UNIVERSIDAD METROPOLITANA DE CIENCIAS DE LA EDUCACION
FACULTAD DE CIENCIAS BASICAS
INSTITUTO DE ENTOMOLOGÍA

DESCOMPOSICIÓN DE HOJARASCA POR CUCARACHAS (INSECTA: BLATTODEA) EN EL BOSQUE ESCLERÓFILO DE CHILE CENTRAL.

FINANCIADO POR PROYECTO
FONDECYT DE INICIACION 11130429

TESIS PARA OPTAR A GRADO DE
MAGÍSTER EN CIENCIAS CON MENCIÓN EN ENTOMOLOGÍA

AUTOR: Jorge Espinoza-Navarro

DIRECTOR TESIS: Dr. Antonio Rivera-Hutinel

2016
1

UNIVERSIDAD METROPOLITANA DE CIENCIAS DE LA EDUCACION
FACULTAD DE CIENCIAS BASICAS
INSTITUTO DE ENTOMOLOGÍA

DESCOMPOSICIÓN DE HOJARASCA POR CUCARACHAS (INSECTA: BLATTODEA) EN EL BOSQUE ESCLERÓFILO DE CHILE CENTRAL.

TESIS PARA OPTAR A GRADO DE
MAGÍSTER EN CIENCIAS CON MENCIÓN EN ENTOMOLOGÍA

AUTOR: Jorge Espinoza-Navarro

APROBADA:

PROFESOR GUÍA: ANTONIO RIVERA H. FECHA:

PROFESOR CORRECTOR: PATRICIA ESTRADA M. FECHA:

PROFESOR CORRECTOR: MARIO ELGUETA D. FECHA:

DIRECTOR INSTITUTO DE ENTOMOLOGÍA FECHA

Más allá de la noche que me cubre
negra como el abismo insondable,
doy gracias a los dioses que pudieran existir
por mi alma invicta.
En las azarosas garras de las circunstancias
nunca me he lamentado ni he pestañeado.
Sometido a los golpes del destino
mi cabeza está ensangrentada, pero erguida.
Más allá de este lugar de cólera y lágrimas
donde yace el Horror de la Sombra,
la amenaza de los años
me encuentra, y me encontrará, sin miedo.
No importa cuán estrecho sea el portal,
cuán cargada de castigos la sentencia,
soy el amo de mi destino:
soy el capitán de mi alma.

Invictus, William Ernest Henley.

AGRADECIMIENTOS.

A mi profesor guía y director de tesis Dr. Antonio Rivera-Hutinel, por el incasable apoyo, orientación y consejos durante el desarrollo de esta investigación. Su dedicación y compromiso con la docencia y ciencia sin dudas son pilar invaluable y ejemplo a imitar desde aquí en más.

A los profesores correctores Mg. Patricia Estrada Mancilla, Directora del Instituto de Entomología (IE-UMCE), y Mg. Mario Elgueta Donoso, Curador del área de Entomología del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN), por sus consejos y corrección de este escrito y por ser ambos ejemplos a seguir en la generación de conocimiento e investigación en entomología en Chile.

Al Blgo. Fernando Acevedo Orellana y Prof. Camila Carvacho Llanos por su apoyo invaluable en terreno y laboratorio, y cómo no por la impagable compañía y amistad a lo largo de más de 2 años. A mis amigos y compañeros de vida Klgo César Nieto Domínguez y Vet. Juan Torres Vargas por su apoyo en terreno. A mi padre Jorge Espinoza González por darme muchas veces la fuerza necesaria en terreno. Al Blgo. marino José Valenzuela Pérez por permitirme construir parte de este escrito en la paz valdiviana. Serán los primeros en brindar conmigo cuando todo esté concluido, esto les pertenece tanto como a mí.

A todos/as quienes permitieron este proceso: en la majestuosidad de la precordillera y el bosque esclerófilo, en las colecciones entomológicas del IE-UMCE y del MNHN, en los escritos a hurtadillas en el Colegio Aitué, y en tantas instancias testigos desde inicio a fin, ya sea en la incondicionalidad o en la omisión, muchas gracias.

ÍNDICE TEMÁTICO.

Tema	*Página*
Resumen.	**7**
1. *Introducción.*	**8**
1.1. *Descomposición de la hojarasca.*	**8**
i. *Ensamble de organismos descomponedores.*	**9**
ii. *Factores abióticos.*	**10**
iii. *Calidad química de la materia orgánica en descomposición.*	**11**
1.2. *Efectos de la biota descomponedora.*	**12**
1.3. *Entomofauna asociada a la descomposición.*	**14**
1.3.1. *Hábitos tróficos de las cucarachas.*	**15**
1.3.2. *Cucarachas chilenas y la descomposición.*	**17**
2. *Problema de investigación.*	**19**
3. *Objetivos de la investigación.*	**21**
4. *Hipótesis de trabajo.*	**22**
5. *Metodología de trabajo.*	**23**
5.1. *Área de estudio.*	**23**
5.2. *Diseño experimental.*	**27**
5.2.1. *Unidad experimental.*	**27**
5.2.2. *Colecta de cucarachas en terreno.*	**31**
5.2.3. *Medición de variables abióticas.*	**32**
5.3. *Análisis de datos.*	**33**
5.3.1. *Determinación de tasas de descomposición (k).*	**33**
5.3.2. *Comparación de las tasas de descomposición (k).*	**34**

6. *Resultados.*	**35**
6.1. *Características abióticas.*	**35**
6.2. *Tasas de descomposición (k).*	**41**
6.3. *Interacciones interespecíficas en la tasa de descomposición (k).*	**44**
7. *Discusión.*	**46**
8. *Conclusiones.*	**52**
9. *Referencias bibliográficas.*	**56**

RESUMEN

Se evaluó el efecto de dos especies de cucarachas nativas (Insecta: Blattodea) pertenecientes al género *Moluchia* (Rehn 1933), sobre la tasa de descomposición de hojarasca de dos asociaciones vegetales del bosque esclerófilo de Chile Central en las que son abundantes: “litre y peumo” y “canelo y lingue”. Mediante la determinación de las tasas de descomposición de hojarasca y experimentos manipulativos con cucarachas en terreno durante ocho meses en la Reserva Nacional Río Clarillo (mayo 2015 - enero 2016), se caracterizó el fenómeno de descomposición de hojarasca en presencia y ausencia de estas especies, así como la interacción de ambas. De acuerdo a los resultados obtenidos, el efecto *per cápita* y la interacción de estas especies no mostraron variación sobre las tasas de descomposición de hojarasca para ninguna de las dos asociaciones vegetales al compararlos con ensayos control, sugiriendo que las cucarachas no contribuyen a la descomposición de la hojarasca. También se encontró que la hojarasca de la asociación “litre y peumo” se descompuso más lentamente que la de “canelo y lingue”. Se sugiere que estos resultados se deberían a una diferente composición química de las hojas y no a diferencias microclimáticas.

PALABRAS CLAVE: **Bosque esclerófilo chileno, Descomposición de hojarasca, Cucarachas, Blattodea, *Moluchia*.**

1. INTRODUCCION

1.1. Descomposición de la hojarasca.

La descomposición de la hojarasca es una de las principales fuentes de carbono orgánico y nutrientes como fósforo y nitrógeno en el suelo, dando inicio al ciclado de nutrientes en los bosques (Olson 1963; Attiwill 1968; O'Connell 1988; Foelkel 2008), lo que a su vez permite la renovación del suelo y nutre a las comunidades de organismos que habitan en él (Hättenschwiler *et al.* 2013), por lo que el funcionamiento de estos ecosistemas depende en gran parte de su descomposición (Polyakova & Billor 2007).

Las tasas de descomposición determinan la velocidad del ciclado de nutrientes y energía en los ecosistemas. Si disminuyen las tasas de descomposición también disminuye el retorno de nutrientes al suelo (Swift *et al.* 1979). De este modo las tasas de descomposición influyen en: 1) el ciclo del carbono, 2) la disponibilidad de nutrientes en el suelo y el crecimiento vegetal, y 3) los ensambles de organismos que se pueden desarrollar en los distintos sustratos del suelo y sobre los vegetales (Wardle 2002; Bardget 2005). Factores como la dureza de las hojas (e.g. hojarasca rica en lignina) determinan por un lado una descomposición más lenta por tener sustancias químicas de difícil degradación (Poggiani & Schumacher 2004; Pallardy 2008) y por otro modifican los ensambles de bacterias y hongos descomponedores, debido a que estas sustancias proveen una mayor resistencia a la herbivoría y

retardan la proliferación de estos organismos (Gallardo & Merino 1993; Cornelissen & Thompson 1997).

Aunque el proceso de descomposición ha sido descrito en términos de flujos de nutrientes y tasas de descomposición en diferentes ecosistemas (Begon *et al.* 2006; Smith & Smith 2007), las comunidades de descomponedores y sus efectos han sido poco estudiados (Hättenschwiler *et al.* 2013) salvo por algunos trabajos en anélidos, isópteros y formícidos, los que además modifican la dinámica biótica y abiótica de los sistemas que habitan (Jones *et al.* 1994; Anderson 1995). Experimentos de campo relacionan la acción de estos invertebrados con el aumento de la fertilidad de suelos, debido a sus efectos en el proceso de descomposición (Barrion & Litsinger 1997).

Para los sistemas boscosos la descomposición de hojarasca está condicionada por: 1) las condiciones abióticas del sistema, 2) la química de la hojarasca y 3) los ensambles de descomponedores que proliferan en la hojarasca (Côuteaux *et al.* 1995; Cadish & Giller 1997; Aerts 1997). A continuación se detallan estos aspectos:

i) Ensamble de organismos descomponedores:

La descomposición ha sido poco estudiada en relación a la diversidad en el ensamble de descomponedores (Hättenschwiler *et al.* 2013), pero se asume que la diversidad de microbiota descomponedora es alta (Begon *et al.* 2006; Smith & Smith 2007) aunque no está del todo identificada (Prosser 2002). Los pocos estudios que relacionan la diversidad de descomponedores con las tasas de descomposición

indican una relación directa entre el aumento de la microbiota descomponedora y la eficiencia del proceso (Loreau *et al.* 2001), por ejemplo en zonas tropicales, el aumento de la fauna descomponedora aumentó las tasas de descomposición (González & Seastedt 2001), siendo un factor más relevante que el clima (Lavelle *et al.* 1993). Sin embargo no todos los organismos que se encuentran en la hojarasca afectan la descomposición, dado que algunos son depredadores o la utilizan como refugio y/o hábitat (Vohland & Schroth 1999).

La macrofauna invertebrada tendría una baja contribución directa sobre la descomposición de hojarasca, no superando al 10% del total (Reichle *et al.* 1975; Schaefer 1991). Sin embargo su contribución indirecta sobrepasaría a los efectos directos, por: 1) una mayor fragmentación de hojas, dado que aumenta la superficie disponible a la acción de microorganismos, 2) por el transporte del ensamble de microbiota descomponedora, lo que promueve que actúen sobre una mayor área, y 3) por la producción de fecas, lo que genera las condiciones que favorecen la proliferación de la microbiota y por ende las tasas de descomposición (Swift *et al.* 1979; Coleman *et al.* 1983; Seastedt 1984; Anderson 1987; Càrcamo *et al.* 2000; Mikola *et al.* 2002; David & Gillon 2002; Hättenschwiler *et al.* 2013).

ii) Factores abióticos:

En los bosques, el clima y geografía del sitio son factores importantes en las tasas de descomposición ya que inciden directamente en la acumulación de hojarasca sobre el suelo, determinando un espesor de mantillo explicado no solo por la intensidad de cobertura forestal y/o edad de las plantas (Poggiani &

Schumacher 2004), sino también por la exposición al sol, la pendiente de los suelos y otros factores climáticos. Factores como la humedad relativa y temperatura ambiente también son determinantes de la descomposición de hojarasca (Singh 1969; Brinson 1977) influyendo en el desarrollo de vegetación y en las actividades de la microbiota. Kononova (1975) concluyó que la máxima descomposición de materia orgánica se observa en condiciones de temperatura y humedad relativa moderadas (i.e. ≈30ºC; ≈60-80%), generándose disminución de las tasas de descomposición fuera de estos intervalos (Trofymow *et al.* 2002). Jansson & Berg (1985) señalan que la humedad es determinante de condiciones favorables para la fauna descomponedora, mientras que la disponibilidad hídrica a su vez determina reacciones de óxido-reducción, modificando el pH del suelo y la proliferación de la microbiota edáfica según las variaciones de acidez del suelo (Thiers *et al.,* 2014). Berg & Laskowski (2005) plantean que si bien tanto la temperatura ambiente como la humedad relativa inciden sobre la descomposición, el análisis integrado de ambas variables permite predecir con mayor certeza la pérdida de biomasa desde el mantillo de hojarasca durante la descomposición.

iii) Calidad química de la materia orgánica en descomposición:

Los compuestos químicos carbonados y nitrogenados (i.e. concentración de lignina, polifenoles) presentes en la hojarasca afectan la descomposición (Berg *et al.* 1993; Cadish & Giller 1997; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2000). El contenido de nitrógeno promueve la descomposición de hojarasca actuando como estimulante de la proliferación de microbiota descomponedora (Palm & Rowland 1997; Pérez-

Harguindeguy *et al.* 2000) en tanto que los polifenoles la inhiben, mermando su proliferación (Hättenschwiler *et al.* 2013) y actuando como inductores de resistencia a la herbivoría (Coley *et al.* 1985; Choong *et al.* 1992; Wright & Illius 1995; Choong 1996). A pesar de que la capacidad de resistencia se asocia a las hojas vivas sus efectos se traspasan a la hojarasca, ralentizando su descomposición (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2000).

La descomposición química de la hojarasca comienza liberando azúcares y proteínas, seguido por sustancias de más lenta descomposición como ligninas y fenoles (Binkley, 1986), determinando así tres etapas: 1) biodegradación rápida por microbiota de sustancias hidrosolubles y polisacáridos; 2) disminución lenta de hidrosolubles fenólicos y hemicelulosas por fragmentación, transporte, mezcla y biodegradación por macroinvertebrados; y 3) aumento de lignina y proteína por transformación húmica y mineral, retardando la tasa de descomposición (Martín 1995). Actualmente se acepta que los factores abióticos son importantes en la descomposición de hojarasca, pero también se deben considerar aspectos de la propia hojarasca como su composición y calidad química (Lavelle *et al.* 1993; Hobbie 1996; Cadish & Giller 1997).

1.2. Efectos de la biota descomponedora.

Los efectos directos o indirectos de los organismos sobre la descomposición se relacionan con su tamaño corporal: los más pequeños (i.e. bacterias, hongos, protozoos) conducen las transformaciones energéticas que permiten la liberación de nutrientes desde el sustrato en descomposición, mientras que los de mayor

tamaño (i.e. anélidos, isópodos, miriápodos) transforman el hábitat de la microbiota descomponedora (Lavelle *et al.* 1997; Anderson 2000; Scheu & Setälä 2002). De esto se deduce que si bien la descomposición está gobernada por la actividad de microbiota, la capacidad de esta para llevar a cabo el proceso depende de la macrofauna epigea (Cragg & Bardget 2001).

