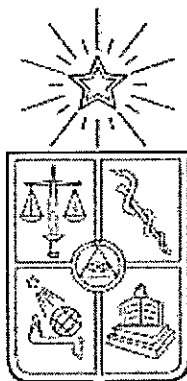


UOH-FC  
DOC-EDE  
F465  
c.1

**DIVERSIDAD DE COLEOPTEROS**  
**SAPROXILICOS EN PAISAJES DE BOSQUE**  
**FRAGMENTADO RODEADO POR**  
**PLANTACIONES FORESTALES DE EXOTICAS**



**Tesis entregada a la Universidad de Chile en cumplimiento de los  
requisitos para optar al grado de**

**Doctor en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva**

**Facultad de Ciencias**

**Por**

**Cristian Andrés Fierro Tapia**

**Marzo, 2017**

**Directora de Tesis: Dra. Audrey A. Grez**

FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE CHILE  
INFORME DE APROBACIÓN  
TESIS DE DOCTORADO

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por el candidato

Cristian Andrés Fierro Tapia

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias mención Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 6 de diciembre del 2016.

Director de Tesis:

Dra.

Audrey Alejandra Grez Villaroel

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr.

Ramiro Osiel Bustamante Araya

Dr.

Cristian Fernando Estades Marfán

Dr.

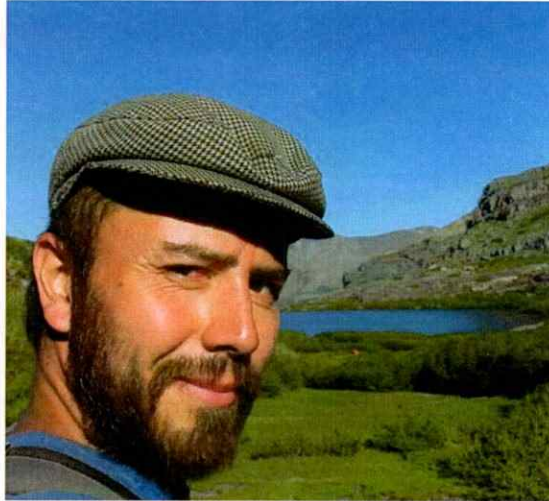
Claudio Patricio Veloso Iriarte

Dr.

Cristian Alfonso Villagra Gil

*Al bosque Maulino que se va*

## RESUMEN BIBLIOGRAFICO



Cristian Andrés Fierro Tapia (Andrés), nació el 15 de noviembre de 1978 en Santiago de Chile. Desde niño me interesaron los insectos y su hábitat. El 2008 me gradué de Biólogo y Licenciado en Recursos Naturales en la Universidad Católica de Temuco. El 2010, comienzo el Doctorado en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva bajo la dirección de Dra. Audrey Grez. Mi línea de investigación es la ecología y conservación de coleópteros saproxílicos.

## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, agradezco a mi madre por motivarme en cada etapa de esta tesis y a mis amigos Alfredo Zúñiga, Rodolfo Sandoval, Mario Mendoza, Adelfo Müller y Sebastián García por su gran apoyo en terreno. Agradezco también a Mario Elgueta Donoso y Gerardo Arriagada de la sección entomológica del Museo Nacional de Historia Natural, por sus comentarios y ayuda en la identificación de especies. También agradezco a Sergio Alvarado por su ayuda en los análisis estadísticos, al Alfredo Ramírez - Hernández por sus comentarios y ayuda en el uso de software y a Estefanía Micó por recibirme en su laboratorio del CIBIO (Centro Iberoamericano de Biodiversidad), Alicante, España. También doy las gracias a mis compañeros del laboratorio de Ecología de Ambientes Fragmentados (LEAF) Lía Russek, Carola Mansilla, Paola Díaz, Tomas Rivera, Carlos González, Jorge Zamorano, Alberto Alaniz, Daniel Altamirano y Rodrigo Barahona por su ánimo, amistad y compañerismo y, en particular, a Elizabeth Gazzano y Roberto Contreras por siempre hacer del LEAF un lugar de trabajo agradable, así como a Rigoberto Solís por sus comentarios y buen sentido del humor. También agradezco a Javier Simonetti y laboratorio por su apoyo en todo momento y las valiosas críticas en momentos cruciales, en particular, a Diego Peñaranda, Silvio Crespín; a Francisco Peña por sus comentarios y buen sentido del humor. También agradezco a mis amigos Francisco Santander y Javier Millar por su apoyo clave durante los momentos más agobiantes de esta tesis. Un especial agradecimiento a Nicolás Aravena y su padre, Dagoberto Aravena, por facilitarme, sin interés, una cabaña en Pelluhue durante los muestreos de saproxílicos. También agradezco a Raúl Briones, Pablo Ramírez de Arellano y Andrés Caamaño por el financiamiento de esta tesis. Por último, agradezco a mi directora de tesis y profesora Audrey Grez por su ayuda, paciencia, exigencia y cariño.

## INDICE DE MATERIAS

Resumen.....	xvii
Abstract.....	xxiii
Introducción general.....	1
Referencias.....	10
Capítulo I. Efectos de las plantaciones forestales de exóticas y desechos forestales sobre la diversidad de coleópteros saproxílicos nativos.....	19
Introducción.....	19
Materiales y Métodos.....	24
Resultados.....	35
Discusión.....	51
Referencias.....	60
Capítulo II. La superficie de bosque nativo y la cantidad de madera muerta del paisaje modulan los patrones de diversidad de coleópteros saproxilicos en paisajes dominados por plantaciones forestales de exóticas.....	74
Introducción.....	74
Materiales y Métodos.....	79
Resultados.....	86
Discusión.....	102

Referencias.....	114
Discusión general.....	127
Referencias.....	132
Conclusiones generales.....	137

## INDICE DE TABLAS

### Capítulo I

Tabla 1. Cantidad de unidades de tipos de madera muerta muestreadas en cada hábitat. Tr: troncos, To: tocones; C1, C2, C3: madera en descomposición temprana, intermedia y tardía, respectivamente.....	31
Tabla 2. Valores de la cobertura del muestreo en el bosque nativo (Bn) y en las plantaciones de eucaliptus (Pea) y pino (Ppa).....	37
Tabla 3. Valores de la cobertura del muestreo en troncos y tocones. Bosque nativo (Bn), plantaciones adultas de eucaliptus (Pea) y pino (Ppa). N: Número de unidades muestreadas.....	41
Tabla 4. Valores $F$ de los efectos de los tipos y variables estructurales sobre la riqueza y abundancia del total de especies y de los gremios tróficos de coleópteros saproxílicos presentes en la madera muerta en el bosque nativo y en las plantaciones forestales. TMM: tipo de madera muerta, NMM: Número de piezas de madera muerta, VMM: volumen de madera muerta, DMM: diversidad de madera muerta; CBD: Cobertura dosel; CBS: Cobertura sotobosque. Grados de libertad en cada hábitat 1,2 = (5,25). Niveles de significancia de los efectos *: $P \leq 0,05$ , **: $P \leq 0,01$ , ***: $P \leq 0,001$ . Los efectos de las	42



distintas variables fueron estimados con GLMM.....

