que utilizamos, similares a las que  
853 experimenta un individuo en la naturaleza no son letales para los individuos, pero  
854 pueden producir daño celular que reduce la alimentación y, en última instancia, reduce  
855 el crecimiento y el tamaño final del individuo especialmente si se trata de una  
856 exposición crónica a períodos extremos de calor y desecación (Hochachka & Somero,  
857 2002; Sanford, 2002). En las condiciones climáticas actuales, los días en los cuales las  
858 larvas de *P. arda* pueden resultar expuestas a temperaturas extremas son escasos y  
859 discontinuos en el tiempo.

860 En base a estos resultados, se podría suponer que, bajo un contexto de calentamiento  
861 global - dependiendo en gran medida de la magnitud del evento- la herbivoría causada  
862 por *P. arda* no aumentará notablemente. Es posible que, en condiciones naturales,  
863 varios factores, además de las propiedades nutricionales y las condiciones ambientales,  
864 también influyan en el comportamiento de alimentación de estas larvas y la  
865 susceptibilidad de la planta huésped a la herbivoría (Pietrantuono *et al.*, 2017). Son  
866 necesarios trabajos a futuro para poder evaluar otros factores tales como la  
867 concentración de CO<sub>2</sub>, la incidencia de los rayos UVB y la combinación de estos, para  
868 poder comprender en detalle, como reaccionaría la especie ante un escenario de cambio  
869 climático.

870 Con relación al último objetivo de este estudio pude observar que la presencia de un  
871 patógeno foliar como el ácaro que causa erinosis en las hojas de *N. obliqua* no aumenta  
872 el consumo foliar por parte de las larvas. Este resultado no avala mi hipótesis original  
873 que suponía un aumento en la palatabilidad debido a la presencia del ácaro. En el  
874 trabajo realizado por Kluth y colaboradores (2001), demostraron que para algunas  
875 especies de coleópteros no existe una preferencia por plantas que se encuentren  
876 afectadas por otros patógenos, como tal, no hay un efecto sinérgico sobre el daño por  
877 herbivoría. Serían importantes futuras investigaciones que estudien en profundidad de  
878 las interacciones planta-patógeno-insecto y analizar el efecto que pueden tener en el  
879 estado sanitario del bosque, ya que *P. arda* puede actuar como dispersor del ácaro  
880 colaborando con el aumento de la abundancia y distribución del patógeno.

881

882

## CONCLUSIÓN GENERAL

883

884 Los resultados obtenidos en mi trabajo amplían el conocimiento existente sobre *P. arda*,  
885 un insecto muy poco estudiado que podría generar grandes problemas tanto en los  
886 bosques naturales como en bosques implantados e incluso en el desarrollo de ejemplares  
887 en condiciones de viverización .

888 Específicamente pude determinar que:

889 • *Perzelia arda*, elije por igual a las cuatro especies de *Nothofagus* ofrecidas por  
890 lo cual fue imposible realizar una escala de preferencia. Sin embargo, se observó  
891 que dependiendo de las opciones que tenga de alimentación, la larva consume de  
892 en cantidades diferentes a las distintas especies de *Nothofagus*.

893 • Las larvas de *Perzelia arda* presentan mayores consumos a 22°C, lo que  
894 indicaría que alrededor de estos valores se encuentran sus valores de forrajeo  
895 óptimo.

896 • Un patógeno foliar Acari: Eriophyoidea, no afecta la elección ni el consumo de  
897 *Perzelia arda*, por lo que no se podría utilizar como una medida de control  
898 biológico.