Se sabe que los organismos que habitan en la hojarasca de los bosques poseen hábitos tróficos generalistas (Anderson 1977; Petersen 2002; Maraun *et al.* 2003). Algunos órdenes de macroartrópodos que habitan en la hojarasca, como Isopoda, Diplopoda (milípedos), Isoptera (termitas), Coleoptera, Hymenoptera (e.g. Formicidae) y Blattodea muestran hábitos tróficos generalistas (Adl 2003). Algunos organismos que actúan como depredadores en estadios juveniles (i.e. carábidos, estafilínidos) se alimentan de la biota descomponedora y como adultos abandonan el suelo hacia el dosel del bosque, actuando como herbívoros en el mismo hábitat (Hättenschwiler *et al.* 2013). Un estudio realizado con tres especies de colémbolos presentes en hojarasca, evaluó sus efectos *per cápita* y conjuntos sobre las tasas de descomposición, registrando efectos aditivos y antagónicos (Cragg & Bardgett 2001). Otros estudios (Laakso & Setälä 1999; Wardle 1999) sugieren que la eliminación de especies (i.e. reducción de la riqueza del ensamble) no afecta la descomposición, debido a que serían funcionalmente redundantes, de tal forma que si se remueven algunas especies habrá otras que reemplacen su acción. En ese sentido, se sugiere que los procesos ecosistémicos edáficos (i.e. descomposición de hojarasca) estarían dirigidos por atributos de la fisiología de las especies animales dominantes (Mikola & Setälä 1998; Laakso & Setälä 1999). Aún faltan

estudios en cuanto a la evaluación del grado de redundancia funcional que opera sobre el proceso de descomposición epigeo, estableciendo su efecto real sobre el proceso (Cragg & Bardgett 2001).

Si bien los resultados de estos estudios son controvertidos se reconoce que existe una relación estrecha entre las especies de descomponedores y las tasas de descomposición. Además un correcto tratamiento de la capa de hojarasca entregaría herramientas para mejorar la producción primaria en sistemas naturales y silvoagropecuarios, siendo incluso mejor que la adición de fertilizantes de cualquier tipo (Vohland & Schroth 1999).

1.3. Entomofauna asociada a descomposición.

Los insectos contribuyen a la formación y procesamiento del mantillo a través de exuvias, defecación y recambio de tejidos muertos. Muchas larvas de insectos que nacen de huevos depositados en el suelo o la hojarasca contribuyen a la descomposición de frutas, cortezas y otros elementos de esta, en tanto que los estados inmaduros y adultos promueven la colonización de la microbiota o pastorean hojas que ya han comenzado a descomponerse (i.e. coleópteros que habitan el dosel), contribuyendo a la acumulación de hojarasca sobre el suelo de manera directa por herbivoría o disminuyéndola por descomposición (Adl 2003).

Diversos taxas de insectos en bosques tropicales, con un suministro ilimitado de hojarasca en descomposición se alimentan de ésta (Bell *et al.* 2007). En estos sistemas el detritus vegetal se acumula constantemente en el suelo, ya sea estacional o permanentemente, mientras que en el dosel selvático los detritívoros

procesan las zonas de las hojas afectadas por los herbívoros, acelerando su caída. Entre los insectos que se han asociado con la descomposición de hojarasca se consideran especies de los órdenes: 1) Isoptera (e.g. termitas), 2) Coleoptera (e.g. escarabajos), 3) Hymenoptera (e.g. hormigas) y 4) Blattodea (e.g. cucarachas). Dentro de los últimos, muchas cucarachas viven en la hojarasca y en el suelo debajo de éste, lo que los hace posibles candidatos a actuar como descomponedores de hojarasca (Roach & Rentz 1998; Bell *et al.* 2007), aunque se desconoce su importancia.

1.3.1. Hábitos tróficos de las cucarachas.

Las cucarachas son descritas como omnívoras, carroñeras o generalistas clásicas (Gay 1851; Dow 1986), siendo insectos de hábitos tróficos amplios. Las cucarachas consideradas plagas en sectores urbanos pueden alimentarse de elementos poco convencionales (i.e. jabón, pegamento, alambre de aislamiento) que no han formado parte de sus dietas en su historia evolutiva y que no encuentran en hábitats naturales (Bell 1990). Esto se condice con lo observado por Gay (1851) para cucarachas chilenas. Miall & Denny (1886) describen estos hábitos tróficos extremos, señalándolas además como depredadoras de otros insectos (i.e. Cicadidae) y carroñeras de otras cucarachas. El conocimiento actual de las dietas de las cucarachas se deriva en gran parte de los estudios de plagas domésticas, asumiendo que estos hábitos son la norma para el grupo (Bell 1990).

Las cucarachas podrían tener diversos roles en la hojarasca, por ejemplo retornando nitrógeno al suelo por excretas, transportando esporas fúngicas entre el

mantillo y consumiendo directamente grandes cantidades de éste. Bell *et al.* (2007) describen tres síndromes tróficos para las cucarachas epigeas en las selvas tropicales: 1) las ninfas se activan por la noche y esqueletifican hojas húmedas y muertas del mantillo, dejando solo venación y tejidos de mayor dureza, 2) los adultos inician una migración vertical hacia el dosel del bosque y 3) algunos se refugian en hojas muertas, curvadas, a alturas de 1,5 a 2 m. Esto último haría suponer que las cucarachas se alimentan de hojas vivas, pero podrían comer porciones muertas del borde o entre agujeros de éstas (Bell *et al.* 2007).

Rugg & Rose (1991) describen cucarachas capaces de acumular alimento en madrigueras construidas en el subsuelo bajo la hojarasca, permitiendo la sobrevivencia de todos los individuos de la madriguera durante la estación seca. Estas observaciones también se realizaron en cucarachas edáficas australianas (Bell *et al.,* 2007). Otras especies de cucarachas han sido descritas alimentándose de detritus, como *Geoscapheini sp.*, *Thorax porcellana*, entre otras (Roth & Willis 1960; Mullins & Cochran 1987; Reuben 1988; Rugg & Rose 1991).

A pesar de las aproximaciones ecológicas y evolutivas en cuanto: 1) al rol de las cucarachas sobre la descomposición (Nalepa *et al.* 2001) y 2) la acción de éstas sobre cortezas reblandecidas, hojarasca y formación del detritus en general (Adl 2003), la mayor parte de los estudios en cucarachas se ha realizado a partir de colecciones taxonómicas, aportando datos de sus distribuciones pero poca información sobre su biología y hábitos (Bell 1990). De acuerdo a Bell (1990), la presencia de enzimas (i.e. amilasas, proteasas, lipasas, invertasas, maltasas) en el sistema digestivo de las cucarachas y su organización en ciegos digestivos permite

explicar sus hábitos tróficos omnívoros (Wigglesworth 1972), mientras que la presencia de celulasas los relaciona al consumo de sustratos vegetales (Wharton & Wharton 1965).

1.3.2. Cucarachas chilenas y la descomposición.

La posición taxonómica de las cucarachas chilenas queda establecida por primera vez por Blanchard (1851) y Gay (1851) como parte del Orden Orthoptera, sección Dermaptera, con dos géneros presentes en Chile, *Blatta* y *Kakerlac* (Gay 1851). Estos géneros fueron reubicados más tarde por Rehn (1933) en el género *Moluchia* junto a otras especies descritas para el país. Actualmente las cucarachas están designadas al orden Blattodea, cuya familia Blattidae agrupa a siete especies en Chile con dos géneros: *Phidon* (tres especies) y *Moluchia* (cuatro especies).

En su trabajo, Rehn (1933) establece que el género *Moluchia* es americano y que la mayoría de las especies de este género están en Chile, señalándolo como evidencia de la antigüedad relativa de la fauna de nuestro país.

El último trabajo publicado sobre sistemática de cucarachas chilenas es el realizado por Moroni & Camousseight (1976), oportunidad en que se listaron las especies descritas para Chile, con un listado de sinonimias de las especies citadas para el país.

En la actualidad no existen estudios del efecto de las cucarachas chilenas sobre la descomposición de hojarasca. Sin embargo de acuerdo a Solervicens & Estrada (2004), en el matorral esclerófilo de Chile Central uno de los órdenes con mayor abundancia fueron las cucarachas, compuesta por 4 especies. Esto se asoció

con una mayor cantidad de hojarasca disponible para refugio y alimento (Solervicens & Estrada 2002). Además, las cucarachas serían un grupo característico de la entomofauna epigea de primavera, habiendo al menos tres de las cuatro especies que exhiben sus máximos poblacionales en este período (Estrada & Solervicens 2004), prefiriendo como hábitat zonas donde las capas de hojarasca son densas y existe una gran cobertura vegetacional (Solervicens & Estrada 2002). La abundancia de las cucarachas disminuye entre los meses de diciembre y enero, lo que se atribuye al término de una generación (Estrada & Solervicens, 2004) y coincide con lo documentado en otros sistemas de características similares (Sáiz & Carvajal 1990).

2. PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN.

La descomposición es un proceso ecosistémico importante ya que a través de ella los nutrientes contenidos en la materia orgánica vuelven a estar disponibles para que los organismos reestructuren su materia y formen nuevos tejidos, permitiendo el ciclado de nutrientes. Este proceso ha sido descrito clásicamente como un proceso mediado por la microbiota, restando relevancia a organismos de orden taxonómico mayor. La composición química de las hojas (i.e. dureza), la composición del mantillo (i.e. asociación vegetal) y factores abióticos (i.e. humedad relativa y temperatura ambiente), influyen en la velocidad de descomposición del mantillo e inciden en la proliferación de biota descomponedora. Sin embargo se ha visto que el efecto de macroinvertebrados (e.g. anélidos, isópodos) puede tener efectos importantes sobre la tasa de descomposición de diferentes asociaciones vegetales establecidas de manera natural o artificial (e.g. agroecosistemas), aumentando la eficiencia del proceso.

Por otra parte las cucarachas (Insecta: Blattodea) han sido descritas como insectos omnívoros, capaces de alimentarse de fuentes nutricionales diversas, por lo que podrían usar la hojarasca como recurso trófico afectando sus tasas de descomposición. No se han realizado ensayos experimentales que evalúen el efecto de las cucarachas con la tasa de descomposición de hojarasca o que vinculen aspectos fisiológicos de las mismas con modos de vida relacionados a la alimentación a partir de este sustrato, salvo la determinación de su batería enzimática, adaptada a la digestión de celulosa entre otros compuestos químicos.

La Reserva Nacional Río Clarillo, (precordillera andina de Chile Central, Región Metropolitana) es hábitat de al menos cuatro especies de cucarachas silvestres, cuyos hábitos alimenticios no han sido estudiados en detalle, pero se sabe forman parte de la fauna epigea constitutiva del mantillo de hojarasca. La hojarasca difiere en tamaño y grosor de las hojas según la asociación vegetal de la que procede. Al respecto, en Río Clarillo se distinguen 4 asociaciones vegetales pertenecientes al matorral y bosque esclerófilo, que van desde condiciones más xéricas a más húmedas: chagualillo-colliguay, litre-quillay, litre-peumo y canelo-lingue, respectivamente. La presente investigación busca evaluar el efecto de las cucarachas sobre las tasas de descomposición de la hojarasca para dos tipos de asociaciones vegetales: litre-peumo y canelo-lingue. También se busca evaluar el efecto de la interacción interespecífica de cucarachas a través de ensayos realizados en terreno. Se espera dilucidar el rol que cumplen las cucarachas en la descomposición, sus interacciones interespecíficas y el efecto comunitario de los blátidos sobre este proceso ecosistémico.

3. OBJETIVOS DE LA INVESTIGACIÓN.

3.1. OBJETIVO GENERAL.

Evaluar el efecto per cápita y en conjunto que poseen dos especies de cucarachas nativas (*Moluchia* spp.) sobre la descomposición del mantillo de hojarasca de dos asociaciones vegetales esclerófilas de Chile Central.

3.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.

a) Evaluar las condiciones microclimáticas de las dos asociaciones vegetales litre-peumo y canelo-lingue en relación a la descomposición de hojarasca.

b) Evaluar el efecto per cápita de dos especies de cucarachas nativas (*Moluchia* spp.) sobre las tasas de descomposición de hojarasca en dos asociaciones vegetales esclerófilas (litre-peumo y canelo-lingue).

c) Evaluar el efecto conjunto de dos especies de cucarachas nativas (*Moluchia* spp.) sobre la tasa de descomposición de hojarasca.

4. HIPÓTESIS DE TRABAJO.

En función de los antecedentes bibliográficos presentados en la introducción, las hipótesis de trabajo que se evalúan en este trabajo son:

1. Si las cucarachas son habitantes típicos del mantillo de hojarasca vegetal del matorral esclerófilo de Chile Central y se alimentan de él, su presencia debiese aumentar las tasas de descomposición de hojarasca.

2. Si las tasas de descomposición incrementan con la humedad ambiental y esto a su vez favorece la actividad de las cucarachas, la tasa de descomposición debería ser mayor en la asociación vegetal más hidrófila (canelo-lingue).

3. Dado que las 2 especies de cucarachas coexisten en el mismo hábitat y se alimentarían de un recurso abundante como el mantillo de hojarasca, se esperaría un efecto aditivo de ambas especies en la tasa de descomposición de la hojarasca.

5. METODOLOGÍA DE TRABAJO.

5.1. Área de estudio.

El estudio se realizó en la Reserva Nacional Río Clarillo, ubicada en la precordillera andina, comuna de Pirque, a 45 km de Santiago (33°41’ – 33°51’S, 70°24’ – 70°29’O), que abarca un área total de 13.085 ha. asociadas a la cuenca del río Clarillo y conteniendo los primeros macizos andinos que van desde los 859 m.s.n.m. (naciente del río en la Reserva) hasta los 3.057 m.s.n.m., en el cerro Los Cristales (Niemeyer & Cereceda 1984; CONAF 1996; Teillier *et al.* 2005).

El clima de la Reserva es de tipo mediterráneo semiandino (Di Castri & Hajek 1976), sin influencias costeras pero con marcadas influencias continentales, caracterizado por veranos secos y cálidos (temperatura $\bar{x}$ ≈ 21,5°C) e inviernos fríos y lluviosos (temperatura $\bar{x}$ ≈ 7,5°C), y pluviosidad anual promedio de 366.8 mm de agua caída. Presenta una oscilación estacional es marcada, lo que se evidencia en las precipitaciones y en las temperaturas medias mensuales (Niemeyer & Cereceda 1984).

Los suelos de la Reserva se caracterizan por ser delgados y poco desarrollados, con profundidades máximas de 75 cm, permitiendo la infiltración de agua. En general son suelos de texturas sueltas, arenosas y de colores claros, de grano simple. Esto cambia en las zonas de quebradas y umbrías, donde el suelo además es enriquecido con los aportes procedentes de la descomposición de materia orgánica animal y vegetal (CONAF 1996).

Todos los árboles de la Reserva son esclerófilos y siempreverdes, siendo las especies más comunes quillay (*Quillaja saponaria*), litre (*Lithraea caustica*) y peumo (*Cryptocarya alba*). En cuanto a los arbustos, los hay siempreverdes donde destacan el colliguay (*Colliguaja odorifera*) y romerillos (*Baccharis* spp.). También hay caducifolios de verano, donde destacan el tebo (*Trevoa trinervis*) y mitique (*Podanthus mitique*).