Tabla 5. Correlación y porcentaje de relevancia ( $\lambda$ ) de los tipos de madera muerta y variables estructurales sobre los dos primeros ejes de los respectivos Análisis de Componentes Canónicos.\* indican variables redundantes..... 47

**Capítulo II**

Tabla 1. Variables y tipos de madera muerta medidos en este estudio..... 82

Tabla 2. Caracterización de las variables de madera muerta, vegetacionales y de paisaje..... 88

Tabla 3. Variación de la superficie y de las variables de madera muerta y vegetacionales entre hábitats (Media  $\pm$  E.E.). Letras diferentes indican diferencias significativas entre hábitats. Bn: Bosque nativo, Ppa: Plantaciones de pino adultas, Ppj: Plantaciones de pino jóvenes, Ppc: Plantaciones de pino cosechadas, Pea: Plantaciones de eucaliptus adultas. Grados de libertad: 4,78. Letras diferentes indican diferencias significativas según prueba de Kruskal Wallis (H). Niveles de efectos significativos \*:  $P \leq 0,05$ , \*\*:  $P \leq 0,01$ , \*\*\*:  $P \leq 0,001$ ..... 90

Tabla 4. Riqueza y abundancia (Media  $\pm$  EE) del total de especies y gremios tróficos de coleópteros saproxílicos encontradas en Bn: Bosque nativo, Ppa: Plantaciones de pino adultas, Ppj: Plantaciones de pino jóvenes Ppc: Plantaciones de pino cosechadas, Pea:

Plantaciones de eucaliptus adultas. Grados de libertad: 4,78 Letras diferentes indican diferencias significativas según prueba de Kruskal Wallis (H). Niveles de efectos significativos \*:  $P \leq 0,05$ , \*\*:  $P \leq 0,01$ , \*\*\*:  $P \leq 0,001$ ..... 93

Tabla 5. Valores  $t$  de PERMANOVA basado en similitudes taxonómicas de Jaccard entre hábitats del total de especies y gremios tróficos de coleópteros saproxílicos. Bn: Bosque nativo, Ppa: Plantaciones de pino adultas, Ppj: Plantaciones de pino jóvenes, Ppc: Plantaciones de pino cosechadas, Pea: Plantaciones de eucaliptus adultas. Niveles de efectos significativos \*:  $P \leq 0,05$ , \*\*:  $P \leq 0,01$ , \*\*\*:  $P \leq 0,001$ ..... 94

Tabla 6. Valores de los componentes de la diversidad en cada paisaje. Valores en negrita indican que la diversidad observada fue significativamente mayor que la esperada por azar según 5000 permutaciones de Montercarlo..... 98

Tabla 7. Valores PLS para la calidad del modelo, variables predictoras y respuestas. Bn: Bosque nativo, Ppa: Plantaciones de pino adultas, Ppj: Plantaciones pino jóvenes de, Ppc: Plantaciones de pino cosechadas, Pea: Plantaciones de eucaliptus adultas, SD: Suelo desnudo, CBD: Cobertura del dosel, VToc1: Volumen de tocones en descomposición temprana, VTrC1: Volumen de troncos en descomposición temprana, NToC3: número de tocones en descomposición tardía, NTTo: Número total de tocones, DMM: Diversidad de madera muerta. Efectos significativos ( $VIP \geq 1,0$ ),

marginalmente significativos ( $VIP \geq 0,8$ )..... 102

### **Tablas anexos**

Capítulo I. Tabla 1. Riqueza y abundancia de coleópteros saproxílicos encontradas en los distintos tipos de madera muerta disponibles en el bosque nativo, plantaciones de eucaliptus y pino. CCA: número correspondiente en gráficos de Análisis de Componentes Canónicos. Gremios. Pl: polífagos, Sp: saprófagos, Pd: depredadores, Mc: micófagos, Sx: saproxilófagos, Xl: xilófagos, Xm: xilomicófagos. C1, C2, C3: madera en descomposición temprana, intermedia y tardía, respectivamente..... 140

Capítulo 2. Tabla 2. Riqueza y abundancia de coleópteros saproxílicos encontradas en los distintos tipos de madera muerta disponibles en el bosque nativo, plantaciones de eucaliptus y pino. Gremios. Pl: polífagos, Sp: saprófagos, Pd: depredadores, Mc: micófagos, Sx: saproxilófagos, Xl: xilófagos, Xm: xilomicófagos. Bn: Bosque nativo, Ppa: Plantaciones de pino adultas, Ppj: Plantaciones de pino jóvenes, Ppc: Plantaciones de pino cosechadas, Pea: Plantaciones de eucaliptus adultas..... 148

## INDICE FIGURAS

### Capítulo I

- Figura 1. Cuatro paisajes característicos del área de estudio donde se aprecian remantes de bosque nativo o Maulino rodeados A) por plantaciones de pino adultas y cosechadas y de eucaliptus adultas y jóvenes y B) por plantaciones de pino adultas y cosechadas. C) Uno de los pocos fragmentos grandes (>100 ha) de bosque nativo bien conservado. D) Paisaje casi exento de bosque nativo y donde las plantaciones de pino han sido reemplazadas en gran parte por plantaciones de eucaliptus. Fotos: Cristian Andrés Fierro..... 24
- Figura 2. Distribución de los sitios de muestreo y fisionomía de los hábitats estudiados sobre la Cordillera de la Costa de la Región del Maule, Chile Central. Bosque nativo (B, Bn), plantaciones de pino adultas (P, Ppa), (E, Pea) plantaciones de eucaliptus adultas. .... 25
- Figura 3. Interior de cada hábitat estudiado destacando la madera muerta disponible en estos. A) Bosque nativo y plantaciones adultas de B) eucaliptus y C) pino. Fotos: Cristian Andrés Fierro..... 28
- Figura 4. Valores promedio de las variables estructurales en el bosque nativo (Bn) y en las plantaciones adultas de eucaliptus (Pea) y pino (Ppa). Número de piezas (A), volumen (B) y diversidad promedio de madera muerta (C), porcentajes de cobertura del dosel (D) y

sotobosque (E). Los efectos del bosque nativo y de ambas plantaciones fueron estimados por medio de GLMM. Barras verticales muestran la media  $\pm$  0,95 I.C. Las letras denotan efectos estadísticamente significativos (pruebas de Boferroni,  $P \leq 0,05$ ) y las letras diferentes diferencias significativas entre hábitats..... 35

Figura 5. Curvas de rarefacción con 95% de I.C. para la riqueza estimada de especies encontrada en el bosque nativo (línea negra), en las plantaciones adultas de eucaliptus (línea roja) y pino (línea verde). El área en torno a cada línea central corresponde a I.C..... 37

Figura 6. Abundancia y riqueza total promedio de especies y de los gremios tróficos de coleópteros saproxílicos en el bosque nativo (Bn) y en las plantaciones de eucaliptus (Pea) y pino (Ppa). Los efectos del bosque nativo y de ambas plantaciones fueron estimados por medio de GLMM. Barras verticales muestran la media  $\pm$  0,95 I.C. Las letras denotan efectos estadísticamente significativos (prueba *a posteriori* de Bonferroni,  $P \leq 0,05$ ) y las letras diferentes diferencias significativas entre hábitats..... 38

Figura 7. Análisis de Correspondencia Sin Tendencia (DCA) del cambio en la composición taxonómica y abundancia de los ensambles de coleópteros saproxílicos entre el bosque nativo (círculos negros) y las plantaciones de pino (círculos gris claros) y eucaliptus (círculos gris oscuro)..... 39

Figura 8. Curvas de rarefacción con 95% de I.C. para la riqueza de

especies estimada en troncos y tocones en términos A) totales y B) de hábitat. Bosque nativo (Bn) y plantaciones adultas de eucaliptus (Pea) y pino (Ppa). Área en torno a cada línea central corresponde a I.C..... 40