899 Realizar estudios que permitan una mejor comprensión de este insecto es fundamental  
900 para la conservación y preservación de los bosques de Nothofagaceas, especialmente si  
901 consideramos que no solamente puede afectar el desarrollo de los individuos sino  
902 también la reproducción de las especies por el daño que ocasiona al alimentarse de las  
903 semillas. Esta investigación proporciona una mejor comprensión de algunos aspectos de  
904 la biología y las interacciones de los insectos que habitan los bosques nativos. El estudio  
905 del comportamiento de alimentación de los insectos nativos del bosque andino  
906 patagónico proporciona información valiosa que puede utilizarse para el manejo de  
907 plagas y para el desarrollo de planes de conservación en estas y otras áreas del  
908 hemisferio sur donde están presentes especies de la familia Nothofagaceae. Sin  
909 embargo, aún faltan muchos trabajos por realizar en relación con los factores que  
910 podrían modificar las interacciones entre Planta-Animal, siendo estos muy escasos, o  
911 estar enfocados solo a uno de los factores intervinientes, un trabajo integral en relación  
912 a las modificaciones tanto comportamentales de los insectos, como adaptativas de las

913 plantas, podría ser de suma utilidad para entender los cambios globales que podrían  
914 generarse a raíz de distintos escenarios de cambio climático.

915

916

917



**AGRADECIMIENTOS**

918

919

920 Al IFAB (INTA-CONICET) por abrirme los brazos y prestarme sus instalaciones para  
921 poder realizar este estudio. A la Administración de Parques Nacionales- Parque  
922 Nacional Lanín por permitirme realizar mis muestreos.

923 A mis dos directoras, Vale y Ana, que le pusieron el cuerpo, la cabeza y el corazón a  
924 que esto saliera. Gracias por el aguante incondicional, y por sobre todas las cosas por la  
925 paciencia que me tuvieron. Gracias por ser los artífices de que esto sea posible, por  
926 creer en mí, y por ayudarme a levantarme en las tantas veces que me caí. No me  
927 alcanzan las palabras.

928 A Alejandro Aparicio (INTA EEA Bariloche), por ayudarme con la estadística.

929 A Emilia Amadio por ayudarme en momentos de desesperación durante los muestreos y  
930 escritura

931 A todo el grupo del GEPI, por sus criticas constructivas que ayudaron a mejorar mi  
932 trabajo.

933 A mis viejos, por haberme enseñado a no bajar nunca los brazos, y que ningún tropezón  
934 es caída, y que si me propongo algo, no existe nada que me detenga, gracias por estar  
935 siempre, por aguantar mis rabias, y mis angustias. GRACIAS VIEJA POR LEERME  
936 LOS APUNTES A LAS 2AM.

937 A mis hermanos, a Male, y Matz, por enseñarme a amar sin límites.

938 A mis abuelos, a Coca y Julio, por el “estudia, estudia, estudia”, por el aguante y el  
939 acompañamiento en mis aventuras frustradas en la gran ciudad.

940 A la Bióloga más importante de mi vida, la que allá por el 2008 me dijo “vos tenés que  
941 estudiar biología”, la TITITA, que a la distancia me dio una mano con el inglés, y me  
942 escuchó cuando estaba frustrado.

943 A toda la gran familia que me apoyó durante toda la carrera

944 A mi primo-amigo Cruz por las discusiones y los apuntes compartidos durante toda la  
945 carrera.

946 A los amigos de toda la vida, que me han acompañado a muestrear, se han quedado  
947 conmigo horas y están más ansiosos que yo, a Joaco, Santi y Fede.

948 A mi kumpita, compañero de aventuras políticas, religiosas, universitarias, y de la vida.  
949 Al que estuvo ahí en el último final al lado mío, y me acompaña desde hace un tiempo,  
950 en todo lo que hago, gracias Facu por siempre estar.

951 A Roberto, por enseñarme que un peronista, ante un problema, “se desgarró la camisa y  
952 le pone el pecho”.

953 A ELLA, la incondicional, mi compañera de vida, a Sofi, por estar en absolutamente  
954 todos los momentos en los que la necesite, por arroparme cuando estoy enfermo,  
955 sacarme una sonrisa cuando estoy alunado y llenarme de amor día tras día.