5.2. Diseño experimental.

Se seleccionaron cuatro sectores de muestreo con presencia de las asociaciones vegetales litre-peumo (LP) y canelo-lingue (CL), donde se presentan las mayores abundancias de cucarachas (Solervicens & Estrada 2002; Estrada & Solervicens 2004). Esto fue usado como criterio ya que permitió poder mantener en todo momento el experimento funcionando y cambiar aquellos ejemplares que murieron. Dos de los cuatro sectores se ubicaron en quebradas de exposición norte, correspondiente al Sendero Trikau (TK) y al Sendero Quebrada Jorquera (QJ). Los otros dos corresponden a laderas de exposición sur, siendo estos Aliwén Mahuida Alto (AM-a) y Aliwén Mahuida Bajo (AM-b). Estos sectores fueron muestreados durante ocho meses (mayo de 2015 a enero de 2016) entre invierno y verano. Las coordenadas de cada sitio se resumen en la Tabla 1 y su organización espacial se muestra en la Figura 1.

Tabla 1.- Sectores de muestreo dentro de la Reserva Nacional Río Clarillo.

Ladera de exposición	Sector / Abreviatura	Asociación vegetal / Sitio	Ubicación
NORTE	Trikau / TK	Litre-peumo	33° 43' 35.00" S 70° 29' 29.00" O
		Canelo-lingue	33° 43' 32.00" S 70° 29' 28.00" O
	Quebrada Jorquera / QJ	Litre-peumo	33° 43' 33.00" S 70° 29' 14.00" O
		Canelo-lingue	33° 43' 36.00" S 70° 29' 7.00" O
SUR	Aliwén Mahuida Alto / AM-a	Litre-peumo	33° 43' 30.57" S 70° 28' 52.72" O
		Canelo-lingue	33° 43' 31.19" S 70° 28' 54.53" O
	Aliwén Mahuida Bajo / AM-b	Litre-peumo	33° 43' 32.24" S 70° 28' 56.70" O
		Canelo-lingue	33° 43' 36.00" S 70° 29' 7.00" O

Fig. 1.- Ubicación espacial de los sectores de muestreo en la Reserva Nacional Río Clarillo. Sitios de exposición norte: TK, QJ. Sitios de exposición sur: AM-a, AM-b. LP: Litre-Peumo. CL: Canelo-Lingue.

5.2.1. Unidad experimental.

Al inicio del ensayo (mayo de 2015) se recolectaron muestras del mantillo de hojarasca de las asociaciones LP y CL en los cuatro sectores de muestreo. Estas fueron llevadas al laboratorio (IE-UMCE) donde se tomaron 5 g de cada muestra, procurando que la constitución de la hojarasca fuese exclusivamente de las asociaciones mencionadas y descartando hojas que no pertenecieran a estas, procediendo luego a su secado en estufa a 60°C durante 5 horas al interior de bolsas de hojarasca, siendo estas las unidades experimentales (ver Figura 2). Este procedimiento se repitió para todas las bolsas removidas desde los sectores de muestreo, de modo similar a otros estudios de descomposición de hojarasca efectuados en Chile (Caldentey *et al.* 2001; Lusk *et al.* 2001; Palacios-Bianchi 2002).

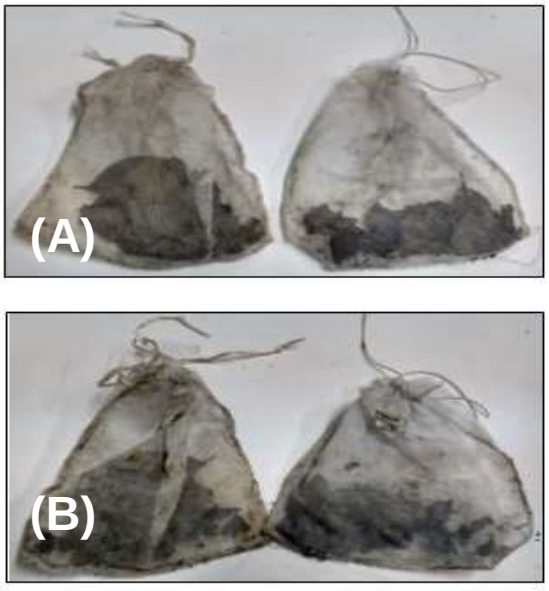

Fig. 2.- Bolsas de hojarasca. (A) Cara con malla de 2 mm de diámetro de poro (B) Cara sin malla. Cada bolsa fue rotulada con: (1) asociación vegetal, (2) sitio de muestreo, (3) Tiempo en terreno, (4) tratamiento.

Las bolsas de hojarasca con 5 g de peso seco (unidad experimental) se depositaron a 2 cm de profundidad entre mayo de 2015 y enero de 2016. Las bolsas asignadas para evaluar el efecto *per cápita* de las cucarachas sobre las tasas de descomposición en cada sector de muestreo y sus asociaciones vegetales (LP, CL) son 8 bolsas sin cucarachas (control: C), 8 bolsas con un adulto de *Moluchia brevipennis* Saussure 1864 (Mb) y 8 bolsas con uno de *Moluchia castanea* Blanchard 1851 (Mc), para cada asociación vegetal. Para evaluar el efecto conjunto de las cucarachas sobre la tasa de descomposición, solo en la asociación vegetal CL se utilizaron dos tratamientos extras: 8 bolsas sin cucarachas (control 2: C2) y 8 bolsas con un adulto de Mb más uno de Mc. El diseño experimental usado se esquematiza en la Figura 3. Se escogió la asociación CL por sobre LP debido a reducir el esfuerzo de muestreo y entendiendo que ésta es una asociación más hidrófila donde se esperaría que las tasas de descomposición se viesen aumentadas. Las cucarachas muertas fueron reemplazadas en terreno mediante revisiones cada 1 semana y la recuperación/depósito de bolsas desde terreno estuvo dada según la Tabla 2, asegurando el seguimiento mensual del efecto de la descomposición en cada asociación vegetal y la disponibilidad de cucarachas en terreno para reemplazar individuos muertos en las bolsas. Al término de cada mes (ver fechas de recuperación en Tabla 2), las bolsas retiradas de terreno fueron nuevamente secadas en estufa a 60° C por 5 horas para tomar su masa seca final (ver Figura 4).

Tabla 2.- Depósito y recuperación de bolsas de hojarasca desde sitios de muestreo durante los meses de mayo de 2015 a enero de 2016.

N° de bolsas	Fecha depósito	Fecha recuperación	Tiempo en terreno
1	23 Mayo 2015	16 Enero 2016	≈ 8 meses
2	20 Junio 2015	16 Enero 2016	≈ 7 meses
3	21 Julio 2015	16 Enero 2016	≈ 6 meses
4	21 Agosto 2015	16 Enero 2016	≈ 5 meses
5	20 Sept. 2015	16 Enero 2016	≈ 4 meses
6	20 Sept. 2015	19 Diciembre 2015	≈ 3 meses
7	20 Sept. 2015	15 Noviembre 2015	≈ 2 meses
8	20 Sept. 2015	17 Octubre 2015	≈ 1 mes

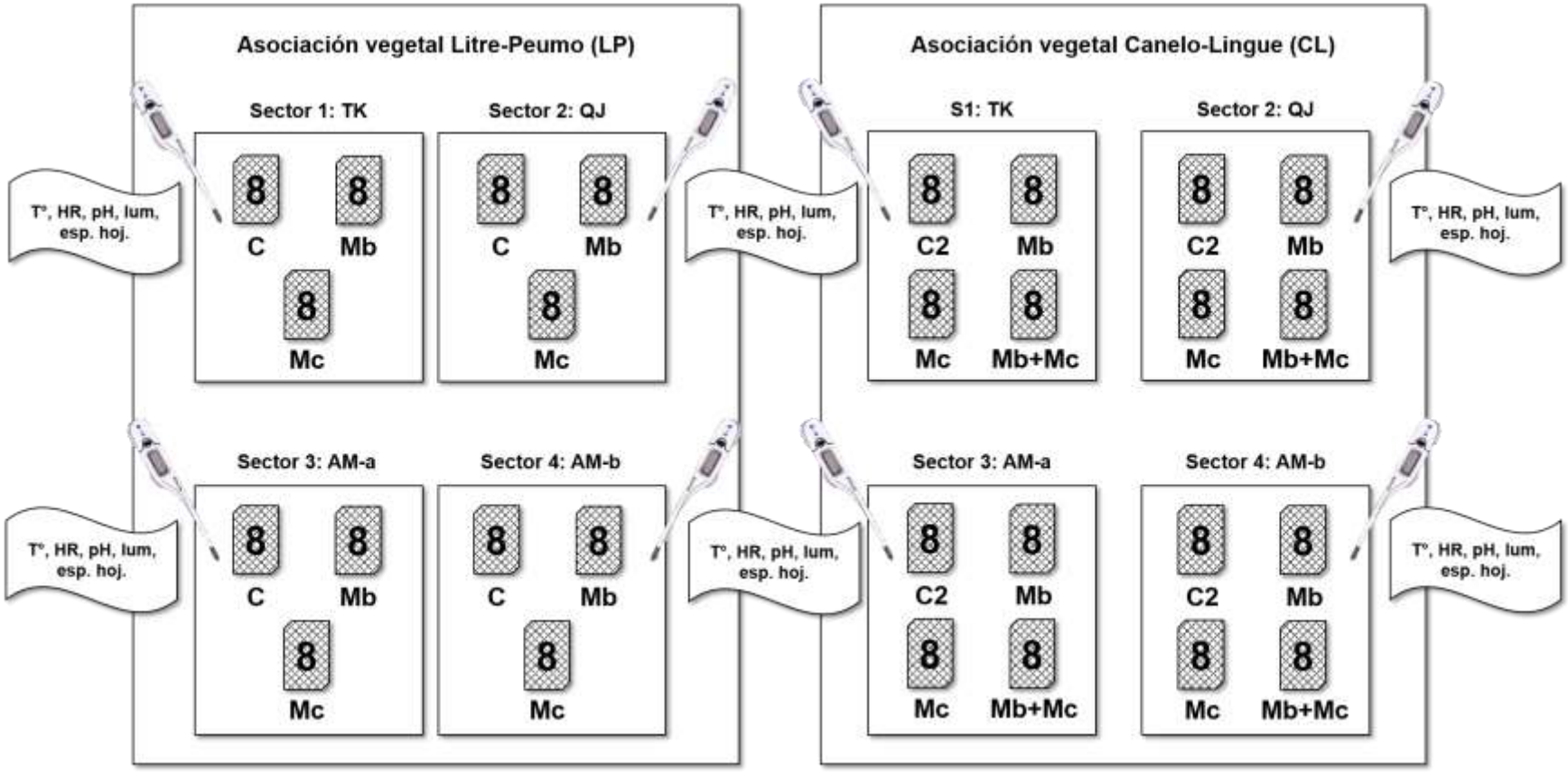

Fig. 3.- Diseño experimental para bolsas de hojarasca dispuestas en cada sector de muestreo (TK, QJ, AM-a, AM-b) para cada asociación vegetal (LP, CL). C: control; C2: control 2; Mb: *M. brevipennis*; Mc: *M. castanea*.

Fig. 4.- Secado en estufa (60° C / 5 h) de bolsas de hojarasca luego de ser recuperadas desde terreno.

5.2.2. Colecta de cucarachas en terreno.

Se colectaron adultos de cucarachas Mb y Mc desde el mantillo LP y CL por búsqueda directa y tamizado de la hojarasca, recuperándolos y depositándolos en contenedores plásticos con hojarasca de LP, CL y algodones humedecidos con agua. Se transportaron a laboratorio (IE-UMCE) dentro de *coolers* enfriados a ≈10°C asegurando la sobrevida de los especímenes durante el traslado, donde se realizó la determinación taxonómica de los especímenes vivos por medio de claves disponibles (Rehn 1933) y observación de ejemplares de colección del Museo Nacional del Historia Natural (MNHN) e Instituto de Entomología (IE-UMCE). Allí se les separó en terrarios mantenidos en cámara incubadora, contando con una reserva de cucarachas debidamente identificada para llevar/reponer en terreno. Sin embargo la reposición principal de ejemplares en las bolsas y su identificación fue realizada en el mismo terreno.

5.2.3. Medición de variables abióticas.

Se midió usando termómetro de suelo, termohigroanemómetro, luxómetro, pHmetro (Figura 5) y regla las siguientes variables: 1) temperatura de suelo (profundidad ≈ 7 cm) y aire, 2) humedad relativa del aire, 3) intensidad lumínica, 4) pH del suelo, y 5) espesor del mantillo de hojarasca. Esto se realizó en todos los sitios de muestreo en los cuatro sectores de estudio, una vez por cada día de medición a diferentes horas del día (≈3 veces por mes). Se calcularon valores promedio mensuales para cada variable abiótica con el fin de evaluar si existían diferencias abióticas entre las dos asociaciones vegetales (Steubing *et al.* 2001).

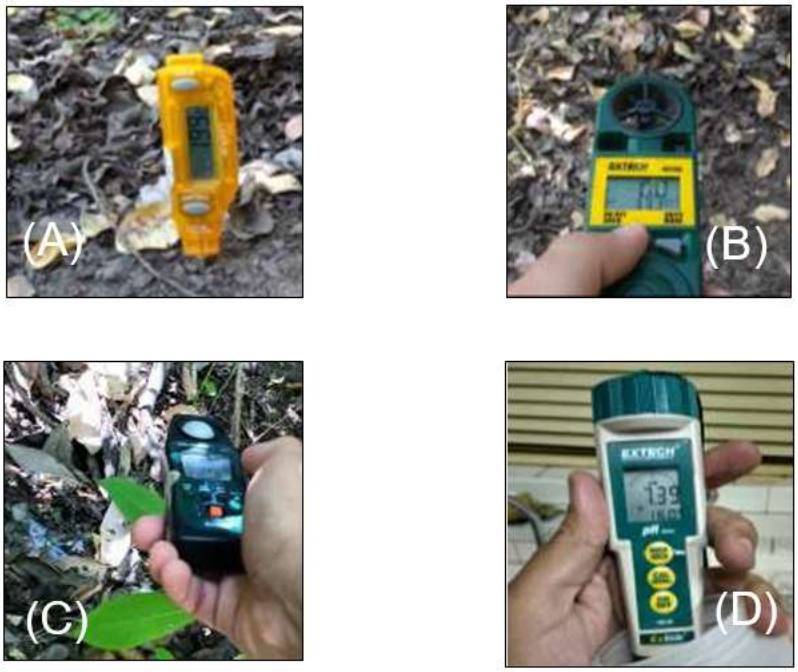

Fig. 5.- Instrumental de medición de variables abióticas. (A) Termómetro de suelo, (B) Termohigroanemómetro, (C) luxómetro, (D) pHmetro.

5.3. Análisis de datos.

El análisis de datos registrados en terreno se dividió en: 1) la caracterización por 8 meses (junio 2015 – enero 2016) de las variables abióticas (pH del suelo, temperatura del aire y suelo, humedad relativa, espesor de hojarasca, luminosidad) medidas para cada asociación vegetal, a partir de los valores promedio y desviación estándar por mes y asociación vegetal, 2) las tasas de descomposición de hojarasca en cada asociación vegetal y durante los 8 meses del estudio, y 3) la comparación de las tasas de descomposición entre los tratamientos y entre asociaciones vegetales.