Figura 9a. Promedio  $\pm$  0,95 I.C. de la riqueza total de especies y gremios tróficos de coleópteros saproxílicos a través de los diferentes tipos de madera muerta en el bosque nativo (A) y en las plantaciones de eucaliptus (B) y pino (C). Los efectos de los distintos tipos de madera muerta fueron estimados por medio de GLMM. Barras con letras indican efectos estadísticos significativos (test de Boferroni,  $P \leq 0,05$ ). Letras diferentes indican diferencias significativas entre hábitats. Tr: troncos, To: Tocones; C1, C2, C3: madera en descomposición temprana, intermedia y tardía, respectivamente..... 43

Figura 9b. Promedio  $\pm$  0,95 I.C. de la abundancia total de especies y gremios tróficos de coleópteros saproxílicos a través de los diferentes tipos de madera muerta en el bosque nativo (A) y en las plantaciones de eucaliptus (B) y pino (C). Los efectos de los distintos tipos de madera muerta fueron estimados por medio de GLMM. Barras con letras indican efectos estadísticos significativos (test de Boferroni,  $P \leq 0,05$ ). Letras diferentes indican diferencias significativas entre hábitats. Tr: troncos, To: Tocones; C1, C2, C3: madera en descomposición temprana, intermedia y tardía, respectivamente..... 44

Figura 10a. Análisis de Componentes Canónicos de los ensambles de coleópteros saproxílicos (figura superior) en respuesta a distintos tipos de madera muerta y variables estructurales (figura inferior) en el

bosque nativo. Solo se muestran las variables explicativas significativas y en rojo las que explican el mayor porcentaje de varianza; las categóricas se representan por triángulos y las cuantitativas por flechas. Números representan especies con  $N \geq 10$  (Anexos, Tabla 1). Colores representan gremios: celeste: saprófagos, azul: depredadores, verde: micófagos, negro: xilófagos, rojo: saproxilófagos, rosado: xilomicófagos, morado: polífagos. Tr: troncos, To: tocones C1, C2, C3: madera en descomposición temprana, intermedia y tardía, respectivamente. NMM: número de piezas de madera muerta, VMM: volumen de madera muerta, CBD: cobertura dosel.....

48

Figura 10b. Análisis de Componentes Canónicos de los ensambles de coleópteros saproxílicos (figura superior) en respuesta a distintos tipos de madera muerta y variables estructurales (figura inferior) en plantaciones de eucaliptus. Solo se muestran las variables explicativas significativas y en rojo las que explican el mayor porcentaje de varianza; las categóricas se representan por triángulos y las cuantitativas por flechas. Números representan especies con  $N \geq 10$  (Anexos, Tabla1). Colores representan gremios: celeste: saprófagos, azul: depredadores, verde: micófagos, negro: xilófagos, rojo: saproxilófagos, rosado: xilomicófagos, morado: polífagos. Tr: troncos, To: tocones C1, C2, C3: madera en descomposición temprana, intermedia y tardía, respectivamente.....

49

Figura 10c. Análisis de Componentes Canónicos (CCA) de los

ensambles de coleópteros saproxílicos (figura superior) en respuesta a distintos tipos de madera muerta y variables estructurales (figura inferior) en las plantaciones de pino. Solo se muestran las variables explicativas significativas y en rojo las que explican el mayor porcentaje de varianza; las categóricas se representan por triángulos y las cuantitativas por flechas. Números representan especies con  $N \geq 10$  (Anexos, Tabla1). Colores representan gremios: celeste: saprófagos, azul: depredadores, verde: micófagos, negro: xilófagos, rojo: saproxilófagos, rosado: xilomicófagos, morado: polífagos. Tr: troncos, To: tocones C1, C2, C3: madera en descomposición temprana, intermedia y tardía, respectivamente. CBD: cobertura dosel.. 50

## Capítulo II

Figura 1. Localización de los 28 paisajes en el área de estudio. Números sobre círculos indican el número del paisaje correspondiente. Cada círculo tiene 2 km de diámetro.....	81
Figura 2. Trampa de ventana dispuesta junto a tocón de pino en una plantación adulta de eucaliptus.....	85
Figura 3. Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMDS) basado en similitudes taxonómicas de Jaccard entre hábitats del total y gremios tróficos de coleópteros saproxílicos. Bn: Bosque nativo, Ppa: Plantaciones de pino adultas, Ppj: Plantaciones de pino jóvenes, Ppc: Plantaciones de pino cosechadas, Pea: Plantaciones de eucaliptus adultas.....	95



Figura 4. Porcentaje de la riqueza total de especies de coleópteros saproxílicos en los paisajes ( $y$ ) explicada por los componentes de la diversidad en tres escalas espaciales: trampas ( $\alpha_1$ ), entre trampas ( $\beta_1$ ), entre hábitats ( $\beta_2$ ). La riqueza total de especies del total de especies y gremios tróficos de coleópteros saproxílicos es indicada por el número sobre cada barra. A) Total de coleópteros saproxílicos, B) saproxilófagos, C) xilófagos, D) xilomicófagos, E) micófagos y F) depredadores. SDI: índice de diversidad de Shannon del paisaje..... 97

Figura 5. Círculos de correlaciones de los análisis de Cuadrados Medios Parciales (PLS) de los patrones de abundancia y diversidad del total de especies y gremios tróficos de coleópteros saproxílicos con las principales variables de madera muerta, vegetacionales y de la estructura del paisaje. Bn: Bosque nativo, Ppa: Plantaciones de pino adultas, Ppj: Plantaciones pino jóvenes de, Ppc: Plantaciones de pino cosechadas, Pea: Plantaciones de eucaliptus adultas, SD: Suelo desnudo, CBD: Cobertura del dosel, VToC1: Volumen de tocones en descomposición temprana, VTrC1: Volumen de troncos en descomposición temprana, NToC3: número de tocones en descomposición tardía, NTTo: Número total de tocones, DMM: Diversidad de madera muerta. En rojo variables con efectos significativos ( $VIP \geq 1,0$ ), en negro variables con efectos marginalmente significativos ( $VIP \geq 0,8$ )..... 102

## RESUMEN

La pérdida, fragmentación y degradación de los bosques nativos a causa de la expansión agroforestal son los principales motores de la pérdida de biodiversidad animal terrestre.

No obstante, en paisajes de bosque nativo muy fragmentado (e.g., bosque Maulino) varias especies de animales nativos sobreviven en las plantaciones forestales de exóticas provistas de abundante dosel, sotobosque y detritos donde encuentran alimento, refugio, nidos y rutas de dispersión. Por otro lado, en tales paisajes los patrones de diversidad animal dentro de los parches de hábitat (diversidad  $\alpha$ ), entre parches de hábitat (diversidad  $\beta$ ) y en todo el paisaje (diversidad  $\gamma$ ) son modulados por la composición (i.e., tipos de coberturas), cantidad o superficie de hábitat natural (e.g., bosque nativo) y heterogeneidad composicional (i.e., riqueza coberturas) y configuracional (i.e., arreglo espacial de las coberturas) del paisaje. Sin embargo, la influencia de tales atributos del paisaje sobre los patrones de diversidad de algunos grupos funcionales (e.g., saproxílicos) puede ser débil cuando la distribución de los recursos y condiciones por ellos requeridos no varía entre coberturas naturales y productivas (e.g., bosque nativo vs. plantaciones forestales).