956 A todos los docentes de la carrera que me formaron.

957 A Perón por la universidad gratuita, que permite que casi dos millones de estudiantes  
958 puedan contribuir con la grandeza de la Patria, mientras se desarrollan como hombres y  
959 mujeres, sin importar de donde vengan.

960 A la Universidad Nacional del Comahue y particularmente al CRUB, no solo por  
961 haberme formado como profesional, sino por haberme formado como ciudadano, por  
962 haberme hecho una persona orgullosa de “haber caído en la universidad pública”, por  
963 haberme enseñado a poner a mis compañeros por encima mío, con todo lo que esto  
964 significo, y por haberme regalado las mejores personas que uno puede tener en su vida.

965 A todos, ETERNAMENTE agradecido.

966

967

**BIBLIOGRAFÍA:**

- 968
- 969 Abràmoff, M. D., P. J. Magalhães, and S. J. Ram. (2004). Image processing  
970 withImageJ. *Biophotonics Intern.* **11**: 36–42.
- 971 Agrell J, McDonald EP, Lindroth RL (2000) Effects of CO2 and light on tree  
972 phytochemistry and insect performance. *Oikos*, **88**: 259-272
- 973 Aguayo, Jaime & Ojeda, Andrea & Baldini, Aida & Martínez, Luis & Emanuelli,  
974 Patricio & Kirkendall, Lawrence & Sartori, Angelo. (2008). *Manual de Plagas y*  
975 *Enfermedades del Bosque Nativo en Chile.* FAO-CONAF
- 976 Aguilar, A. (1994). Principales tipos de daño ocasionados por insectos. En: Grandon,  
977 F.E. (1996). *Análisis fitosanitario de los Nothofagus de Chile, desde el punto de*  
978 *vista entomológico* (tesis de grado). Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.
- 979 Altmann SH. 2011. Insect folivore damage in *Nothofagus* Blume trees of central Chile and its  
980 association with bottom-up plant community attributes. *Ecologia Austral* 21: 121-133.
- 981 Amadio, M. E., Pietrantuono, A. L., Lozada, M. & Fernández-Arhex, V. (2020). Effect  
982 of plant nutritional traits on the diet of grasshoppers in a wetland of Northern  
983 Patagonia. *Int. J. Pest. Manage.*, 1-10 DOI: 10.1080/09670874.2020.1766156
- 984 Arguedas-Gamboa, M. (2007). Plagas y enfermedades forestales en Costa Rica. *Rev. For.*  
985 *Mes. Kurú*; **4**: 2215-2504.
- 986 Baldini, A. & Pancel, L. (2000). *Agentes de daño en el bosque nativo.* Ed. Universitaria.  
987 Chile. 408pp.
- 988 Bale, J.S., Masters, G.J., Hodkinson, I.D., *et al* (2002), Herbivory in global climate  
989 change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global*  
990 *Change Biology*, **8**: 1-16. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00451.x>
- 991 Barbosa, P. & Shultz, J. C. (1987). *Insect outbreaks.* Academic Press, New York, New  
992 York, USA.
- 993 Bauerle, P., Rutherford, P., & Lanfranco, D. (1997). Defoliadores de Roble (*Nothofagus*  
994 *obliqua*), Raulí (*N. alpina*), Coigue (*N. dombeyi*) y Lengua (*N. pumilio*). *Bosque*,  
995 **18**: 97-107.