5.3.1. Determinación de tasas de descomposición (*k*).

La determinación de las tasas de descomposición en cada sitio de muestreo, para cada asociación vegetal, se realizó de acuerdo a Olson (1963) por medio de la ecuación:

$$k = -Ln \frac{\left(\frac{X_1}{X_0}\right)}{t} \qquad \text{(ecuación 1)}$$

donde *k*: tasa de descomposición; x_1: masa final de hojarasca (en peso seco) de cada bolsa; x_0: masa inicial de hojarasca de cada bolsa; t: tiempo de permanencia de la bolsa en terreno, medido en años. El tiempo fue expresado en años y se calculó como la razón del número de días en terreno en relación a los 365 días que dura un año. Este método también ha sido usado en otros estudios de descomposición de hojarasca en bosques chilenos (e.g. Pedrasa 1989; Salazar 1998; Hernández 2000; Caldentey *et al.* 2001; Palacios-Bianchi 2002).

5.3.2. Comparación de variables abióticas y tasas de descomposición (*k*).

Se utilizó Análisis de Varianza de Medidas Repetidas (en adelante AMR), para evaluar los efectos de los factores entregrupos denominados: Asociación vegetal (a=2) y Tratamiento (b=3) y el factor intrasujeto denominado Mes (desde el inicio del experimento). Las variables respuestas fueron temperatura, humedad relativa, pH, luminosidad y tasa de descomposición. Para las variables abióticas solo se evaluó el factor Asociación Vegetal y Mes, debido a que los tratamientos (i.e. especies de baratas) dentro de cada sitio estaban siendo afectados por las mismas condiciones ambientales.

Por otro lado se realizó un AMR para comparar las tasas de descomposición (*k*) existentes entre las dos especies de baratas por separado y en conjunto. Para ello se utilizaron dos factores entregrupos: *M. brevipennis* (a=2, con y sin) y *M. castanea* (b=2, con y sin). El factor intrasujeto fue el número de meses que las bolsas pasaron en terreno (Factor nº de meses). Es de esperar que si las dos especies actuaron descomponiendo la hojarasca de forma aditiva (e.i. ni potenciándose ni entorpeciéndose), la fuente de variación asociada a la interacción no será significativa. En ambos análisis, en los casos que fue necesario, se realizaron contrastes a posteriori con test de Tukey.

Todos los análisis estadísticos realizados y gráficos fueron efectuados con el programa estadístico STATISTICA versión 6.0 (StatSoft 2004) y los cálculos con el programa Excel versión 2013 (Microsoft 2013).

6. RESULTADOS.

6.1. Características abióticas.

Los valores promedio encontrados para la variable “pH de suelo” según la asociación vegetal (LP-CL) durante los 8 meses de muestreo, se resumen en la Figura 6. Se observa que hay tendencia a la acidez débil en los sitios LP y CL.

La prueba de AMR indicó que no hubieron diferencias significativas para el pH de suelo entre asociaciones vegetales ($F_{(1,6)} = 0.03$, $p = 0.87$), ni entre meses ($F_{(7,42)} = 0.37$, $p = 0.91$), ni la interacción de estas dos variables ($F_{(7,42)} = 1.30$, $p = 0.27$).

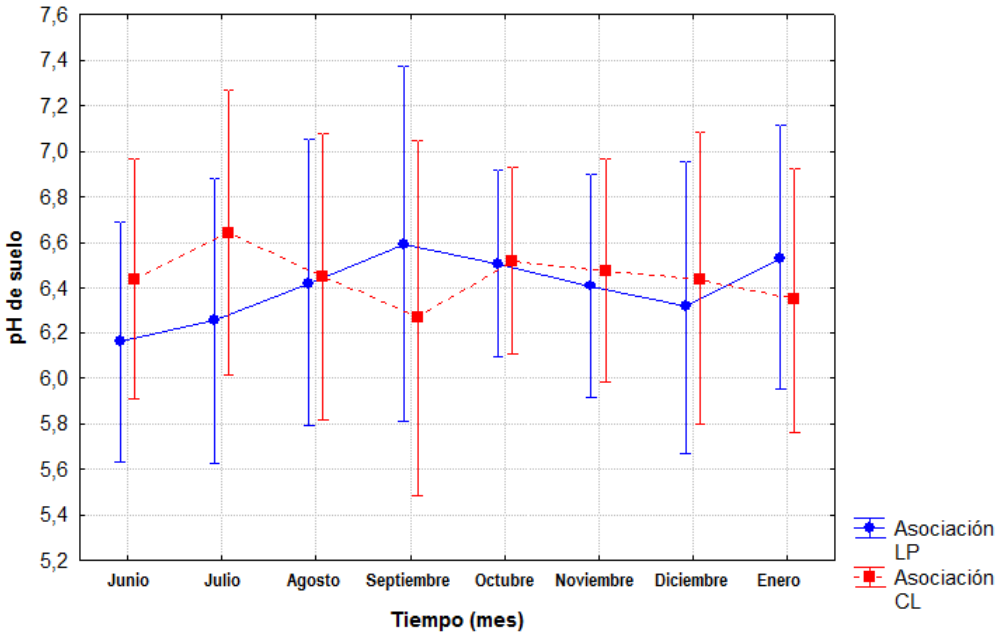

Fig. 6.- Variación del pH del suelo según el tipo de asociación vegetal (LP-CL) durante 8 meses (junio 2015-enero 2016). Las barras verticales indican intervalos de confianza al 95%.

Los valores promedio encontrados para la variable temperatura de suelo (en °C) para cada asociación vegetal (LP-CL) durante los 8 meses de muestreo se

resumen en la Figura 7. Se observa que durante el primer trimestre de muestreo las temperaturas de suelo para los sitios de ambas asociaciones vegetales no superan los 10°C, presentándose un incremento desde septiembre hasta enero para ambas asociaciones vegetales, llegando a valores cercanos a los 20°C en el último mes.

La prueba de AMR indicó que hubieron diferencias significativas de temperatura del suelo entre meses ($F_{(7,42)}$ = 353.33, p < 0,005) pero no entre asociaciones vegetales ($F_{(1,6)}$ = 5.83, p = 0.05). Las temperaturas de suelo fueron similares entre junio y julio y menores que las de agosto. También similares entre septiembre y octubre y menores que las de noviembre, diciembre y enero.

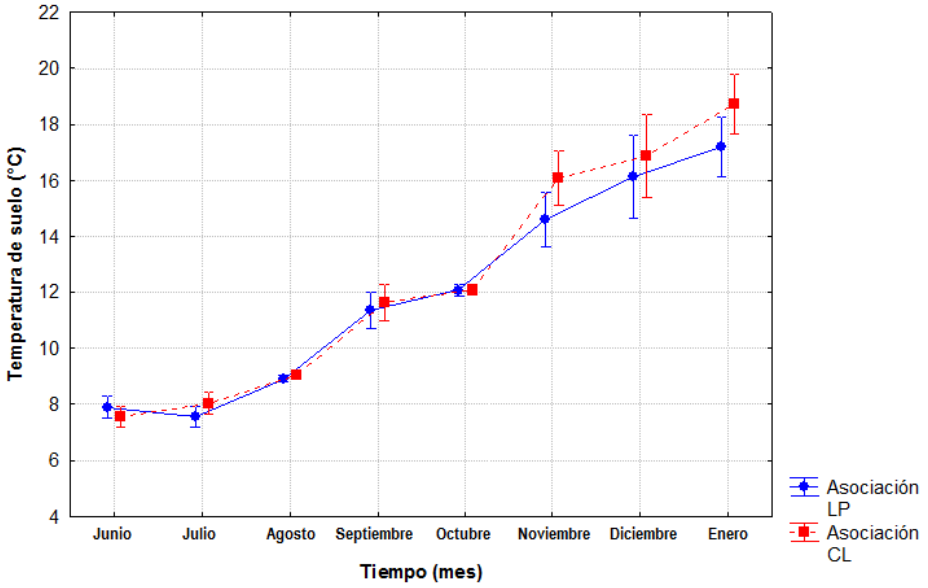

Fig. 7.- Variación de la temperatura del suelo (en ºC) según la asociación vegetal (LP-CL) durante 8 meses (junio 2015 a enero 2016). Las barras verticales indican intervalos de confianza al 95%.

Los valores promedio encontrados para la variable temperatura del aire (en °C) para cada asociación vegetal (LP-CL) durante los 8 meses de muestreo se resumen en la Figura 8. Se observa que durante los meses de invierno y en particular julio y agosto, las temperaturas en ambas asociaciones vegetales son bajas, no superando los 14°C, pero mayores que las temperaturas del suelo. A partir de octubre la temperatura ambiental incrementa, alcanzando en el último mes valores cercanos a los 21°C para la asociación CL, mientras que para la asociación LP estos se aproximan a 26°C. En general la asociación LP es levemente más cálida que la asociación CL durante los meses de verano, pero en invierno fueron muy similares. Esto podría explicarse porque al ser los sitios de la asociación canelo-lingue más hidrófilos, el agua cerca de ellos podría actuar como un buffer térmico, amortiguando las temperaturas del aire en los meses más cálidos.

El test de AMR indicó que las temperaturas del aire no difieren entre los tipos de asociación vegetal ($F_{(1,6)} = 4.29$, $p = 0.08$), pero si entre meses de muestreo ($F_{(7,42)} = 56.34$, $p < 0.05$) y en la interacción entre asociaciones vegetales y meses de muestreo ($F_{(7,42)} = 3.77$, $p = 0.003$), debido a que las diferencias térmicas entre ambos tipos de asociaciones vegetales difieren en los meses de verano (donde CL< LP).

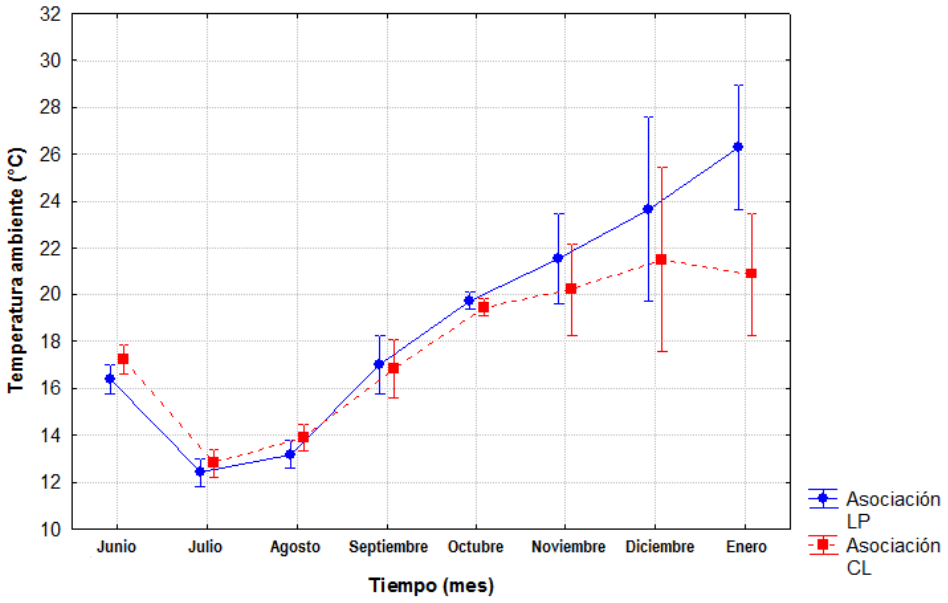

Fig. 8.- Variación de la temperatura del aire (en ºC) según la asociación vegetal (LP-CL) durante 8 meses (junio 2015 a enero 2016). Las barras verticales indican intervalos de confianza al 95%.

Los valores de la variable humedad relativa del aire (en %) para cada asociación vegetal (LP-CL) durante los 8 meses de muestreo se resumen en la Figura 9. Se observa que los valores son muy similares para ambas asociaciones vegetales. El periodo más húmedo corresponde a junio-agosto (invierno 2015), lo que coincide con el incremento de las precipitaciones. Desde septiembre 2015 se evidencia un descenso abrupto de la humedad relativa del aire de casi un 20% para ambas asociaciones.

La prueba de AMR para la humedad relativa del aire indicó que hubieron diferencias significativas entre meses ($F_{(7,42)} = 23.49$, $p < 0.05$), pero no entre asociaciones vegetales ($F_{(1,6)} = 0.67$, $p = 0.44$) ni en la interacción Mes x Asociación Vegetal ($F_{(7,42)} = 1.09$, $p = 0.38$).

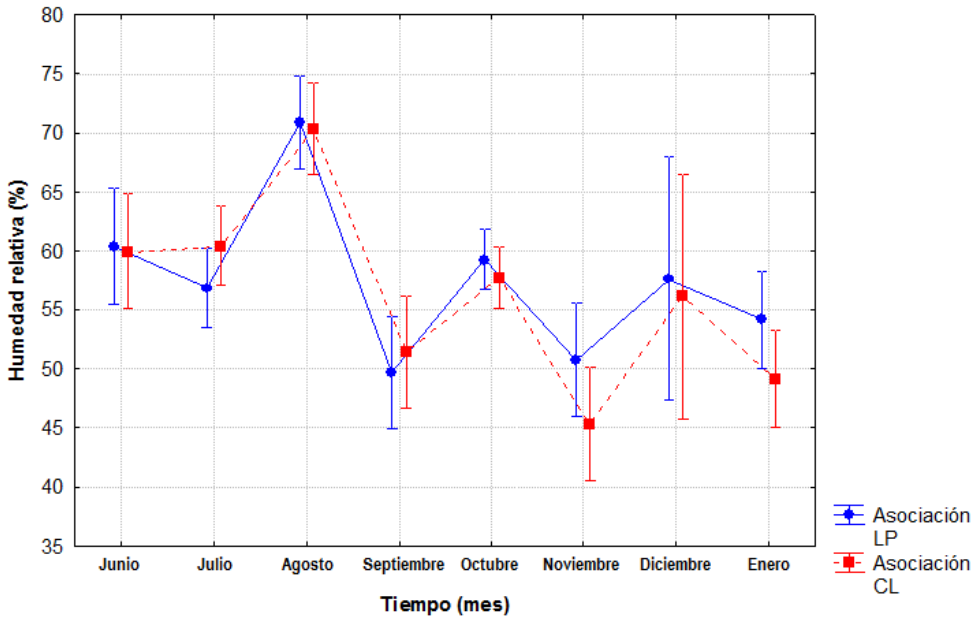

Fig. 9.- Variación de la Humedad Relativa (en %) según la asociación vegetal (LP-CL) durante 8 meses (junio 2015 a enero 2016). Las barras verticales indican intervalos de confianza al 95%.

La luminosidad de las asociaciones vegetales (LP-CL) durante los 8 meses de muestreo se muestra en la Figura 10. Durante los primeros meses de muestreo (junio y julio) las mediciones fueron similares para ambas asociaciones vegetales, siendo los valores más bajos de todo el período de muestreo. Si bien hay un aumento en la luminosidad desde el mes de agosto para ambas asociaciones, este se hace más patente al comenzar la primavera, lo que se explicaría principalmente por el aumento de horas luz/día propio de la estación estival.