En los bosques nativos, la madera muerta, además, de ser un elemento estructural clave y actuar como reservorio de carbono, otros nutrientes y agua, es crítica para los organismos saproxílicos (i.e., dependientes

obligados o facultativos de la madera muerta). Entre estos, los coleópteros saproxílicos son los más diversos en especies, gremios tróficos y grupos funcionales, así como los más influyentes en la descomposición de la madera y, posiblemente, en la productividad ecosistémica. Sin embargo, se desconoce la diversidad de este grupo de organismos en los bosques templados de Sudamérica, lo cual es preocupante debido a su creciente degradación y reemplazo por plantaciones forestales de exóticas.

Si bien, en paisajes de bosque nativo muy fragmentado las plantaciones forestales de exóticas pueden disponer de abundante sotobosque y madera muerta, son consideradas desfavorables para la biodiversidad de organismos saproxílicos porque en general son estructuralmente simples y cuentan con poca madera muerta y de la mala calidad (i.e., madera exótica blanda, sin descomponer y con alto contenido de resinas).

Aquí hipotetizo que: 1) las plantaciones forestales de exóticas son en comparación al bosque nativo ambientes desfavorables para los coleópteros saproxílicos nativos y predigo que i) en comparación a las plantaciones forestales de exóticas los ensambles de coleópteros saproxílicos en términos totales y de gremios tróficos son más diversos (ricos, abundantes y taxonómicamente diferentes) en el bosque nativo; 2) en el bosque nativo y las plantaciones forestales de exóticas la riqueza y abundancia de coleópteros saproxílicos en la madera muerta son favorecidas hacia estados avanzados de descomposición y por variables estructurales del hábitat (dosel, sotobosque y madera muerta) y predigo en cada hábitat ii) aumentos en la diversidad de coleópteros saproxílicos, así como un cambio en la

estructura trófica de los ensamblajes en respuesta a una mayor descomposición de la madera y a variables estructurales del hábitat tales como el porcentaje de dosel y sotobosque y la cantidad de madera muerta (i.e., volumen, diversidad y número de piezas de madera muerta) y 3) en paisajes de bosque nativo fragmentado rodeado por plantaciones forestales de exóticas la cantidad o superficie de bosque nativo y madera muerta son las variables que modulan los patrones de abundancia y diversidad de coleópteros saproxílicos en el paisaje y predigo que iii) la superficie de bosque nativo y de madera muerta (volumen, diversidad y número de piezas de madera muerta) en el paisaje modulan más intensamente que la heterogeneidad del paisaje a los patrones de abundancia y diversidad  $\alpha$ ,  $\beta$  y del total de especies y de gremios tróficos de coleópteros saproxílicos.

En paisajes de bosque Maulino fragmentado de la Cordillera de la Costa de la Región del Maule, durante noviembre y diciembre del 2012 y 2013, se estudió el impacto a escala local y de paisaje de las plantaciones forestales de *Pinus radiata* (pino) y *Eucalyptus globulus* (eucaliptus) sobre la diversidad de coleópteros saproxílicos nativos.

Primero, fueron contrastados los efectos de las plantaciones forestales y del bosque nativo sobre la riqueza, abundancia y composición del total de especies y de los gremios tróficos de coleópteros saproxílicos mediados por distintos tipos de madera muerta (exótica en las plantaciones y nativa en el bosque nativo), así como por la complejidad estructural (dosel, sotobosque, cantidad de madera muerta) de cada hábitat. Para ello, los coleópteros

saproxílicos fueron muestreados directamente sobre un total de 648 troncos y 324 tocones en descomposición temprana, intermedia y avanzada disponibles en ocho remanentes de bosque Maulino (madera nativa), ocho plantaciones forestales adultas de pino y ocho de eucaliptus (en ambas maderas exóticas). Adicionalmente, en cada hábitat se midieron variables estructurales importantes para los coleópteros saproxílicos, tales como la cantidad de madera muerta (i.e., número de piezas, volumen y diversidad de madera muerta), cobertura del dosel y sotobosque.

En general, más diversos fueron el total y los gremios tróficos de coleópteros saproxílicos en el bosque nativo y en las plantaciones de pino que en las plantaciones de eucaliptus. Sólo las abundancias de los micófagos y saprófagos difirieron entre hábitats, siendo mayores en el bosque nativo y plantaciones de pino. Tanto en el bosque nativo y en las plantaciones de pino como en las de eucaliptus, la riqueza y abundancia totales y de los gremios tróficos fueron mayores en los troncos que en los tocones.

Con respecto a la descomposición y complejidad estructural, en cada hábitat la diversidad de coleópteros saproxílicos aumentó en los estados intermedio y tardío de descomposición, dominando en el estado temprano los xilófagos y parte de los saproxilófagos, mientras que en los estados intermedio y tardío, los restantes gremios. Por otro lado, el volumen de madera muerta fue la principal variable estructural influyendo sobre los coleópteros saproxílicos, en particular, en el bosque nativo.

En segundo lugar, se examinaron las influencias a escala de paisaje de la cantidad de madera muerta (i.e., volumen, diversidad y número de piezas de madera muerta) y bosque nativo (i.e., superficie), porcentajes de dosel y sotobosque, así como de la composición (tipo de cobertura) y heterogeneidad del paisaje sobre los patrones de abundancia y diversidad  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  del total y gremios tróficos de coleópteros saproxílicos en el paisaje. Para ello, los coleópteros saproxílicos fueron muestreados por medio de 1014 trampas de ventana distribuidas en 78 parches de hábitats (plantaciones de pino adultas, jóvenes y cosechadas, adultas eucaliptus y remanentes de bosque nativo) a través de 28 paisajes circulares de 2 km de diámetro ubicados en un gradiente norte sur. Adicionalmente, para cada paisaje se estimó su composición (área de las distintas coberturas) y heterogeneidad (composicional y configuracional), así como la cantidad de distintos tipos de madera muerta. Los resultados muestran que más abundantes y ricos, así como composicionalmente diferentes fueron en el bosque nativo el total de coleópteros saproxílicos, depredadores y micófagos; en ambas plantaciones adultas los xilomicófagos y en las plantaciones jóvenes y cosechadas los xilófagos, mientras que los saproxilófagos no variaron entre hábitats. A escala de paisaje, la diversidad entre hábitats ( $\beta_2$ ) fue la principal fuente de diversidad y del total y gremios tróficos (depredadores, micófagos, xilomicófagos, saproxilófagos y xilófagos) de coleópteros saproxílicos y fue principalmente explicada por el cambio composicional y estructural de los ensambles entre el bosque nativo y las plantaciones forestales. En cuanto a la influencia de las variables del paisaje

sobre los patrones de abundancia y diversidad, la superficie de bosque nativo y la cantidad de algunos tipos de madera muerta influyeron sobre el total, los depredadores y xilomicófagos; la superficie de las plantaciones de eucaliptus y suelo desnudo sobre los depredadores; la cantidad de algunos tipos y diversidad de madera muerta sobre los saproxilófagos y la cobertura del dosel y superficie de las plantaciones adultas y cosechadas de pino sobre los xilófagos.