- 996 Becker, V.O. (1984) Gelechioidea. In: Heppner, J. (ed.), Atlas of Neotropical  
997 Lepidoptera Checklist: Part 1. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, The  
998 Netherlands. 112 pp.
- 999 Bradley, R. A. & Terry, M. E. (1952). Rank analysis of incomplete block designs. I. The  
1000 method of paired comparisons. *Biometrika*, **39**: 324-345.
- 1001 Bruzzone OA & JC Corley. (2011). Which is the best experimental design in animal  
1002 choice test? *Animal Behavior* **82**:161-169.
- 1003 Carrillo, R. & Cerda, L. (1987). Zoofitófagos en *Nothofagus* chilenos. *Bosque*, **8**, 99-  
1004 103.
- 1005 Carson, W. P. & Root, R. B. (2000). Herbivory and plant species coexistence:  
1006 community regulation by an outbreaking phytophagous insect. *Ecol Monogr.*, **70**:  
1007 73-99. doi:[10.1890/0012-9615\(2000\)070\[0073:HAPSCC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2000)070[0073:HAPSCC]2.0.CO;2)
- 1008 Cerda, L., Cruz, C. & Donoso, M. (1982). Ciclo biológico del microlepidóptero  
1009 defoliador de semilla de Raulí (*Nothofagus alpina* (Poepp. et Endl) Oerst.)  
1010 Prospección Nacional Sanitaria Forestal, CONAFUACH. Facultad de Ingeniería  
1011 Forestal, Universidad Austral de Chile, Valdivia. Serie técnica 60: 70 pp.
- 1012 Ciesla, W. M. (2011). Forest Entomology. Wiley Blackwell. Oxford, United States.  
1013 442pp.
- 1014 Clarke, J. F. (1978). New genera and species of Oecophoridae from Chile. Smithsonian  
1015 contribution to zoology N° 273. 92pp
- 1016 Clay, K., Hardy, T. N., & Hammond, A. M. (1985). *Fungal endophytes of grasses and*  
1017 *their effects on an insect herbivore. Oecologia*, **66(1)**: 1-5.
- 1018 Coulson, R. & Witter, J. (1990). Entomología Forestal. Ecología y Control. Ed. Limusa  
1019 S.A. Ciudad de Mexico. Mexico. 751pp.
- 1020 Critchlow, D. E. & Fligner, M. A. (1991). Paired comparison, triple comparison and  
1021 ranking experiments as generalized linear models, and their implementation in  
1022 GLIM. *Psychometrika*, **56**: 517-533.

- 1023 Cuautle, M. & Rico-Gray, V. (2003). The effect of wasps and ants on the reproductive  
1024 success of the extrafloral nectaried plant *Turnera ulmifolia* (Turneraceae). *Funct.*  
1025 *Ecol.*, **17**: 417-423.
- 1026 Deans, C. A., Behmer, S. T., Fiene, J. & Sword, G. A. (2016). Spatio-Temporal,  
1027 Genotypic, and Environmental Effects on Plant Soluble Protein and Digestible  
1028 Carbohydrate Content: Implications for Insect Herbivores with Cotton as an  
1029 Exemplar. *J Chem. Ecol.*, **42**: 1151-1163. [https://doi.org/10.1007/s10886-016-](https://doi.org/10.1007/s10886-016-0772-1)  
1030 [0772-1](https://doi.org/10.1007/s10886-016-0772-1).
- 1031 DeShazo JR & G Fermo. (2002). Designing choice sets for stated preference methods:  
1032 The effects of complexity on choice consistency. *Journal of Environmental*  
1033 *Economics and Management* **44**: 123-143.
- 1034 Dimarco, R., Russo, G. & Farji-Brener, A. G. (2004). Patrones de herbivoría en seis  
1035 especies leñosas del bosque templado de América del sur: evidencia preliminar a  
1036 favor de la hipótesis del balance carbono nutrientes. *Ecol. Aust.*, **14**: 39-43.
- 1037 Dimitri, M. (1972). La región de los bosques Andino-Patagónicos. Sinopsis general.  
1038 Colección Científica Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, 10.
- 1039 Domínguez, C. A; Dirzo, R. & Bullock, S. H. (1989). On the function of floral nectar in  
1040 *Croton suberosus* (Euphorbiaceae). *Oikos*, **56**: 109-114.
- 1041 Donoso C. (2006). Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina  
1042 Autoecología. Marisa Cuneo Ediciones, Chile. 678pp.
- 1043 Donoso, C., Morales, J. & Romero, M. (1990). Hibridación natural entre roble  
1044 (*Nothofagus obliqua*) (Mirb) Oerst. y raulí (*N. alpina*) (Poepp. & Endl.) Oerst, en  
1045 bosques del sur de Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, **63**: 49-60.
- 1046 Fernández-Arhex, V., Amadio, M. E. & Bruzzone, O. A. (2017). Cumulative effects of  
1047 volcanic ash on the food preferences of two Orthopteran species. *Insect Sci.*,  
1048 **24(4)**: 640-646.
- 1049 Fuenzalida T I, Hernández-Moreno A, Piper F I, (2019) Secondary leaves of an  
1050 outbreak-adapted tree species are both more resource acquisitive and more  
1051 herbivore resistant than primary leaves, *Tree Physiology*, **39(9)**: 1499–1511,  
1052 <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz083>