El test de AMR indico que la luminosidad difirió entre meses ($F_{(7,42)} = 15.85$, $p < 0.05$), pero no entre asociaciones vegetales ($F_{(1,6)} = 0.47$, $p = 0.52$) ni en la interacción Mes x Asociación Vegetal ($F_{(7,42)} = 1.91$, $p = 0.09$).

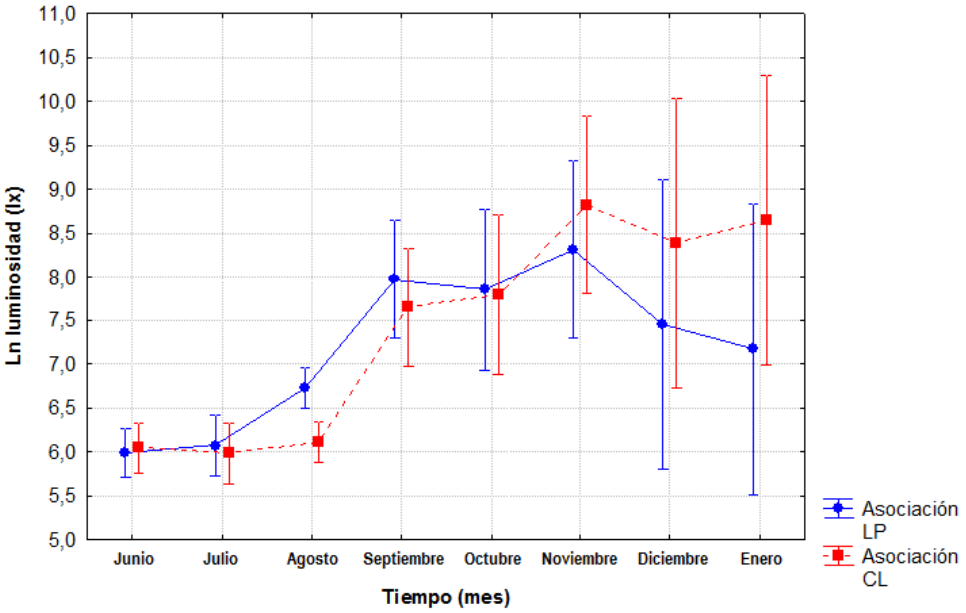

Fig. 10.- Variación de luminosidad (en lux) según la asociación vegetal (LP-CL) durante 8 meses (junio 2015 a enero 2016). Las barras verticales indican intervalos de confianza al 95%. La variable fue transformada a Logaritmo neperiano para cumplir con los supuestos del test.

El espesor del mantillo de hojarasca (en cm) para cada asociación vegetal (LP-CL) durante los 8 meses de muestreo se resume en la Figura 11. La hojarasca se adelgazó progresivamente en los meses de muestreo, lo cual es esperable dado el efecto acumulativo de la descomposición de hojarasca y la remoción de material por las precipitaciones de invierno.

El test de AMR indicó que el espesor del mantillo de hojarasca difirió significativamente entre meses de muestreo ($F_{(7,42)} = 8.67$, $p < 0.001$), pero no entre asociaciones vegetales ($F_{(1,6)} = 0.001$, $p = 0.98$) ni en su interacción ($F_{(7,42)} = 0.61$, $p = 0.74$).

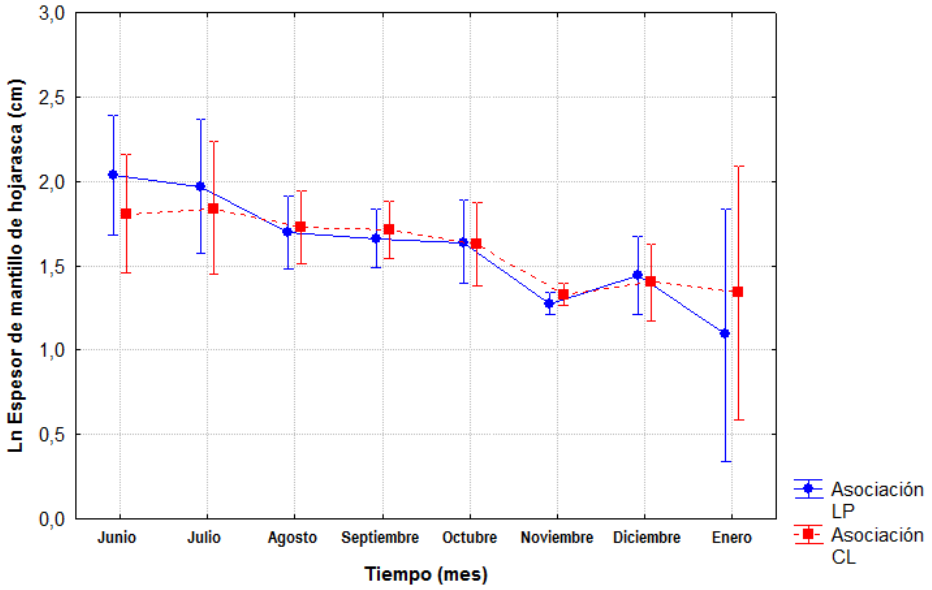

Fig. 11.- Variación del espesor del mantillo de hojarasca (en cm) según la asociación vegetal (LP-CL) durante 8 meses (junio 2015 a enero 2016). Las barras verticales indican intervalos de confianza al 95%. La variable fue transformada a Logaritmo neperiano para cumplir con los supuestos del test.

6.2. Tasas de descomposición (*k*).

Se calcularon las tasas de descomposición (*k*) para ambas asociaciones vegetales (LP-CL) durante los 8 meses de estudio según la ecuación 1 (ver Metodología).

Se evaluó por medio de una prueba AMR si la tasa de descomposición (*k*) difiere entre tipos de asociación vegetal (CL-LP), entre tratamientos (C, Mb, Mc) y entre meses (1ero al 8avo mes). De estos análisis resultó que existen diferencias significativas entre asociaciones vegetales ($F_{(1,18)} = 23.453$, $p = 0.00013$; Figura 12), pero no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos ($F_{(2,18)} = 0.8043$, $p = 0.462838$, Figura 13). Tampoco se encontraron diferencias significativas

en la interacción de las asociaciones vegetales con los tratamientos ($F_{(2,18)} = 0.8043$, $p = 0.462838$, Figura 14). Existen diferencias significativas entre meses ($F_{(7,126)} = 19.969$, $p < 0.005$) así como en la interacción del tiempo (meses) y las asociaciones ($F_{(7,126)} = 3.9423$, $p < 0.000634$). La interacción entre tratamientos y tiempo no fue significativa ($F_{(14,126)} = 1.3949$, $p = 0.164940$), así como tampoco lo fue la interacción entre tratamientos, asociaciones y tiempo ($F_{(14,126)} = 0.7078$, $p = 0.763204$).

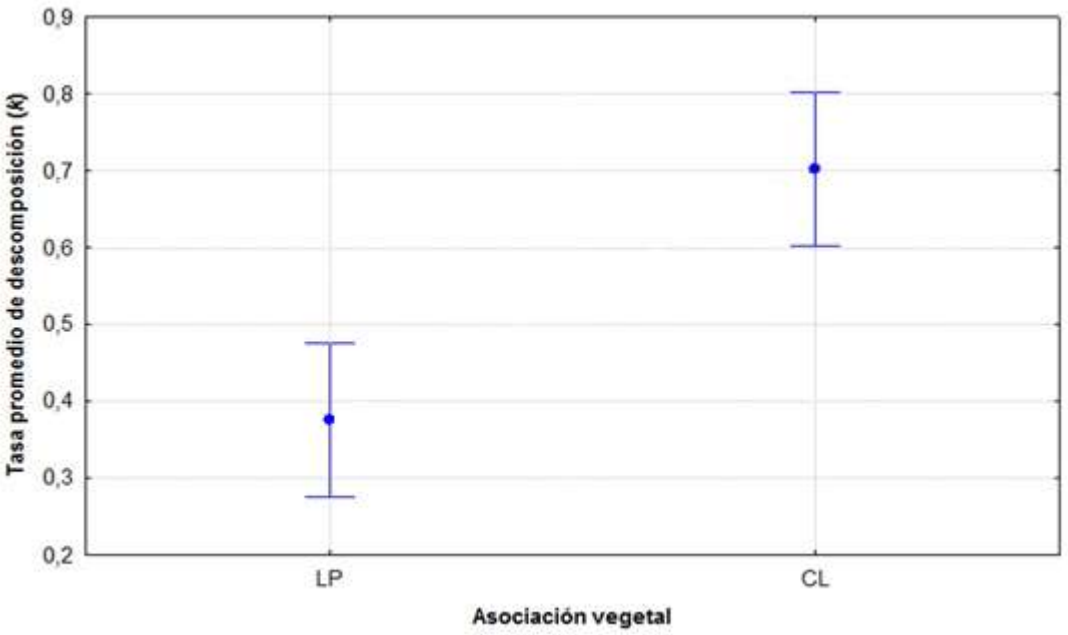

Fig. 12.- Gráfico de tasas de descomposición (*k*) promedio para asociaciones vegetales (LP-CL) durante 8 meses de muestreo (junio 2015-enero 2016). Las barras de error representan los intervalos de confianza al 95%.

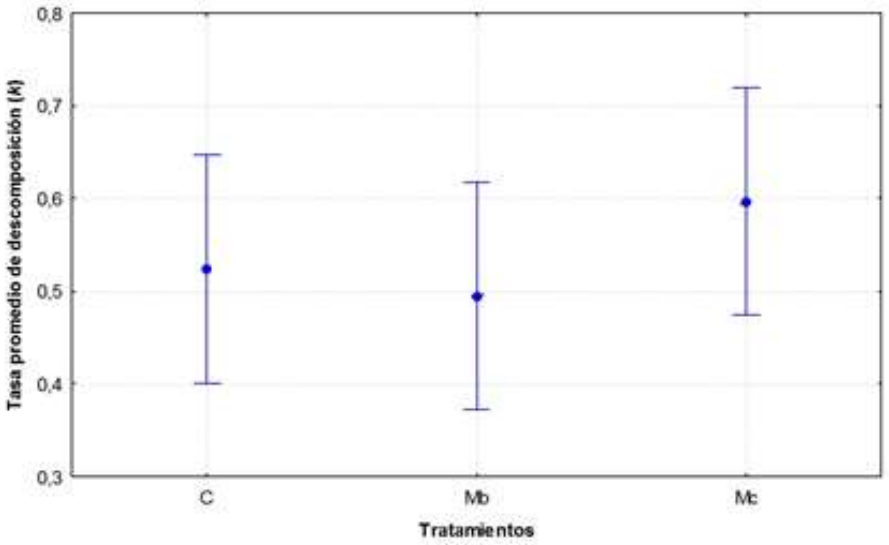

Fig. 13.- Gráfico de tasas de descomposición (*k*) promedio para tratamientos (C, Mb, Mc) durante 8 meses de muestreo (junio 2015-enero 2016). Las barras de error representan los intervalos de confianza al 95%.

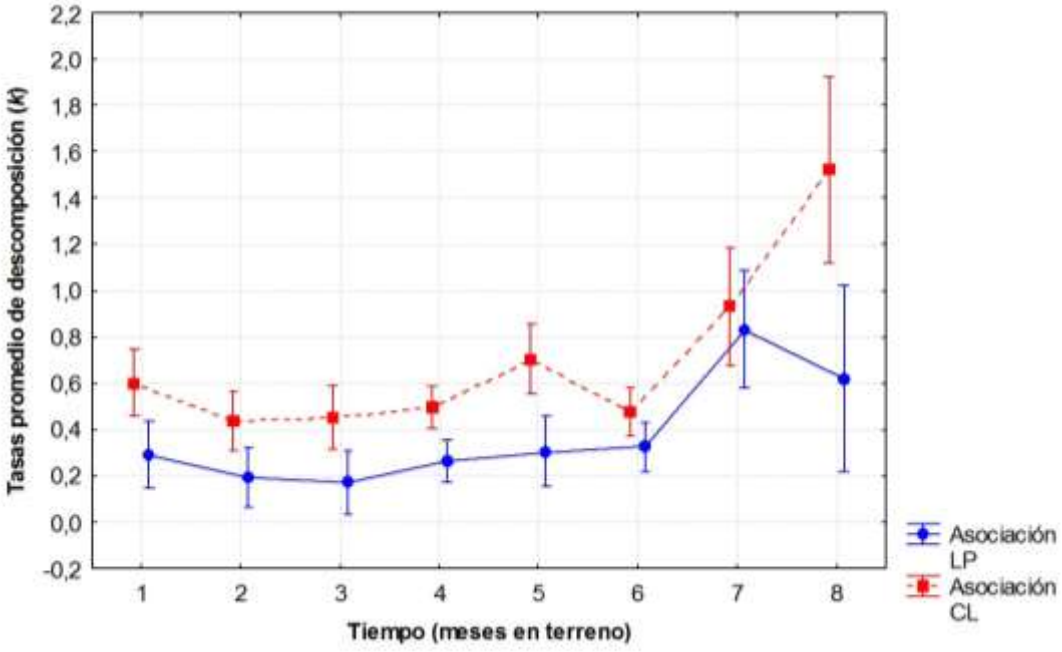

Fig. 14.- Gráfico de tasas de descomposición (*k*) mensual para interacción entre asociación vegetal (LP y CL) y tiempo en terreno (meses) durante 8 meses de muestreo (junio 2015-enero 2016). Las barras de error representan los intervalos de confianza al 95%.

6.3. Interacciones interespecíficas en la tasa de descomposición (*k*).

Se evaluó por medio de una prueba de AMR la interacción interespecífica entre *M. brevipennis* y *M. castanea* y su efecto sobre la tasa de descomposición (*k*) durante 8 meses. Se determinó que no hubieron diferencias significativas en la interacción de especies ($F_{(1,12)} = 1.13$, $p = 0.31$; ver Figura 15) y sus efectos específicos sobre la descomposición del mantillo de hojarasca respecto al control en los ocho meses (*M. brevipennis*: $F_{(7,84)} = 0.19$, $p = 0.98$ y *M. castanea*: $F_{(7,84)} = 0.89$, $p = 0.71$).

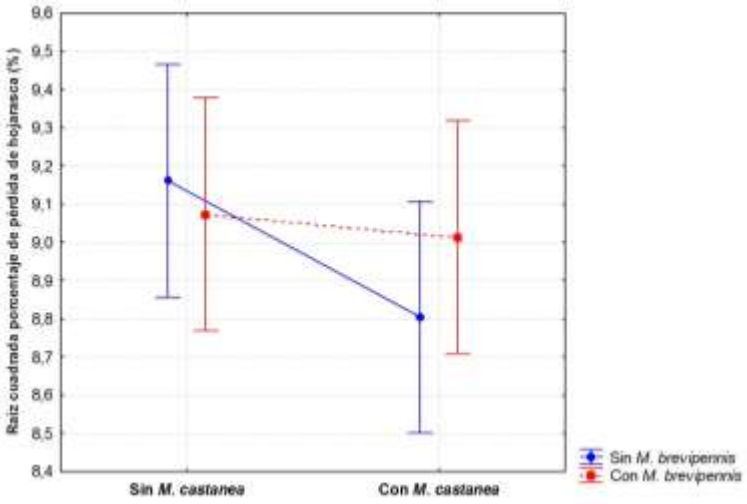

Fig. 15.- Interacción interespecífica de *M. brevipennis* y *M. castanea* y su efecto sobre el porcentaje de pérdida de hojarasca (se indican valores promedio).