En base a los resultados de esta tesis se concluye que en paisajes de bosque Maulino fragmentado a escala local: 1.1) el total y los gremios tróficos de coleópteros saproxílicos (depredadores, micófagos, xilomicófagos, saproxilófagos y xilófagos) son más diversos en el bosque nativo y las plantaciones de pino adultas que en las plantaciones de eucaliptus. 1.2) La madera muerta de pino o exótica es intensamente utilizada por especies nativas de coleópteros saproxílicos, principalmente en las plantaciones de pino. 1.3). En general, en cada hábitat, la diversidad total y de los gremios tróficos (excepto los xilófagos y parte de los saproxilófagos) de coleópteros saproxílicos aumenta en la madera en estado intermedio y tardío de descomposición. A escala de paisaje: 2.1) La diversidad entre hábitats ( $\beta_2$ ) es la principal contribuyendo a la diversidad en el paisaje ( $\gamma$ ) del total y de los principales gremios tróficos (depredadores, micófagos, xilomicófagos, saproxilófagos, xilófagos) de coleópteros saproxílicos, y fue principalmente influenciada por el recambio de especies entre el bosque nativo y los hábitats forestales exóticos. 2.2) Los pequeños remanentes de bosque nativo y la cantidad de madera muerta (incluyendo la diversidad de

madera muerta) son las principales variables modulando a escala de paisaje los patrones de abundancia y diversidad de coleópteros saproxílicos.

Para conservar la diversidad de coleópteros saproxílicos en paisajes de bosque nativo fragmentado rodeado por plantaciones forestales de exóticas no sólo es necesario mejorar a escala local (bosque nativo y plantaciones) y de paisaje la cantidad, conectividad y calidad de la madera muerta y de las condiciones ambientales que inciden sobre esta, sino también mantener fragmentos de bosque nativo, dejar paños o fajas de plantaciones adultas de pino y permitir en todo momento su conectancia.



## ABSTRACT

The loss, fragmentation and degradation of native forests because agroforestry expansion are the main drivers of lost of terrestrial animal biodiversity. However, in highly fragmented native forest landscapes (e.g., Maulino forest), several species of native animals survive on exotic forest plantations with abundant canopy, undergrowth and debris where they find food, shelter, nests and dispersal routes.

On the other hand, in such landscapes the patterns of animal diversity within ( $\alpha$  diversity) and between ( $\beta$  diversity) habitat patches and in the whole landscape ( $\gamma$  diversity) are modulated by the composition (i.e., types of coverages), amount or area of natural habitat (e.g., native forest) and compositional (i.e., richness coverages) and configurational (i.e., spatial arrangement of coverages) heterogeneity of the landscape. However, the influence of such landscape attributes on the diversity patterns of some functional groups (e.g., saproxylic) may be weak when the distribution of the resources and conditions required by them does not vary between natural and productive coverages (e.g., native forest vs. exotic forest plantations).

In native forests, dead wood is a key structural element and serves as a reservoir for carbon, other nutrients and water, and is critical for saproxylic organisms (i.e., obligated or facultative dependents of dead wood). Among these, saproxylic beetles are the most diverse in species, trophic guilds and

functional groups, as well as the most influential in the decomposition of wood and, possibly, in ecosystemic productivity.

Although in highly fragmented native forest landscapes exotic forest plantations may have abundant understory and dead wood, they are considered unfavorable for the biodiversity of saproxylic organisms because they are structurally simple and have little dead wood and poor quality (e.g., exotic dead wood, soft, undecomposed and with high resin content).

Here, I hypothesized that: 1) exotic forest plantations are in contrast to native forest environments unfavorable to native saproxylic beetles and I predict that i) in comparison to exotic forest plantations, the assemblages of saproxylic beetles in total terms and trophic guilds are more diverse (rich, abundant and taxonomically different) in the native forest; 2) in the native forest and exotic forest plantations the richness and abundance of saproxylic beetles in the dead wood are favored towards advanced decay stages and by structural variables of the habitat (i.e., canopy, understory and dead wood amount) and I predict for each habitat ii) increases in the diversity of saproxylic beetles as well as a change in the trophic structure of the assemblages in response to a greater decomposition of the wood and to structural variables of the habitat such as the canopy and understory percentage and the amount of dead wood (ie, volume, diversity and number of pieces of dead wood) and 3) in fragmented native forest landscapes surrounded by exotic forest plantations the area of native forest and amount of dead wood modulate the abundance and diversity patterns of saproxylic beetles in the landscape and I predict that iii) the area of native forest and

amount of dead wood (volume, diversity and number of pieces of dead wood) in the landscape, modulate more strongly than the landscape heterogeneity to the patterns of abundance and diversity  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\gamma$  of the total species and trophic guilds of saproxylic beetles.

In fragmented Maulino forest landscapes of the Coastal Range of the Maule Region, during November and December of 2012 and 2013, was investigated the local and landscape impact of exotic *Pinus radiata* and *Eucalyptus globulus* plantations on the diversity of native saproxylic beetles.

First, were contrasted the effects of the exotic forest plantations and native forest (Maulino forest) on the richness, abundance and composition of total species and trophic guilds of saproxylic beetles, mediated by different types of deadwood (exotic in forest plantations and native in the forest), as well as by the structural complexity (canopy, understory, dead wood amount) of each habitat. For this, saproxylic beetles were sampled directly on a total of 648 logs and 324 stumps in early, intermediate and late or advanced decaying available in eight remnants of Maulino forest (native deadwood), eight adult pine plantations and eight adult eucalyptus plantations (both exotic deadwood). Additionally, in each habitat were measured relevant structural variables for saproxylic beetles such as deadwood amount (i.e., number of pieces, volume and diversity of dead wood), canopy cover and understory.

In general, the total and trophic guilds of saproxylic beetles were more diverse in the native forest and in the pine plantations than in the eucalyptus plantations. Only the abundances of mycophagus and saprophagus differed

among habitats, being greater in the native forest and pine plantations. Both in native forest and in pine and eucalyptus plantations, richness and abundance of total and trophic guilds were greater in logs than in stumps.

With respect to decomposition of dead wood and structural complexity, in each habitat the diversity of saproxylic beetles increased in the intermediate and late stages decay, dominating in the early stage the xylophagous and part of the saproxylophagous, while in the intermediate and late stages, the remaining guilds. On the other hand, the volume of dead wood was the main structural variable influencing the saproxylic beetles, particularly, in the native forest.

Secondly, were examined the influences at the landscape scale of the amount of deadwood and native forest, canopy and understory, as well as of the landscape composition and heterogeneity on patterns of abundance and diversity  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  of total species and trophic guilds of saproxylic beetles in the landscape. For this, saproxylic beetles were sampled to level of soil by 1014 window traps distributed in 78 habitat patches (adult, young and harvested pine plantations, adult eucalyptus plantations and native forest remnants) across 28 circular landscapes of 2 km diameter located in a north-south gradient. Additionally, for each landscape were estimated composition (different coverage area), heterogeneity (compositional and cofigurational) and amount of different types of deadwood, canopy and understory.

The results show that more abundant, rich and compositionally different were the total species, predators and mycophagous of saproxylic beetles in the

native forest; the xylomycophagous in both adult plantations; the xylophagous in young and harvested plantations, while the saproxylophagous did not vary between habitats. At landscape scale, diversity between habitats ( $\beta_2$ ) was the main source of the total landscape diversity ( $\gamma$ ) of the total species and most trophic guilds of saproxylic beetles (i.e., predators, mycophagous, xylomycophagous, saproxylophagous, xylophagous) and was mainly explain by species turnover between native forest and forest plantations, while the patterns of abundance and diversity were mainly modulated by the small area of native forest and the amount of some types of dead wood (total, predators and xylomycophagous); the area of eucalyptus plantations and bare soil (predators in part); the amount of some types and diversity of dead wood (saproxylophagous) and the area of adult and harvested pine plantations, as well as of canopy cover (xylophagous).