- 1053 Gallo, L. A., Marchelli, P., Azpilicueta, M. M., & Crego, P. (2006). El uso de  
1054 marcadores genéticos en el género *Nothofagus* con especial referencia a Raúl y  
1055 Roble. *Bosque*, **27(1)**: 3-15.
- 1056 Gentili M & P Gentili. 1988. Lista comentada de los insectos asociados a las especies  
1057 sudamericanas del género *Nothofagus*. En: Monografías de la Academia Nacional  
1058 de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Simposio sobre *Nothofagus*.
- 1059 Gargaglionea, V; Peri, P L & Rubioc, G. (2013). Partición diferencial de nutrientes en  
1060 árboles de *Nothofagus antarctica* creciendo en un gradiente de calidades de sitio  
1061 en Patagonia Sur. *Bosque (Valdivia)*. 2013, **34(3)**:291-302
- 1062 Gramacho, M; Santander, T. & Farji-Brener, A. G. (2001). Efectos de la herbivoría  
1063 sobre la cantidad de óvulos en *Loasa speciosa* (Loasaceae). *Rev. Biol. Trop.*, **49**:  
1064 513-516.
- 1065 Grandon, F. E. (1996). *Análisis fitosanitario de los Nothofagus de Chile, desde el punto*  
1066 *de vista entomológico* (tesis de grado). Universidad Austral de Chile, Valdivia,  
1067 Chile.
- 1068 Harper, J.L. (1969). The role of depredation in vegetational diversity. Brookhaven  
1069 Symposia in Biology, **22**:48–62.
- 1070 Heikkilä, M, M. Mutanen, M, Kekkonen & L. Kaila (2013) Morphology reinforces  
1071 proposed molecular phylogenetic affinities: a revised classification for  
1072 Gelechioidea (Lepidoptera). *Cladistics* (**2013**): 1–27
- 1073 Hochachka, P. W. & Somero, G. N. (2002). Biochemical adaptation: mechanism and  
1074 process in physiological evolution. Oxford University Press, Oxford, UK.466pp
- 1075 Hodges, R. W. (1998) The Gelechioidea, pp. 131-158. In: Kristensen, N. (ed.),  
1076 Lepidoptera, Moths and Butterflies 1. Handbuch der Zoologie/Handbook of  
1077 Zoology. Walter de Gruyter, Berlin y New York. 491 pp.
- 1078 Instituto Nacional de Tecnologías Agropecuarias. (2015). *Domesticación y*  
1079 *mejoramiento de especies forestales*. Recuperado del sitio de internet del  
1080 Ministerio de Agroindustria: [http://www.minagri.gob.ar/new/0-](http://www.minagri.gob.ar/new/0-0/forestacion/_archivos/_biblioteca/domesticacion-y-mejoramiento-de-especies-forestales.pdf)  
1081 [0/forestacion/\\_archivos/\\_biblioteca/domesticacion-y-mejoramiento-de-especies-](http://www.minagri.gob.ar/new/0-0/forestacion/_archivos/_biblioteca/domesticacion-y-mejoramiento-de-especies-forestales.pdf)  
1082 [forestales.pdf](http://www.minagri.gob.ar/new/0-0/forestacion/_archivos/_biblioteca/domesticacion-y-mejoramiento-de-especies-forestales.pdf). Fecha de ingreso: marzo 2018