El análisis de AMR mostró además que existieron diferencias significativas en descomposición en cuanto al tiempo que las bolsas de hojarasca estuvieron en terreno ($F_{(7,84)} = 13.251$, $p < 0.005$; ver Figura 16). Las bolsas que estuvieron más tiempo en terreno (de 6 a 8 meses), tuvieron significativamente una mayor pérdida

de biomasa de hojarasca (i.e. una mayor descomposición) que las bolsas que pasaron entre 2 y 5 meses. Las que permanecieron solo un mes fueron las que perdieron significativamente menos biomasa (ver Figura 16).

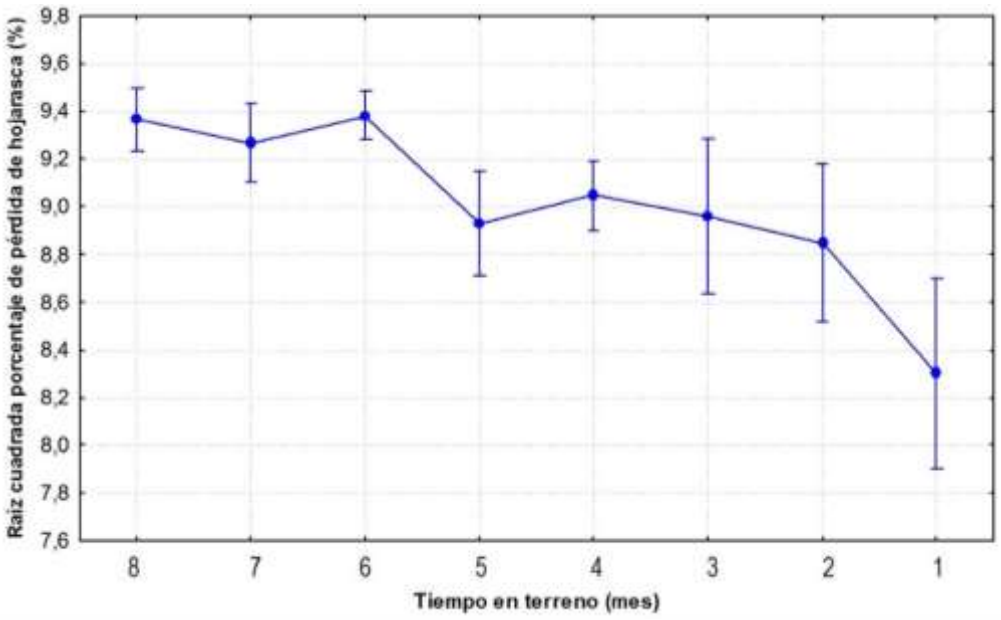

Fig. 16.- Porcentaje de pérdida de hojarasca promedio (raíz cuadrada %) durante 8 meses de muestreo (2015-2016). Las barras de error corresponden a los intervalos de confianza al 95%.

7. DISCUSIÓN

Los datos recogidos en la presente investigación indican que las tasas de descomposición (*k*) para las asociaciones vegetales muestreadas en la Reserva Nacional Río Clarillo, no se ven modificadas por las dos especies de *Moluchia* nativas de Chile que habitan en el mantillo de hojarasca LP y CL, ya sea en solitario o en conjunto.

La preferencia de las cucarachas por zonas donde el mantillo de hojarasca es abundante y existe gran cobertura arbórea, no se explicaría por estar alimentándose de la hojarasca (Solervicens & Estrada, 2002), dado el efecto no significativo de estas especies sobre las tasas de descomposición (*k*) de las asociaciones vegetales LP y CL. Si una de estas dos especies estimulase la descomposición del mantillo de hojarasca de las asociaciones vegetales muestreadas, la descomposición habría sido mayor que en el control (i.e. bolsas sin cucarachas). Resultados similares se han evidenciado anteriormente en otros sistemas boscosos y con otros insectos abundantes en la hojarasca. Por ejemplo, Centella *et al.* (2003) hipotetizaron que *Dyctineis asperatus* (Coleoptera: Chrysomelidae) poseía una relación trófica generalista con las asociaciones vegetales conformadas por boldo (*Peumus boldus*), litre (*Lithraea caustica*), peumo (*Crytocarya alba*), olivillo (*Aextoxicon punctatum*) y arrayán (*Luma apiculata*), dadas sus altas abundancias relativas en estas asociaciones en sistemas boscosos de Hualpén, Región del Bío-Bío, Chile. Se concluyó que a pesar de las altas abundancias en terreno de esta especie en las asociaciones litre-boldo, de la cual

se estaría alimentando, en ensayos manipulativos donde fue alimentado con hojarasca menos dura (i.e. más nutritiva), hubo una preferencia mayor por este recurso trófico y sobrevidas tan altas como en la situación natural. Esto permite deducir que la elección de hojarasca en terreno de *D. asperatus* no representa necesariamente una relación trófica óptima desde lo nutricional, sino más bien, estaría dada por aspectos conductuales (i.e. oviposición) determinados por otros atributos de las hojas, tales como su concavidad. Gilbert (1979) describe este fenómeno como una monofagia ecológica, existiendo una restricción por parte de un insecto a la herbivoría de una especie vegetal por razones no fisiológicas, sino por razones asociadas a la reproducción. Al comparar estos resultados con lo ocurrido en esta investigación, se tiene que las cucarachas del género *Moluchia* están descritas como omnívoras y generalistas (Blanchard 1851; Gay 1851; Philippi 1863; Bell *et al.* 2007), además que por ser blátidos estarían adaptados al consumo de materia orgánica fresca (Wharton & Wharton 1965) y al consumo de materia orgánica en descomposición (Bell *et al.* 2007), lo que haría esperable que por su abundancia en la hojarasca participaran en la descomposición de la hojarasca. Dado que este no fue el resultado observado, es posible que *M. brevipennis y M. castanea* no actúen como descomponedores de hojarasca, pero si se encuentren presentes en la hojarasca debido a que: 1) consumen otros recursos de origen animal encontrados en la hojarasca, como otros insectos, 2) consumen hojarasca de plantas menos duras y más nutritivas, dado que hojas duras y con altos niveles de esclerofilia, representan para los insectos un sustrato de poca preferencia (Gonzalez & Seastedt 2001), o 3) solo utilicen la hojarasca como un hábitat de

desplazamiento y de escape de la depredación, consumiendo otros organismos fuera de la hojarasca, posiblemente en la noche.

Con respecto a la primera opción, si las cucarachas están consumiendo otros organismos, el consumo de estos tampoco tiene ningún efecto sobre la descomposición, ya que de ser así se apreciaría una menor tasa de descomposición en las bolsas con las especies de *Moluchia* respecto al control. Este también sería el caso si las cucarachas se alimentaran de la microbiota descomponedora.

Con respecto a la segunda opción, dado que las hojas de la asociación canelo-lingue son menos duras que las de litre-peumo y se descomponen más rápido al ser más hidrófilas, si las cucarachas actuarán sobre la descomposición de hojas menos esclerófilas estas debiesen haber tenido una tasa de descomposición mayor que litre-peumo en presencia de cucarachas y que el control, lo que no ocurrió, sugiriendo que esta opción es poco probable.

Respecto a la tercera opción, cabe destacar que las cucarachas requieren de entornos sombreados con temperatura ambiental y humedad del aire estables (Bell *et al.* 2007), lo cual es ofrecido por el mantillo de hojarasca de las asociaciones LP y CL, dadas las mediciones registradas en terreno para temperatura de aire y suelo, humedad relativa y luminosidad en ambas asociaciones, entre las que no hubo diferencias significativas, permitiendo así un hábitat adecuado para estas especies y explicaría sus abundancias en estas asociaciones vegetales (ver Solervicens & Estrada 2002). Esto sugiere la idea que las dos especies de *Moluchia* pueden usar la hojarasca principalmente como refugio y no como recurso trófico. Esto se ve reforzado con los resultados obtenidos para la interacción entre *M. brevipennis* y *M.*

castanea, entre las cuales no existen efectos aditivos para las tasas de descomposición, así como tampoco efectos antagonistas significativos. La presencia abundante de las dos especies de *Moluchia* en la hojarasca LP y CL no implicaría que estas cumplan un rol en la descomposición de la hojarasca, sino que simplemente lo usan como refugio (Vohland & Schroth 1999) o para alimentarse de materia orgánica animal viva o muerta. Respecto a esto último, los datos recopilados en esta tesis no permiten tener certeza del uso que le dan a la hojarasca estas dos especies de cucarachas, pero si permitirían descartar su acción como descomponedores y por tanto como consumidores de hojarasca.

A su vez, los resultados indican que ninguna de las dos especies de cucarachas contribuye de manera indirecta en la descomposición del mantillo LP-CL, por ejemplo, promoviendo una mayor fragmentación de hojas, transportando y produciendo un hábitat propicio para la microbiota o alimentándose de esta, ya que no hay diferencias entre tratamientos y control respecto a las tasas de descomposición.

Finalmente, si se consideran aspectos morfológicos, es posible relacionar la armadura bucal de las cucarachas con sus hábitos alimenticios omnívoros (Bell *et al.* 2007), ya que la morfología bucal de los insectos permite la explotación de solo algunos elementos alimenticios presentes en el medio (Arens 1989). Insectos omnívoros como las cucarachas poseen en cada mandíbula estructuras denticuladas distales a modo de incisivos y una zona de molienda proximal a éstas, denominada mola. Al observar la armadura bucal de *M. brevipennis* y *M. castanea* aparecen las estructuras mencionadas, lo que contrasta con armaduras bucales de

insectos exclusivamente herbívoros que solamente poseen una gran mola, y no dentículos (Blanke *et al.* 2012; Friedemann *et al.* 2012; Wipfler *et al.* 2012). Estos antecedentes morfológicos podrían apoyar el supuesto de que *M. brevipennis* y *M. castanea* consuman materia orgánica vegetal y animal, considerando el hecho de que la entomofauna que habita el mantillo de hojarasca en sistemas boscosos posee tendencia al generalismo más que a la especialización en el uso de recursos tróficos (Anderson 1977; Petersen 2002; Maraun *et al.* 2003). A su vez, el tamaño del recurso trófico potencial también afecta el uso del mismo por parte del insecto, observándose que el tamaño de los fragmentos de hojas ingeridos por insectos cuyas armaduras bucales son masticadoras, influyen en la facilidad para usar el recurso trófico de manera efectiva (Schoonhoven *et al.* 2005), teniendo como ejemplo a larvas de satúrnidos que se alimentan solo de materia orgánica vegetal alargada y de tamaño regular, o a larvas de esfíngidos que prefieren hojas de baja dureza que pueden cercenar en pequeños trozos que solo así pueden ingerir (Bernays & Janzen 1988).

Por último, se observó que las tasas de descomposición de la hojarasca de la asociación canelo-lingue fue mayor que las de litre-peumo, lo que puede ser explicado por la menor esclerofilia de las hojas de canelo-lingue, lo cual se sabe aumenta la tasas de descomposición (Hättenschwiler *et al.* 2013). También estas diferencias podrían explicarse por condiciones microclimáticas más favorables a un aumento de la descomposición en la asociación canelo-lingue (Côuteaux *et al.* 1995), pero como no se detectaron diferencias significativas de temperatura, humedad, pH y luminosidad, e incluso del grosor de hojarasca entre asociaciones

vegetales, se puede concluir que las diferencias en la calidad química de las hojas de las dos asociaciones vegetacionales explican las diferencias observadas en sus tasas de descomposición, independiente del efecto nulo que tuvieron las dos especies de *Moluchia* sobre este proceso.

7. CONCLUSIONES.

Frente a los resultados obtenidos por medio del trabajo en terreno y el posterior análisis en laboratorio, respecto al problema de investigación *"¿cuál es el rol que cumplen las cucarachas M. brevipennis y M. castanea en la descomposición de materia orgánica vegetal, sus relaciones interespecíficas y el efecto comunitario de los blátidos sobre este proceso ecosistémico en un ecosistema esclerófilo de Chile Central?"*, se tiene para las hipótesis planteadas:

1. *Si las cucarachas son habitantes típicos del mantillo de hojarasca vegetal del matorral esclerófilo de Chile Central y se alimentan de él, su presencia debiese aumentar las tasas de descomposición de hojarasca.*

Los resultados indican que las cucarachas presentes en las asociaciones vegetales conformadas por litre (*Lithraea caustica*) y peumo (*Cryptocarya alba*), y por canelo (*Drymis winteri*) y lingue (*Persea lingue*), representadas en esta investigación por *Moluchia brevipennis* y *Moluchia castanea,* no poseen efectos significativos sobre las tasas de descomposición (*k*) de hojarasca. Sin embargo, su presencia tampoco disminuyó las tasas de descomposición, por lo que tampoco se puede asegurar que estén alimentándose a partir de la microbiota descomponedora que prolifera en la hojarasca.

La hojarasca al no ser una buena opción nutricional para los insectos en general (inclusive para los estrictamente herbívoros), además de la tendencia al generalismo por parte de la entomofauna que forma parte de la comunidad epigea

del mantillo de hojarasca avalan estas conclusiones. Estos resultados si bien no esclarecen plenamente los hábitos tróficos de estas especies en relación a sus nulos efectos sobre las tasas de descomposición, resultan ser la primera aproximación concreta en torno a los hábitos tróficos de los blatélidos nativos y su efecto sobre la hojarasca, en la cual si bien son abundantes, no necesariamente la explotan como recurso trófico, sino más bien la estarían utilizando como refugio o se estarían alimentando de materia orgánica de origen animal.

2. *Si las tasas de descomposición se incrementan con la humedad ambiental y esto a su vez favorece la actividad de las cucarachas, la tasa de descomposición debería ser mayor en la asociación vegetal más hidrófila (canelo-lingue).*

La tasa de descomposición en la asociación CL fue mayor que en LP, como se había predicho de acuerdo al efecto ambiental. Sin embargo, ya que no se observaron diferencias significativas entre asociaciones vegetales en las variables temperatura del aire y suelo, ni tampoco de humedad relativa ni luminosidad, las diferencias en las tasas de descomposición observadas entre asociaciones vegetales pueden ser debidas a que las hojas de canelo-lingue son más fáciles de descomponer, debido a su composición química y/o a que son menos duras que las de litre-peumo. Junto con esto y debido a que ninguna de las dos especies de *Moluchia* mostró diferentes niveles de descomposición según el tipo de hojarasca de cada asociación vegetal, se concluye que la actividad trófica de las cucarachas no fue modificada por el tipo de asociación vegetal. La mayor descomposición en CL podría tener dos explicaciones: 1) tanto *M. brevipennis* como *M. castanea* no

consumen hojarasca de ninguna de las dos asociaciones vegetales, pero la actividad microbiana descomponedora fue mayor en la hojarasca CL por ser un sustrato de mejor calidad química para los microorganismos, o 2) *M. brevipennis* y *M. castanea* usan como recurso trófico la microbiota que prolifera en la asociación LP por sobre CL, disminuyendo las tasas de descomposición de las primeras respecto de las segundas. Esta última explicación tiene poco sustento ya que al comparar las tasas de descomposición de la asociación LP con y sin *Moluchia*, no se observan diferencias significativas, sugiriendo que estas no disminuyen la actividad de los microorganismos descomponedores en caso de que se alimentasen de ellos.