Based on the results of this thesis, I conclude that in the landscape of fragmented Maulino forest, at local scale: 1.1) The native forest and adult pine plantations maintain the greater richness, abundance and compositional similarity of the total species and most trophic guilds (predators, mycophagous, xylomycophagous, saproxylophagous, xylophagous) of saproxylic beetles compared to adult eucalyptus plantations. 1.2) The pine or exotic deadwood is intensively used by native species of saproxylic beetles. 1.3) Overall, in the native forest and in pine and eucalyptus plantations the diversity of total species and trophic guilds (except xylophagous and part of saproxylophagous) of saproxylic beetles increases in deadwood in intermediate and late decay stages. At the landscape scale: 2.1) The

diversity between habitats ( $\beta_2$ ) of the total species and most trophic guilds (predators, mycophagous, xylomycophagous, saproxylophagous, xylophagous) of saproxylic beetles, is the main diversity contributing to total landscape diversity ( $\gamma$ ) and was mainly influenced by species turnover between the native forests and the exotic forest habitats. 2.2) The small remnants of native forest and the amount of some types of deadwood (including deadwood diversity) are the main variables modulating to landscape scale the patterns of abundance and diversity of the total species and trophic guilds (i.e., predators, xylomycophagous, saproxylophagous) of saproxylic beetles.

In order to conserve the diversity of saproxylic beetles in fragmented native forest landscapes surrounded by exotic forest plantations, it is not only necessary to improve the quantity, connectivity and quality of dead wood and the conditions at local (native forest and plantations) and landscape level that affect it, but also to maintain fragments of native forest, to leave clothes or bands of adult pine plantations and to maintain at all times their connectivity.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

La reciente expansión de la frontera agroforestal ha causado una pérdida, fragmentación y degradación de los bosques nativos y un decline de su biodiversidad animal sin precedentes (Wade et al. 2003). Actualmente, a nivel mundial, las plantaciones forestales cubren aproximadamente 264 millones de hectáreas, de las cuales varios millones remplazaron a bosques naturales (Brockerhoff et al. 2008; FAO 2010).

En paisajes de bosque nativo fragmentado, la matriz de plantaciones forestales fue hasta hace poco considerada un desierto verde sin valor para la biodiversidad remanente (Hartley 2002). Sin embargo, la evidencia creciente indica que las plantaciones forestales con una estructura similar a la del bosque nativo (e.g., dosel desarrollado, sotobosque denso y detritos abundantes) actúan para muchas especies del bosque nativo (incluyendo amenazadas) como hábitats complementarios, suplementarios e inclusive únicos, así como rutas de dispersión entre remanentes de bosque nativo (Grez et al. 2003; Bustamante-Sanchez et al. 2004; Lindenmayer & Hobbs 2004; Brockerhoff et al. 2005; Grez 2005; Berndt et al. 2008; Pawson et al. 2008, 2011; Simonetti et al. 2013; Cerda et al. 2015). Por lo anterior, el manejo adecuado de la matriz de plantaciones forestales con objetivos de conservación biológica puede tener un gran valor para algunas especies (Brockerhoff et al. 2008; Estades et al. 2012).

Atributos de los paisajes agroforestales, tales como la composición (i.e., superficie de las coberturas naturales y productivas) y la heterogeneidad composicional (i.e., el número de tipos de coberturas) y configuracional (i.e., el arreglo espacial de los tipos de coberturas) modulan, a distintas escalas espaciales, los mecanismos y procesos poblacionales y comunitarios y, por ende, los patrones de diversidad animal dentro (diversidad  $\alpha$ ), entre parches de hábitats diferentes (diversidad  $\beta$ ) y, por lo tanto, en el paisaje completo (diversidad  $\gamma$ ) (Wiens 2002; Fahrig et al. 2011; Tscharntke et al. 2012). De acuerdo a Fahrig et al. (2011) y Tscharntke et al. (2012) en los paisajes agroforestales al incrementar la superficie natural y heterogeneidad composicional y configuracional aumenta la biodiversidad animal  $\alpha$ ,  $\beta$  y  $\gamma$ . Esto porque muchas especies nativas no pueden sobrevivir en las coberturas de producción o prefieren las coberturas naturales por ser ambientalmente más estables y estructuralmente complejas (e.g., dosel desarrollado, sotobosque denso, detritos abundantes) (Fahrig et al. 2011; Tscharntke et al. 2012) y porque un mayor número de tipos de coberturas intercaladas en un arreglo espacial complejo permite la sobrevivencia de especies que utilizan uno o varios tipos de coberturas (uso complementario y suplementario) y el movimiento o flujo entre éstas (i.e., spillover) (Pope et al. 2000; Knight et al. 2005; Rand 2006; Holzschuh et al. 2008, 2010; Blitzer et al. 2012; Tscharntke et al. 2012; Grez et al. 2014a).

Los cambios medioambientales antropogénicos no afectan a todas las especies por igual, sino en función de sus requerimientos ecológicos y rasgos (e.g., posición trófica, amplitud de nicho, habilidad de dispersión,



tamaño), tipo de paisaje y escala espacio-temporal (Tscharntke et al. 2002; Henle et al. 2004; Ewers & Didham 2006, Tscharntke et al. 2012). Especies dependientes de microhábitats singulares (e.g., madera muerta, árboles grandes), pertenecientes a niveles tróficos superiores (e.g., depredadores) y/o especialistas y con baja habilidad de dispersión son más sensibles a las perturbaciones ambientales y, por ende, sus poblaciones más propensas al aislamiento y extinción debido a estocasticidad ambiental, demográfica y genética, particularmente en paisajes con matrices contrastantes o de baja calidad (e.g., baja complejidad estructural) (Henle et al. 2004; Ewers & Didham 2006; Komonen et al. 2008).

Como en los bosques nativos, en las plantaciones forestales la madera muerta puede ser un elemento estructural importante y fuente de variados servicios ecosistémicos, tales como el secuestro de carbono, el ciclaje y suministro de nutrientes, la retención de agua y provisión de hábitats para organismos saproxílicos (Harmon 1986; Grove 2002; Müller & Bütler 2010; Lachat et al. 2013), cuya diversidad de especies concentra hasta el 25% de la total existente en algunas regiones boscosas (Stokland & Siitonen 2012). Los organismos saproxílicos dependen obligada o facultativamente durante toda o en parte de su vida de la madera muerta (Speigth 1989; Stokland et al. 2012) y participan activamente en su degradación y liberación de nutrientes, afectando intensamente la productividad ecosistémica (Grove 2002; Stokland et al. 2012; Ulyshen 2016). Por comprender variados gremios tróficos (e.g., saprófagos, saproxilófagos, xilófagos, micófagos, xilomicófagos, polífagos, depredadores), los saproxílicos son considerados

un súper grupo funcional (Grove 2002). Entre los invertebrados saproxílicos, los coleópteros son los más diversos (Grove 2002), y por participar significativamente en la descomposición de la madera y tramas tróficas, son considerados claves para las dinámicas y productividad de los ecosistemas forestales (Edmonds & Eglitis 1989; Grove 2002; Ulyshen 2013, 2016 Ulyshen & Wagner 2013).

Debido a su descomposición, la madera muerta es un hábitat muy dinámico, en constante cambio químico, físico y biótico. Por lo tanto, según sus requerimientos ecológicos las especies de coleópteros saproxílicos deben ser capaces de colonizar la madera en el momento adecuado, ya sea después de unos meses (e.g., xilófagos, xilomicófagos en parte) o años (e.g., saproxilófagos) (Jonsson 2012). Si la entrada y descomposición de la madera no aseguran la cantidad y calidad requeridas por las especies, la colonización no compensará la extinción (Müller & Bütler 2010; Jonsson 2012; Lachat et al. 2013).