- 1083 Jactel, H., Koricheva, J. & Castagneyrol, B. (2019). Responses of forest insect pests to  
1084 climate change: not so simple. *Curr. Opin. Insect Sci.*, **35**: 103-108.
- 1085 Janzen, D.H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. The  
1086 American Naturalist, **104**:501–526.
- 1087 Kluth, S., Kruess, A. & Tschardtke, T. (2001). Interactions between the rust fungus  
1088 *Puccinia punctiformis* and ectophagous and endophagous insects on creeping  
1089 thistle. *J. Appl. Ecol.*, **38**: 548-556.
- 1090 Kutz, T. C., Sgrò, C. M. & Mirth, C. K. (2019). Interacting with change: Diet mediates  
1091 how larvae respond to their thermal environment. *Funct. Ecol.*, **33**(10): 1940-  
1092 1951.
- 1093 Lanfranco, D. & Ruiz, C. (2010). Entomología Forestal en Chile. Facultad de Ciencias  
1094 Forestales, Universidad Austral de Chile. Ediciones UACH. Valdivia, Chile.  
1095 486pp.
- 1096 Lanfranco, D., Rojas, E. & Ruiz, C. (1999). Insect Defoliators of *Nothofagus obliqua*  
1097 (Roble) in South Chile: Two Years Monitoring Species and Their Damage.  
1098 Proceedings: integrated management and dynamics of forest defoliating.  
1099 Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Research Station.
- 1100 Lemoine N.P, Burkepile D.E, Parker J.D. (2014). Variable effects of temperature on  
1101 insect herbivory. *PeerJ* **2**: 376 <https://doi.org/10.7717/peerj.376>
- 1102 Lemoine, N.P., Drews, W.A., Burkepile, D.E. and Parker, J.D. (2013), Increased  
1103 temperature alters feeding behavior of a generalist herbivore. *Oikos*, **122**: 1669-  
1104 1678. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00457.x>
- 1105 Marchelli, P & Gallo, L. A. (1999). Annual and geographic variation in seed traits of  
1106 Argentinean populations of southern beech *Nothofagus nervosa* (Phil.) Dim. et  
1107 Mil. *Forest. Ecol. Manag.*, **121**(3): 239-250.
- 1108 McCloud E.S, Berenbaum M.R (1994) Stratospheric ozone depletion and plant-insect  
1109 interactions: effects of UVB radiation on foliage quality of *Citrus jambhiri* for  
1110 *Trichoplusia ni*. *Journal of Chemical Ecology*, **20**: 525-539.