3. *Dado que las 2 especies de cucarachas coexisten en el mismo hábitat y se alimentarían de un recurso abundante como el mantillo de hojarasca, se esperaría un efecto aditivo de ambas especies en la tasa de descomposición de la hojarasca.*

Se concluye que la coexistencia de *M. brevipennis* y *M. castanea* en el mantillo de hojarasca procedente de la asociación vegetal CL no generó un efecto aditivo sobre la tasa de descomposición (*k*). Si bien los resultados del análisis indican que la interacción no es significativa, como era de esperarse si la interacción fuese aditiva, ni *M. brevipennis* ni *M. castanea* difieren en su efecto sobre las tasas de descomposición, por lo que la suma de sus efectos descomponedores también es nulo.

Finalmente, si bien dos de las tres hipótesis de investigación planteadas en este trabajo no fueron corroboradas (H1 y H3), y una se corroboró pero no según lo esperado (H2), el estudio permitió un acercamiento concreto e inédito al estudio de la descomposición de la hojarasca y a la ecología del grupo de los blátidos nativos, aportando información inédita respecto a sus hábitos y su falta de relación con la descomposición de hojarasca. Faltan aún más investigaciones que permitan dilucidar con claridad cuál es el rol de las cucarachas nativas en la ecología del bosque esclerófilo y en otros sistemas boscosos de Chile, así como cuáles serían sus relaciones tróficas y sus interacciones con otras especies.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.

1. ADL, S. M. (2003). Chapter 4: Reconstructing the soil food web. En: The ecology of soil decomposition (eds.: Adl, S.M.) CABI Publishing, Cambridge, Massachusetts. Estados Unidos.
2. AERTS, R. (1997). Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. Oikos 79: 439-449.
3. ANDERSON, J.M. (1977). The organization of soil animal communities. Ecological Bulletins 25: 15-23.
4. ANDERSON, J.M. (1987). Interactions between invertebrates and microorganisms: noise or necessity for soil processes? En: Ecology of microbial communities (eds.: Fletcher, M., Grag, T.R.G., & J.G. Jones). Pp. 125-145. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
5. ANDERSON, J.M. (1995). Soil organisms as engineers: microsite modulation of macroscala processes. En: Linking species to ecosystems (eds: Jones, C.G. & J.H. Lawton), pp: 94-106. Nueva York. Estados Unidos.
6. ANDERSON, J.M. (2000). Food web functioning and ecosystem processes: problems and perceptions of scaling. En: Invertebrates as webmasters in ecosystems (eds.: Coleman, D.C. & P.F. Hendrix), pp. 3-24. Wallingford: CABI Publishing. Nueva York, Estados Unidos.
7. ARENS, W. (1989). Comparative functional morphology of the mouthparts of stream animals feeding on epilithic algae. Archiv für Hydrobiologie - Supplement 83: 253-354.

8. ATTIWILL, P.M. (1968). The loss of nutrients from decomposing litter. Ecology 49: 142-145.
9. BALVANERA, P., KREMEN, C. & MARTÍNEZ-RAMOS, M. (2005). Applying community structure analysis to ecosystem function: examples from pollination and carbon storage. Ecological Applications 15(1): 360-375.
10. BARDGETT, R.D. (2005). The biology of soil: A community and ecosystem approach. Oxford Univ. Press. Oxford, Reino Unido. 253 pp.
11. BARRION, A.T. & J.A. LITSINGER (1997). *Dichogaster nr. curgensis* Michaelsen (Annelida: Octochaetidae): an earthworm pest of terraced rice in the Philippine Cordilleras. Crop Protection 16(1): 89-93.
12. BEGON, M., TOWSEND, C.R. & J. L. HARPER (2006). The flux of energy trough ecosystems. En: Ecology, from individuals to ecosystems. (eds.: Artmed Editora). 4th Edition. Blackwell Publishing. Massachusetts, Estados Unidos. 714 pp.
13. BELL, W.J. (1990) Biology of the cockroach. En: Cockroaches as Models for Neurobiology: Applications in Biomedical Research 1. (eds.: Huber, I., Masler, E.P. & B.R. Rao). CRC Press, Boca Raton, Florida, Estados Unidos. 7–12.
14. BELL, W.J., ROTH, L.M. & C. NALEPA (2007). Diets and foraging. En: Cockroaches. Ecology, Behavior, and Natural History. (eds.: John Hopkins University Press). Maryland, Estados Unidos. 237 pp.
15. BERG, B. & R. LASKOWSKI (2005) Litter decomposition: A guide to carbon and nutrient turnover. (B. Berg & R. Laskowski Eds.) Academic Press, New York. 448 pp.

16. BERG, B., BERG, M.P., BOTTNER, P., BOX, E., BREYMEYER, A., DE ANTA, R., COUTEAUX, M. ESCUDERO A., KRATZ, W., MADEIRA, M. , MÄLKÖNEN, E., MCCLAUGHERTY, C., MEENTEMEYER, V., MUÑOZ, F., PIUSSI, P., REMACLE, J. & DE SANTO A. V. (1993). Litter mass loss rates in pine forests of Europe and Eastern United States: some relationship with climate and litter quality. Biochemistry 20: 127-159.
17. BERNAYS, E.A. & D.H. JANZEN (1988). Saturniid and sphingid caterpillars: two ways to eat leaves. Ecology 69: 1153-1160.
18. BINKLEY, D. (1986) Forest nutrition management. John Wiley & Sons, New York. 290 pp.
19. BLANCHARD, E. (1851). Dermapteros. En: Historia física y política de Chile. Zoología. Volumen 6. París, Claudio Gay (Eds). Casa del autor. 572 pp.
20. BLANKE. A., WIPFLER, B., LETSCH, H., KOCH, H., BECKMANN, F., BEUTEL, R. & B. MISOF (2012). Revival of Palaeoptera–head characters support a monophyletic origin of Odonata and Ephemeroptera (Insecta). Cladistics 28(6): 560–581.
21. BRINSON, M.M. (1977) Decomposition and nutrient exchange of litter in an alluvial swamp forest. Ecology. 58, 601.
22. CADISH, G. & K.E. GILLER (1997). Driven by nature: Plant litter quality and decomposition. CAB International-University Press, Cambridge, Reino Unido.
23. CALDENTEY, J., IBARRA, M. & J. HERNÁNDEZ (2001). Litter fluxes and decomposition in *Nothofagus pumilio* stands in the region of Magallanes, Chile. Forest Ecology and Management 148: 145-157.

24. CÀRCAMO, H.A., ABE, T.A., PRESCOTT, C.E., HOLL, F.B. & C.P. CHANWAY (2000). Influence of millipedes on litter decomposition, N mineralization, and microbial communities in a coastal forest in British Columbia, Canada. Canadian Journal of Forest Research 30: 817-826.
25. CENTELLA, C., JERÉZ, V., GONZÁLEZ, U. & M. BITTNER (2003). Especialización en el uso de hospederos de *Dyctineis asperatus* (Blanchard, 1851) en un fragmento de vegetación esclerófila-higrófila en la Península de Hualpén, Chile. Revista Chilena de Historia Natural 76: 391-400.
26. CHOONG, M.F. (1996). What makes a leaf tough and how this affects the pattern of *Castanopsis fissa* leaf consumption by caterpillars. Functional Ecology 10: 668-674.
27. CHOONG, M.F., LUCAS, P.W., ONG, J.S., PEREIRA, B., TAN, H.T.W. & I.M. TURNER (1992). Leaf fracture toughness and sclerophylly: their correlations and ecological implications. New Phytologyst 121: 597-610.
28. COLEY, P.D. (1983) Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. Ecological Monographs 53: 535-541.
29. COLEY, P.D., J.P. BRYANT & F.S. CHAPIN III (1985). Resource availability an plant antiherbivore defence. Science 230: 895-899.
30. COLEMAN, D.C., REID C.P.P. & C.V. COLE (1983). Biological strategies of nutrient cycling in soil systems. En: Advances in ecological research (ed.: Macfadyen, A. & E.D. Ford), Nueva York, Estados Unidos. Pp: 1-55.
31. COLEMAN, D. C. & D. A. CROSSLEY (1996). Fundamentals of soil ecology. Academic Press, New York. Nueva York, Estados Unidos.

32. CONAF. (1996). Plan de manejo Reserva Nacional Río Clarillo, documento de trabajo N° 247. Unidad de Gestión de Patrimonio Silvestre. Ministerio de Agricultura. Santiago, Chile.
33. CORNELISSEN, J.H.C. & K. THOMPSON (1997). Functional leaf atributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants. New Phytologist 143: 191-200.
34. COÛTEAUX, M.M., BOTTNER, P. & B. BERG (1995). Litter decomposition, climate and litter quality. Trends in Ecology & Evolution 10: 63-66.
35. CRAGG, R.G. & R.D. BARDGETT (2001). How changes in soil faunal diversity and composition within a trophic group influence decomposition processes. Soil Biology & Biochemistry 33: 2073-2081.
36. DAVID, J.F. & D. GILLON (2002). Annual feeding rate of the millipede *Glomeris marginata* on holm oak (*Quercus ilex*) leaf litter mediterranean conditions. Pedobiology 46: 42-52.
37. DI CASTRI, F. & E. HAJEK (1976). Bioclimatología de Chile. Editorial Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile.
38. DOW, J. (1986). Generalists: Scavenger detritivores. En: Insect midgut function. Advances in insect physiology, 19: 187-328. (eds.: Academic Press Inc.) Londres, Inglaterra.
39. EKSCHMITT, K., KLEIN, A., PIEPER, B. & V. WOLTERS (2001). Biodiversity and functioning of ecological communities-why is diversity important in others? Journal of Plant Nutrition and Soil Science 164: 239-246.

40. EHRLICH, P.R. & A.H. EHRLICH (1981). Extinction: the causes and consequences of the disappearance of species. Random House. 305 pp.
41. ESTRADA, P. & J. SOLERVICENS (2004). Variación temporal de la entomofauna epigea de asociaciones vegetacionales esclerófilas de la Reserva Nacional Río Clarillo (Región Metropolitana, Chile). Acta Entomológica Chilena 28 (1): 7-21.
42. FRIEDEMANN, K., WIPFLER, B., BRADLER, S. & G. BEUTElR (2012). On the head morphology of Phylliumand the phylogenetic relationships of Phasmatodea (Insecta). Acta Zoologica 93: 184–199
43. FOELKEL, C. (2008). Minerais e nutrientes das árvores dos eucaliptos: Aspectos ambientais, fisiológicos, silviculturais e industriais acerca dos elementos inorgânicos presentes nas árvores. Eucaliptus Online & Newsletter, Septiembre. Disponible en http://www.eucalyptus.com.br/
44. GAJARDO, R. 1994. La Vegetación Natural de Chile. Clasificación y Distribución Geográfica. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 165p.
45. GALLARDO A. & J. MERINO (1993). Leaf decomposition in two mediterranean ecosystems of southwest Spain – influence of substrate quality. Ecology 74: 152-161.
46. GAY, C. (1851). Dermapteros. En: Historia física y política de Chile. Zoología Volumen 6. París, Casa del autor. 572 pp.
47. GILBERT, L.E. (1979) Development of theory in the analysis of insect-plant interactions. En: Horn DJ & RD Mitchell (eds) Analysis of ecological systems: 117-154. Ohio State University Press, Columbus, Ohio, USA

48. GONZÁLEZ, G. & T. SEASTEDT (2001). Soil fauna and plant litter decomposition in tropical and subalpine forests. Ecology 82(4): 955-964.
49. HÄTTENSCHWILER, S. & D. BRETSCHER (2001). Isopod effects on descomposition of litter produced under elevated CO_2, N deposition and different soils types. Global Change Biology 7: 565-579.
50. HÄTTENSCHWILER, S. & P. GASSER (2005). Soil animals alter plant litter diversity effects on decomposition. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 102: 1519-1524.
51. HÄTTENSCHWILER, S., TIUNOV, A. & S. SCHEU (2013). Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 36: 191-218.
52. HECTOR, A., SCHMID, B., BEIERKUHNLEIN, C., CALDEIRA, M.C., DIEMER, M., DIMITRAKOPOULOS, P.G., FINN, J.A., FREITAS, H., GILLER, P. S., GOOD, J., HARRIS, R., HÖGBERG, P., HUSS-DANELL, K., JOSHI, J., JUMPPONEN, A., KÖRNER, C., LEADLEY P.W., LOREAU, M., MINNS, A., MULDER, C.P.H., O'DONOVAN, G.O., OTWAY, S.J., PEREIRA, J.S., PRINZ, A., READ, D.J., SCHERER-LORENZEN, M., SCHULZE, E.D., SIAMANZIOURAS, A.S.D., SPEHN, E.M., TERRY, A.C., TROUMBIS, A.Y., WOODWARD, F.I., YACHI, S. & J.H. LAWTON (1999). Plant diversity and productivity experiments in european grasslands. Science 286: 1123-1127.
53. HERNÁNDEZ, J.R. (2000). Modificaciones en el aporte y la descomposición de hojarasca por la intervención silvícola en bosques naturales de lenga

(*Nothofagus pumilio*). Memoria de Título, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

54. HOBBIE, S.E. (1996). Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra. Ecological Monographs 66: 503-522.
55. HOOPER, D.U. & P.M. VITOUSEK (1997). The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. Science 277: 1300-1302.
56. JANSSON, P.E. & B. BERG (1985) Temporal variation of litter decomposition in relation to simulated soil climate. Long term decomposition in a Scots pine forest. Can. J. Bot. 63: 1008.
57. JAX, K. (2005). Function and “functioning” in ecology: what does it mean?. Oikos 111(3): 641-648.
58. JONES, C.G., LAWTON, J.H. & M. SHACHAK. (1994). Organisms as ecosystem engineers. Oikos 69: 373-386.
59. KANEKO, N. & E.F. SALAMANCA (1999). Mixed leaf litter effects on decomposition rates and soil microarthropod communities in an oak-pine stand in Japan. Ecological Research 14: 131-138.
60. KONONOVA, M.M. (1975) Humus of virgin and cultivated soils. En: Soil components. Vol. I. (J.E. Gieseking Ed.). Springer-Verlag. Nueva York. p. 475.
61. LAAKSO, J. & H. SETÄLÄ (1999). Sensitivy of primary production to changes in the architecture of belowground food webs. Oikos 87: 57-64.
62. LAVELLE, P., BLANCHART, E., MARTIN, A., MARTIN, S., SPAIN, A.V., TOUTAIN, F., BAROIS, I. & R. SCHAEFER (1993). A hierarchical model for

decomposition in terrestrial ecosystems: applications to soils of the humid tropics. Biotropica 25: 130-150.