Comparadas con los bosques nativos las plantaciones forestales presentan menor diversidad de coleópteros saproxílicos, esto debido a su baja cantidad de madera muerta (i.e., volumen, diversidad y número de piezas), en particular de calidad, una consecuencia de la extrema homogeneidad composicional, etaria y estructural de estos ambientes (Lachat et al. 2007; Vodka et al. 2009; Müller & Bütler 2010; Buse et al. 2010; Jonsson & Siitonen 2012; Laussauce et al. 2011; Lachat et al. 2013). La extensión de tales efectos locales al paisaje ha resultado en una disminución de la diversidad de coleópteros saproxílicos en paisajes forestales intensamente

manejados provistos de bajas cantidades de madera muerta y bosque nativo (Økland et al. 1996; Gibb et al. 2006; Franc et al. 2007; Laussauce et al. 2011, Olsson et al. 2012). Sin embargo, hasta ahora se desconocen los efectos locales y en el paisaje de las plantaciones forestales de especies exóticas sobre la diversidad de coleópteros saproxílicos nativos (Lachat et al. 2007; Buse et al. 2010). Si bien, en estas plantaciones variables estructurales como el sotobosque y detritos pueden favorecer la sobrevivencia y movimiento de saproxílicos generalistas (Vodka et al. 2009; Buse et al. 2010; Vodka & Cizek 2013), las características químicas y físicas (e.g. resinas, baja densidad) de la madera muerta exótica pueden desfavorecer a la mayoría (Jonsson & Siitonen 2012). Por ejemplo, las resinas pueden ejercer fuertes presiones selectivas sobre las primeras especies que colonizan la madera muerta fresca (e.g., xilófagos), las que al inocularle esporas de hongos promueven su descomposición (Bertheau et al. 2009; McCarthy et al. 2013). La incapacidad de estas especies para colonizar la madera muerta exótica, puede disminuir la disponibilidad de madera descompuesta en las plantaciones y afectar significativamente la diversidad de coleópteros saproxílicos (Stokland et al. 2012), ya que las fases avanzadas de descomposición son las más ricas en especies y gremios tróficos (Hammond et al. 2004; Vanderwel et al. 2006). Por otro lado, las maderas muy blandas son rápidamente degradadas, lo que disminuye la disponibilidad de sustratos de calidad y más aún cuando la entrada de madera muerta al sistema es baja (Siitonen et al. 2012).

Dentro de este marco de referencia, el objetivo de este estudio fue examinar los impactos de las plantaciones forestales de los árboles exóticos *Pinus radiata* D.Don (pino) y *Eucalyptus globulus* Labill (eucaliptus) sobre los ensambles de coleópteros saproxílicos nativos y cómo estos efectos son mediados localmente por diferentes tipos de madera muerta y variables estructurales del hábitat, así como por la cantidad de madera muerta, composición y heterogeneidad del paisaje.

En base a una intensiva evaluación de la riqueza y abundancia de coleópteros saproxílicos en los hábitats que conforman los paisajes forestales compuestos por bosque Maulino fragmentado rodeado por plantaciones forestales de exóticas, durante dos primaveras (Noviembre-Diciembre 2012, 2013), exploro los siguientes principales tópicos de investigación:

#### **Capítulo I:**

- ¿Las plantaciones forestales de árboles exóticos actúan como hábitats para coleópteros saproxílicos nativos?
- ¿En el bosque nativo y plantaciones forestales de exóticas la riqueza, abundancia, composición de especies y la estructura trófica de los ensambles de coleópteros saproxílicos exhiben patrones similares en respuesta a la descomposición de la madera y a variables estructurales del ambiente?

#### **Capítulo II:**

- ¿A escala de paisaje, los patrones de abundancia y de diversidad  $\alpha$ ,  $\beta$  y  $\gamma$  de coleópteros saproxílicos responden más intensamente a la

cantidad de madera muerta y superficie de bosque nativo que a la composición y heterogeneidad composicional y configuracional del paisaje?

Considerando que las plantaciones forestales de exóticas disponen principalmente de madera muerta exótica y asumiendo que sus propiedades físicas y químicas la hacen de menor calidad que la madera muerta nativa para las especies nativas de coleópteros saproxílicos (Jonsson & Siitonen 2012), hipotetizo que 1) las plantaciones forestales de exóticas son en comparación al bosque nativo ambientes desfavorables para los coleópteros saproxílicos nativos y predigo que i) en comparación a las plantaciones forestales de exóticas los ensambles de coleópteros saproxílicos en términos totales y de gremios tróficos son más diversos (ricos, abundantes y composicionalmente diferentes) en el bosque nativo. Por otro lado, debido a que la diversidad de coleópteros saproxílicos aumenta al incrementar la descomposición de la madera y complejidad estructural del ambiente (otorgada por el dosel, sotobosque y madera muerta), en respuesta, en el primer caso a una mayor oferta de recursos, condiciones y microhábitats de madera muerta; en el segundo, a mejores condiciones ambientales para la descomposición y estructurales para el movimiento de individuos entre parches de hábitat (Schiegg 2000; Hammond et al. 2004; Lindenmayer & Hobs 2004; Vanderwel et al. 2006; Buse et al. 2010; Estades 2012; Vodka & Cizek 2013; Simonetti et al. 2013; Ulyshen 2016), hipotetizo que 2) en el bosque nativo y las plantaciones forestales de exóticas la riqueza y

abundancia de coleópteros saproxílicos en la madera muerta son favorecidas hacia estados avanzados de descomposición y por variables estructurales del hábitat (dosel, sotobosque y madera muerta) y predigo en cada hábitat ii) aumentos en la diversidad de coleópteros saproxílicos, así como un cambio en la estructura trófica de los ensambles en respuesta a una mayor descomposición de la madera y a variables estructurales del hábitat tales como el porcentaje de dosel y sotobosque y la cantidad de madera muerta (i.e., volumen, diversidad y número de piezas de madera muerta).

Por último, debido a que los desechos forestales, el sotobosque y dosel de la matriz de plantaciones forestales aumentan la continuidad estructural con el bosque nativo y, con ello, al flujo o movimiento de coleópteros saproxílicos entre hábitats y a través del paisaje, y a que incrementos en la cantidad o superficie de bosque nativo y madera muerta en el paisaje aumentan la diversidad de coleópteros saproxílicos (Økland et al. 1996; Shiegg 2000; Lassauce et al. 2011; Vodka & Cizek 2013; Frank et al. 2007; Müller & Büttler 2010; Lassauce et al. 2011; Olsson et al. 2012), hipotetizo que 3) en paisajes de bosque nativo fragmentado rodeado por plantaciones forestales de exóticas la cantidad o superficie de bosque nativo y madera muerta son las variables que modulan los patrones de abundancia y diversidad de coleópteros saproxílicos en el paisaje y predigo que iii) la superficie de bosque nativo y de madera muerta (volumen, diversidad y número de piezas de madera muerta) en el paisaje modulan más intensamente que la

heterogeneidad del paisaje a los patrones de abundancia y diversidad  $\alpha$ ,  $\beta$  y  $\gamma$  y del total de especies y de gremios tróficos de coleópteros saproxílicos.

En esta Tesis, las dos primeras hipótesis se prueban en el capítulo 1, mientras que la tercera en el capítulo 2.