- 1111 McQuillan, P. B. (1993). *Nothofagus* (fagaceae) and its invertebrate fauna- an overview  
1112 and preliminary synthesis. *Biol. J. Linn. Soc.*, **49**: 317-354.
- 1113 Medina, A. A. (2020). El roble de Neuquén un gigante bajo la lupa botánica. Desde la  
1114 Patagonia difundiendo saberes, **17 (29)**: 42-48.
- 1115 Navarrete Valdivia, W. A. (2006). Caracterización entomológica de renovales de  
1116 *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser (Comuna de Empedrado, VII Región). Tesis de  
1117 Ingeniero forestal, Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Forestales Escuela  
1118 de Ciencias Forestales, Depto. de Silvicultura. Santiago, Chile. 84pp.
- 1119 O'Connor, M. I. (2009). Warming strengthens an herbivore–plant interaction. *Ecology*,  
1120 **90**: 388-398. doi:[10.1890/08-0034.1](https://doi.org/10.1890/08-0034.1)
- 1121 Paritsis, J. & Veblen, T.T. (2010) Temperature and foliage quality affect performance of  
1122 the outbreak defoliator *Ormiscodes amphimone* (F.) (Lepidoptera: Saturniidae) in  
1123 northwestern Patagonia, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 83: 593-  
1124 603.
- 1125 Paritsis, J., Quintero, C., Kitzberger, T. & Veblen, T. T. (2012). Mortality of the  
1126 outbreak defoliators *Ormiscodes amphimone* (Lepidoptera: Saturniidae) caused by  
1127 natural enemies in northwestern Patagonia Argentina. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, **85**:  
1128 113-122.
- 1129 Pietrantuono, A. L., Fernández-Arhex, V. & Bruzzone, O. A. (2012). Los insectos del  
1130 bosque andino patagónico Serie Técnica: Manejo Integrado de Plagas Forestales  
1131 José Villacide y Juan Corley (editores). INTA. Cuadernillo n° 16, 11 pp
- 1132 Pietrantuono, A. L. (2015). Preferencias de hospedador y hábitat de insectos fitófagos  
1133 asociados a *Nothofagus* spp. (Tesis Doctoral). San Carlos de Bariloche  
1134 (Argentina), Universidad Nacional del Comahue.
- 1135 Pietrantuono, A. L., Bruzzone, O. A. & Fernández-Arhex, V. (2017). The role of leaf  
1136 cellulose content in determining host plant preferences of three defoliating insects  
1137 present in the Andean-Patagonian forest. *Aust. Ecol.*, **42 (4)**: 433-441.
- 1138 Pietrantuono, A. L., Enriquez A. S., Fernández-Arhex, V. & Bruzzone, O. A. (2015).  
1139 Substrates requirement for pupation on sawfly *Notofenusa surosa* (Hymenoptera:  
1140 Tenthredinidae). *J. Ins. Behav.* **28**: 257-267.



- 1141 Pietrantuono, A. L., Fernández-Arhex, V. & Bruzzone, O. A. (2014). First study of  
 1142 host-plant preferences of *Sinopla perpunctatus* (Hemiptera: Acanthosomatidae) a  
 1143 stink bug from Andean-patagonic forest. *Fla. Entomol.*, **97(2)**: 534-539.
- 1144 Pietrantuono, A. L., Moreyra, S., Lozada, M. (2018). Foraging behaviour of the exotic  
 1145 wasp *Vespula germanica* (Hymenoptera: Vespidae) on a native caterpillar  
 1146 defoliator. *B. Entomol. Res.*, **108 (3)**: 406-412.
- 1147 Pietrantuono, A. L.; Fernández-Arhex, V. (2018). Insectos herbívoros nativos de la  
 1148 Patagonia Su importancia y rol en los ambientes naturales. *Presencia*, 70: 31–35.
- 1149 Piper F I., Gundale M J, Fajardo A. (2015) La defoliación extrema reduce el  
 1150 crecimiento de los árboles pero no el almacenamiento de C y N en una especie de  
 1151 hoja caduca de invierno, *Annals of Botany*. **115 (7)**:1093–1103, [https :  
 1152 //doi.org/10.1093/aob/mcv038](https://doi.org/10.1093/aob/mcv038)
- 1153 Piper, FI , Gundale, MJ , Fuenzalida, T. y Fajardo, A . (2019). La resistencia de los  
 1154 herbívoros en especies congénéricas y simpátricas de *Nothofagus* no está  
 1155 relacionada con el hábito foliar . *Revista estadounidense de botánica* **106 ( 6 )**:  
 1156 788 - 797
- 1157 Pum Lee, K. & Roh, C. (2010). Temperature-by-nutrient interactions affecting growth  
 1158 rate in an insect ectotherm. *Entomol. Exp. Appl.*, **136 (2)**: 151-163.
- 1159 Quintero, C., Garibaldi, L. A., Grez, A., Polidori, C. & Nieves-Aldrey, J. L. (2014).  
 1160 Galls of the Temperate Forest of southern South America: Argentina and Chile.  
 1161 In: Fernandes, G.W., Santos, J.C. (Eds.), *Neotropical Insect Galls*. Springer 406–  
 1162 429.
- 1163 R Development Core Team. (2019). R: A language and environment for statistical  
 1164 computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.  
 1165 <http://www.r-project.org/index.html>
- 1166 Raffa KF, Havill NP & EV Nordheim. (2002). How many choices can your test animal  
 1167 compare effectively? Evaluating a critical assumption of behavioral preference  
 1168 test. *Oecologia* **133**: 422-429.
- 1169 Rasband, W.S., ImageJ, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA,  
 1170 <https://imagej.nih.gov/ij/>, 1997-2018.