63. LAVELLE, P., BIGNELL, D., LEPAGE, M., WOLTERS V., ROGER, P., INESON, P., HEAL, O.W. & S. DHILLION (1997). Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. European Journal of Soil Biology 33: 159-193.
64. LOREAU, M., NAEEM, S., INCHAUSTI, P., BENGTSSON, J., GRIME, J.P., HECTOR, A., HOOPER, D.U., HUSTON, M.A., RAFFAELLI, D., SCHMID, B., TILMAN D. & D.A. WARDLE (2001). Biodiversity an ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. Science's Compass Review 294: 804-808.
65. LUSK, C., DONOSO, C., JIMÉNEZ, M., MOYA, C., OYARCE, G., REINOSO, R., SALDAÑA, A., VILLEGAS, P. & F. MATUS (2001). Descomposición de hojarasca de *Pinus radiata* y tres especies arbóreas nativas. Revista Chilena de Historia Natural 74: 705-710.
66. MARAUN, M., MIDGE S., THEENHAUS, A. & S.SCHEU (2003). Adding to 'the enigma of soil animal species diversity': fungal feeders and saprophagous soil invertebrates prefer similar food substrates. European Journal of Soil Biology 39: 85-95.
67. MARTÍN, A.E. (1995) Reciclado de bioelementos a través de la hojarasca en ecosistemas forestales de la Sierra de Gata. Sistema Central Español. Universidad de Salamanca. Facultad de Ciencias Químicas. España.
68. MCCANN, K.S. (2000) The diversity-stability debate. Nature 405: 228-233.

69. MIALL, L.C. & DENNY, A. (1886). The Structure and Life History of the Cockroach *Periplaneta orientalis* (L.). Editorial Lowell Reeve & Co., Londres, Reino Unido.

70. MIKOLA, J. & H. SETÄLÄ (1998). Relating species diversity to ecosystem functioning-mechanistic backgrounds and an experimental approach with a decomposer food web. Oikos 83: 180-194.

71. MIKOLA, J., BARDEGETT, R.D. & HEDLUND, K. (2002). Biodiversity, ecosystem functioning and soil decomposer food webs. En: Biodiversity and Ecosystem functioning-Synthesis and Perspectives (eds.: Loreau, M., Naeem, S. & P. Inchausti). Oxford University Press. Oxford, Reino Unido. pp. 169-180.

72. MORONI, J. & A. CAMOUSSEIGHT (1976). Aporte al estudio de las baratas de Chile. Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción 5: 43-52.

73. MULLINS, D.E. & D.G. COCHRAN (1987). Nutritional ecology of cockroaches. En: Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders, and Related Invertebrates (eds.: Slansky, F.J. & J.G. Rodríguez). John Wiley & Sons, Nueva York, Estados Unidos. Pp: 885-902.

74. MURRAY, D.H.A. & R. WICKS (1990). Injury levels for soildwelling insects in sunflower in the Central Highlands, Queensland. Australian Journal of Experimental Agriculture 30: 669-674.

75. NAEEM, S. & S. LI (1997). Species redundancy and ecosystem reliability. Conservation Biology 12: 39-45.

76. NAEEM, S., HAHN, D.R. & G. SCHUURMAN (2000). Producer-decomposer co-dependency influences biodiversity effects. Nature 403: 762-764.

77. NALEPA, C.A., BIGNELL, D.E. & C. BANDI (2001). Detritivory, coprophagy, and the evolution of digestive mutualisms in Dictyoptera. Insectes Sociaux 48: 194-201.
78. NIEMEYER, H. & G. CERECEDA (1984). Geografía de Chile. Tomo VIII: Hidrografía. Instituto Geográfico Militar. Santiago, Chile.
79. O'CONNELL, A. (1988). Nutrient dynamics in decomposing litter in karri (*Eucalyptus diversicolor* F Muell) forests of southwestern Australia. Journal of Ecology 76: 1186-1203.
80. OLSON, J.S. (1963). Energy storage and the balance of decomposers in ecological systems. Ecology 44: 322-331.
81. PALACIOS-BIANCHI, P. (2002). Producción y descomposición de hojarasca en un bosque maulino fragmentado. Seminario de Título. Biología Ambiental. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. Santiago. Chile.
82. PALM, C.A. & A.P. ROWLAND (1997). A minimum dataset for characterization of plant quality for decomposition. En: Driven by Nature: Plant litter quality and decomposition (Eds.: Cadish G. & K.E. Giller). Pp. 379-392. CAB International-University Press, Cambridge, Reino Unido.
83. PALLARDY, S.G. (2008). Physiology of Woody plants. Elsevier, 3th Edition. New York, USA. 454 pp.
84. PEDRASA, M.L. (1989). Producción de biomasa y circulación de nutrientes en un rodal de *Nothofagus alessandrii* Espinoza (Ruil) en la zona de Constitución. Memoria de Título, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

85. PÉREZ-HARGUINDEGUY, N., DÍAZ, S., CORNELISSEN, J.H.C., VENRAMINI, F., CABIDO, M. & A. CASTELLANOS (2000). Chemistry and thougness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. Plant Soil 218: 21-30.
86. PETERSEN, H. (2002). General aspects of collembolan ecology at the turn of the millenium. Pedobiologia 46: 246-260.
87. PHILIPPI, R.A. (1863). Verzeichniss der im Museum von Santiago befindlichen Chilenischen Orthopteren. Zeitschrift für die Gesammten Naturwissenschaften 21: 217-245.
88. POGGIANI, F. & M.V. SCHUMACHER (2004). Nutrient cycling in native forests. En: Forest nutrition and fertilization. (eds.: Goncalves, J.L.M. & V. Benedetti). Piracicaba, San Pablo, Brasil. Pp: 287-305.
89. POLYAKOVA, O. & N. BILLOR (2007). Impact of deciduous tree species on litterfall quality, decomposition rates and nutrient circulation in pine stands. Forest Ecology and Management 253: 11-18.
90. PRICE, P. (1984). Insect Ecology. J. Wiley & Sons, 2nd edition. Nueva York, Estados Unidos. 607 pp.
91. PRICE, P., LEWINSOHN, T. H., G. W., FERNANDES & W. BENSSON (1991). Evolutionary ecology in tropical and temperate regions. J. Wiley & Sons Inc., Nueva York, USA. 639 pp.
92. PROSSER, J.I. (2002). Molecular and functional diversity in soil micro-organisms. Plant Soil 244: 9-17.

93. REHN, J. A. G. (1933). On the Dermaptera and Orthoptera of Chile. Part One. Transactions of the American Entomological Society 59: 159-192.

94. REICHLE, D.E., MCBRAGER, J.F. & S. AUSUMS (1975). Ecological energetics of decomposers invertebrates in a deciduous forest and total respiration Budget. In: Progress Soil Zoology (ed.: Vanek, J.). Academia Prague, Praga, República Checa. Pp: 283-291.

95. REUBEN, L.V. (1988). Some aspects of the bionomics of *Trichoblatta sericea* (Saussure) and *Thorax porcellana* (Saravas = Saussure) (Blattaria). Tesis doctoral, Department of Zoology. Loyola College, Madras, India. 211 pp.

96. ROBERTSON, L.N. & G.B. SIMPSON (1989). The use of germinating seed baits to detects soil insect pests before crop sowing. Australian Journal of Experimental Agriculture 29: 403-407.

97. ROACH, A.M.E. & D.C.F. RENTZ (1998). Blattodea. En: Zoological Catalogue of Australia. Archeognatha, Zygentoma, Blattodea, Isoptera, Mantodea, Dermaptera, Phasmatodea, Embioptera, Zoraptera. Vol. 23. (eds.: WWK Houston, A. Wells). pp 21-162. CSIRO Publishing. Melbourne.

98. ROTH, L.M. & E.R. WILLIS (1960). The biotic associations of cockroaches. Smithsonian Miscellaneous Collections 141: 1-470.

99. RUGG, D. & H.A. ROSE (1991). Biology of *Macropanesthia rhinoceros* Saussure (Dyctoptera: Blaberidae). Annals of Entomological Society of America 84: 575-582.

100. SÁIZ, F. (1963a). Estudios sinecológicos sobre artrópodos terrestres en el bosque de Fray Jorge. Investigaciones Zoológicas Chilenas 9: 151-162.

101. SÁIZ, F. (1963b). Observaciones sinecológicas sobre artrópodos terrestres en el bosque relicto de Zapallar. Investigaciones Zoológicas Chilenas 10: 9-25.

102. SÁIZ, F. (1971). Notas ecológicas sobre los estafilínidos (Coleoptera) del Parque Nacional Fray Jorge, Chile. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile 32: 67-97.

103. SÁIZ, F. & C. CARVAJAL (1990). Incendios forestales en el Parque Nacional La Campana, sector Ocoa, V Región, Chile. Blattodea, Formicidae y Mutillidae. Impacto y recuperación. Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso 21: 51-61.

104. SÁIZ, F., SOLERVICENS, J. & C. VIVAR (1990). Incendios forestales en el Parque Nacional La Campana, sector Ocoa, V Región, Chile. VI. Coleópteros epigeos. Impacto y recuperación. Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso 21: 63-80.

105. SALAZAR, M. A. (1998). Aporte y velocidad de descomposición de la hojarasca en bosque de lenga (*Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser), Antillanca, 40ºS. Memoria de Título, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

106. SCHOOONHOVEN, L.M., VAN LOON, J.J.A. & M. DICKE (2005) Insect-Plant Biology, Ed 2. Oxford University Press, Oxford

107. SEASTEDT, T.R. (1984). The role of arthropods in decomposition and mineralization processes. Annual Review of Entomology 29: 25-46.

108. SCHAEFER, M. (1991). Ecosystem processes: secondary production and decomposition. En: Temerate deciduous forests. Ecosystems of the world (Eds.: Röhrig, E. & B. Ulrich). Elsevier, Amsterdam, Holanda. Cap 7: 175-218

109. SCHEU, S. & H. SETALA (2002). Multitrophic interactions in decomposer food-webs. Multitrophic level interactions. Cambridge University Press, Cambridge: 223-264.

110. SINGH, K.P. (1969) Studies in decomposition of leaf litter of important trees of tropical deciduous forest at Varanasi. Trop. Ecol. 20: 292.

111. SMITH, R. L. & T. M. SMITH (2007). Ecología. Pearson Educación, 6ta Edición. Madrid, España. 776 pp.

112. SOLERVICENS, J. (1973). Coleópteros del bosque de Quintero. Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso 6: 131-159.

113. SOLERVICENS J., ESTRADA P. & M. MÁRQUEZ (1991). Observaciones sobre la entomofauna de suelo y follaje en la Reserva Nacional Río Clarillo, región Metropolitana. Acta Entomológica Chilena 16: 161-182.

114. SOLERVICENS, J. & C. GONZÁLEZ (1993). Coleóptera de la Reserva Nacional Río Clarillo (Chile Central) capturados con trampa Malaise. Acta Entomológica Chilena 18: 53-63.

115. SOLERVICENS J. & P. ESTRADA (1996). Coleópteros del follaje de la Reserva Nacional Río Clarillo (Chile Central). Acta Entomológica Chilena 20: 29-44.

116. SOLERVICENS, J. & P. ESTRADA (2002). Insectos epigeos de asociaciones vegetacionales esclerófilas de la Reserva Nacional Río Clarillo (Región Metropolitana, Chile). Acta Entomológica Chilena 26: 27-44.

117. SPEIGHT, M.R., HUNTER, M.D. & A.D. WATT (1999) Ecology of Insects: Concepts and Applications. Oxford University Press, Oxford.

118. STEUBING, L., GODOY, R. & M. ALBERDI (2001) Métodos de ecología vegetal. Monografías. Universidad Austral de Chile. Santiago, Chile. 345 pp.

119. STRONG, D.R., LAWTON J.H. & R. SOUTHWOOD (1984). Insects on plants. Community patterns and mechanisms. Blackwell Scientific Publications. Oxford, Londres, Inglaterra. 313 pp.

120. SWIFT, M.J., HEAL O.W. & J.M. ANDERSON (1979). Decomposition in terrestrial ecosystems (Studies in Ecology) Volume 5. Editorial Blackwell. Oxford, Inglaterra. 372 pp.

121. TEILLIER, S., ALDUNATE, G., RIEDEMANN, P. & H. NIEMEYER (2005). Flora de la Reserva Nacional Río Clarillo: Guía de identificación de especies. Universidad de Chile – CONAF. Santiago, Chile.

122. THIERS, O., REYES, J., GERDING, V. & J.E. SCHLATTER (2014) Suelos en ecosistemas forestales. En: Ecología forestal. Bases para el manejo y conservación de los bosques nativos de Chile (eds.: Donoso, C., González, M.E. & A. Lara). Ediciones UACh, Chile. 720 pp.

123. TILMAN, D. (2001) Effects of diversity and composition on grassland stability and productivity. In: Ecology: Achievement and challenge (eds.: Press, M.C.,

Huntly, N.J. & S.A. Levin). British Ecological Society Simp. Vol. Ser. 41. Blackwell Science, Oxford, Inglaterra. Pp. 183-207.

124. TROFYMOW, J.A., MOORE, T., TITUS, B., PRESCOTT, C., MORRISON, T., SILTANEN, M., SMITH, S., FYLES, J., WEIN, R., CAMIRE, C., DUSCHENE, L., KOZAK, L., KRANABETTER, M. & S. Visser (2002) Rates of litter decomposition over 6 years in Canadian forests: influence of litter quality and climate. Can. J. For. Res. 32: 789.

125. VOHLAND K. & G. SCHROTH (1999). Distribution patterns of the litter macrofauna in agroforestry and monoculture plantations in central Amazonia as affected by plant species and management. Applied Soil Ecology 13: 57-68.

126. WARDLE, D.A. (1999). How soil food webs make plants grow. Trends in Ecology and Evolution 14: 418-240.

127. WARDLE, D.A. (2002). Communities and ecosystems: Linking the aboveground and belowground components. Princeton University Press. Princeton, Estados Unidos. 392 pp.

128. WARDLE, D. A., M. A. HUSTON, J. P. GRIME, F. BERENDSE, E. GARNIER, W. K. LAUENROTH, H. SETALA, & S. D. WILSON. (2000). Biodiversity and ecosystem function: an issue in ecology. Bulletin of the Ecological Society of America 81: 235–240.

129. WARDLE, D.A., NILSSON, M.C., ZACKRISSON, O. & C. GALLET (2003). Determinants of litter mixing effects in a swedish boreal forest. Soil Biology Biochemistry 35: 827-835.

130. WHIGGLESWORTH, V. (1972). The principles of insect physiology. Chapman & Hall 7° Edición. Londres, Reino Unido. 827 pp.

131. WHARTON D. & M. WHARTON (1965). The cellulase content of various species of cockroaches. Jornal of Insect Physiology 11: 1401-1405.

132. WIPFLER, B., WIELAND, F., DECARLO, F & T. HÖRNSCHEMEYER (2012). Cephalic morphology of *Hymenopus coronatus* (Insecta: Mantodea) and its phylogenetic implications. – Arthropod Structure & Development 41(1): 87 – 100.

133. WOLDA, H. (1988). Insect seasonality: why? Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 19: 1-18.

134. WOLTERS, V. (1991). Soil invertebrates: effects on nutrient turnover and soil structure –a review. Z. Pflanzenern. Bodenk. 154: 389-402.

135. WRIGHT, W. & A.W. ILLIUS (1995). A comparative study of the fracture properties of five grasses. Functional Ecology 9: 269-278.

136. YACHI, S. & M. LOREAU (1999). Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 96: 1463-1468.