- 1171 Reynolds, S. E., & Nottingham, S. F. (1985). Effects of temperature on growth and  
1172 efficiency of food utilization in fifth-instar caterpillars of the tobacco hornworm,  
1173 *Manduca sexta*. *J. Insect Physiol.*, **31(2)**: 129-134.
- 1174 Rojas, Yasna & Müller-Using, Sabine & Müller-Using, Birkhard & Martin, Marjorie.  
1175 (2012). Rentabilidad económica de distintas propuestas silvícolas para los  
1176 Renovales de *Nothofagus* en el centro sur de Chile. Reporte: 193. Instituto  
1177 Forestal, Chile.
- 1178 Roldan, A. (1997). El síndrome del bosque vacío: Es un fenómeno recurrente en los  
1179 bosques neotropicales? PhD thesis, Universidad de Chile, Santiago.
- 1180 Salgado-Luarte C, Gianoli E (2010) Herbivory on Temperate Rainforest Seedlings in  
1181 Sun and Shade: Resistance, Tolerance and Habitat Distribution. *PLoS ONE* **5 (7)**:  
1182 e11460. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011460>
- 1183 Sanford, E. (2002). Water temperature, predation, and the neglected role of  
1184 physiological rate effects in rocky intertidal communities. *Integr. Comp. Biol.*, **42**:  
1185 881-891.
- 1186 Schoonhoven, L. M., Van Loon J. J. A. & Dicke M., (2005). *Insect-plant biology*.  
1187 Oxford University Press, Oxford.
- 1188 Scriber, J. M. & Slansky, F. (1981). The Nutritional Ecology of Immature Insects.  
1189 *Annu. Rev. Entomol.*, **26(1)**: 183-211.
- 1190 Shroff, R., Vergara, F., Muck. A., Svatoš. A. & Gershenzon, J. (2008). Nonuniform  
1191 distribution of glucosinolates in *Arabidopsis thaliana* leaves has important  
1192 consequences for plant defense. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **105**: 6196-6201.  
1193 doi:[10.1073/pnas.0711730105](https://doi.org/10.1073/pnas.0711730105)
- 1194 Tsukida, K. & Gupta, M. R. (2011) How to Analyze Paired Comparison Data. UWEE  
1195 Technical report. University of Washington, United States.
- 1196 Urra, F. (2014) Un nuevo género chileno de *Depressariidae* (Lepidoptera:  
1197 *Gelechioidea*). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural*, **63**: 101-110.
- 1198 Urra, F. (2020) Redescipción y nuevo registro geográfico de *Perzelia arda* Clarke  
1199 (Lepidoptera: *Depressariidae*). *Revista Chilena de Entomología*, **46(1)**: 87-92.

- 1200 Wickelmaier, F. & Schmid, C. (2004). A Matlab function to estimate choice model  
1201 parameters from paired-comparison data. *Behav. Res. Methods*, **36** (1): 29-40.
- 1202 Zar, J. H. (1999) Biostatistical Analysis. 4th Edition, Prentice Hall, Upper Saddle River.  
1203 663 pp.
- 1204
- 1205
- 1206