Hasta mi conocimiento este sería el primer estudio en el mundo que examina en paisajes de nativo fragmentado rodeado por plantaciones forestales de exóticas i) los efectos locales de las plantaciones forestales de *Pinus radiata* y *Eucalyptus globulus*, en particular de su madera muerta exótica y variables estructurales, sobre la riqueza, abundancia y composición de los ensambles de coleópteros saproxílicos nativos y ii) los efectos a escala de paisaje de la cantidad de madera muerta y bosque nativo, composición y heterogeneidad del paisaje sobre los patrones de abundancia y diversidad  $\alpha$ ,  $\beta$  y  $\gamma$  de coleópteros saproxílicos nativos.

## REFERENCIAS

- Berndt L.A., E.G., Brockerhoff & H. Jactel. 2008. Relevance of exotic pine plantations as a surrogate habitat for ground beetles (Carabidae) where native forest is rare. *Biodiversity and Conservation*, 17:1171-1185.
- Bertheau C., A. Salle, J.P. Rossi, S. Bankhead-Dronnet, X. Pineau, G. Roux-Morabito & F. Lieutier. 2009. Colonisation of native and exotic conifers by indigenous bark beetles (Coleoptera: Scolytinae) in France. *Forest Ecology and Management*, 258: 1619-1628.
- Blitzer E.J., C. Dormann, A. Holzschuh, A. Klein, T. Rand & T. Tschardtke. 2012. Functionally important spillover of organisms across the managed system-natural habitat interface-a review. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 146:34-43.
- Bouget C., L. Larrieu, B. Nusillard & G. Parmain. 2013. In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests *Biodiversity and Conservation*, 22:2111-2130.
- Brockerhoff E.G., L.A. Berndt & H. Jactel. 2005. Role of exotic pine forests in the conservation of the critically endangered New Zealand ground beetle *Holcaspis brevicula* (Coleoptera: Carabidae). *New Zealand Journal of Ecology*, 29(1):37-43.



- Brockerhoff E.G., H. Jactel, J.A. Parrotta, C.P. Quine & J. Sayer. 2008. Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? *Biodiversity and Conservation*, 17:925-951.
- Buse J., T. Levanony, A. Timmc, T. Dayan & T. Assmann. 2010. Saproxyllic beetle assemblages in the Mediterranean region: impact of forest management on richness and structure. *Forest Ecology and Management*, 259:1376-1384.
- Bustamante-Sánchez M.A., A.A. Grez & J.A. Simonetti. 2004. Dung decomposition and associated beetles in a fragmented temperate forest. *Revista Chilena de Historia Natural*, 77:107-120.
- Cerda Y., A.A. Grez & J. Simonetti. 2015. The role of the understory on the abundance, movement and survival of *Ceroglossus chilensis* in pine plantations: an experimental test. *Journal of Insect Conservation*, 19(1):119-127.
- Edmonds R.L. & A. Eglitis. 1989. The role of the Douglas-fir beetle and wood borers in the decomposition of and nutrient release from Douglas-fir logs. *Canadian Journal of Forest Research*, 19:853-859.
- Estades C.F., A.A. Grez & J.A. Simonetti. 2012. Biodiversity in Monterrey pine plantations. En Simonetti J.A., A.A. Grez, & C.F. Estades, editors. *Biodiversity conservation in agroforestry landscapes: challenges and opportunities*. Editorial Universitaria, Santiago, pp 77-98.
- Ewers R.M. & R.K. Didham. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews*, 81:117-142.

- Fahrig L., J. Baudry, L. Brotons, F.G. Burel, T.O. Crist, R.J. Fuller, C. Sirami, G.M. Siriwardena & J.L. Martin. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14:101-112.
- FAO. 2010. Global forest resources assessment 2010. FAO Forestry Paper 163. FAO, Rome
- Franc N., F. Götmark, B. Økland, B. Norden & H. Paltto. 2007. Factors and scales potentially important for saproxylic beetles in temperate mixed oak forest. *Biological Conservation*, 135:86-98.
- Gibb H., J. Hjältén, J.P. Ball, O. Atlegrim, R.B. Pettersson & J. Hilszczański. 2006. Effects of landscape composition and substrate availability on saproxylic beetles in boreal forests: a study using experimental logs for monitoring assemblages. *Ecography*, 29:191-204.
- Grez A.A., P. Moreno & M. Elgueta. 2003. Coleópteros (Insecta: Coleoptera) epígeos asociados al bosque Maulino y plantaciones de pino aledañas. *Revista Chilena de Entomología*, 29:9-18.
- Grez A.A. 2005. El valor de los fragmentos pequeños de bosque maulino en la conservación de la fauna de coleópteros epígeos. En: Smith-Ramirez C., Armesto, J. & C. Valdovinos, (Eds.). *Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile*. Santiago, Chile. Editorial Universitaria, Santiago, Chile, pp. 565-572.
- Grez A.A., T. Zaviezo, J. Hernández, A. Rodríguez-San Pedro & P. Acuña. 2014. The heterogeneity and composition of agricultural landscapes

- influence native and exotic coccinellids in alfalfa fields *Agricultural and Forest Entomology*, 16(4):382-390.
- Grove S.J. 2002. Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 33:1-23.
- Hammond H.E., D.W. Langor & J.R. Spence. 2004. Saproxylic beetles (Coleoptera) using *Populus* in boreal aspen stands of western Canada: spatiotemporal variation and conservation of assemblages. *Canadian Journal of Forest Research*, 34:1-19.
- Harmon M.E., J.F. Franklin, F.J. Swanson, P. Sollins, S.V. Gregory, J.D. Lattin, N.H. Anderson, S.P. Cline, N.G. Aumen, J.R. Sedell, G.W. Lienkaemper, K. Cromack Jr. & K.W. Cummins. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecology Research*, 15:133-302.
- Hartley M.J. 2002. Rationale and methods for conserving biodiversity in plantation forests. *Forest Ecology and Management*, 155:81-95.
- Hjältén J., F. Stenbacka & J. Andersson. 2010. Saproxylic beetle assemblages on low-stumps, high-stumps and logs: implications for environmental effects of stump harvest. *Forest Ecology and Management*, 260:1149-1155.
- Henle K., K.F. Davies, M. Kleyer, C. Margules & J. Settele. 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation*, 13:207-251.

- Holzschuh A., I. Steffan-Dewenter & T. Tscharntke. 2008. Agricultural landscapes with organic crops support higher pollinator diversity. *Oikos*, 117:354-361.
- Holzschuh A., I. Steffan-Dewenter & T. Tscharntke. 2010. How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids? *Journal of Animal Ecology*, 79:491-500.
- Jaña-Prado R. & A.A. Grez. 2004. Insectos herbívoros en el bosque maulino: un ecosistema fragmentado. *Revista Chilena de Entomología*, 30:27-43.
- Jönsson B.G. 2012. Population dynamics and evolutionary strategies. En: Stokland J., J. Siitonen & B.G. Jonsson, (Eds.). *Biodiversity in dead wood*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp 338-355.
- Jonsson B.G. & J. Siitonen. 2012. Dead wood and sustainable forest management. En: Stokland, J., J. Siitonen & B.G. Jonsson, (Eds.). *Biodiversity in dead wood*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp 302-337.
- Knight T.M., M.W. McCoy, J.M. Chase, K.A. McCoy & R.D. Holt. 2005. Trophic cascades across ecosystems. *Nature*, 437:880-884.
- Köhler F. 2000. *Saproxylic Beetles in Native Forest of the Northern Rhineland. Comparative Studies on the Saproxylic Beetles of Germany and Contribution to German Native Forest Research*. Landesamt Agrarordnung NRW. 351 pp In English

- Komonen A. M. Jonsell & T. Ranius. 2008. Red-listing saproxylic beetles in Fennoscandian: current status and future perspectives, *Endangered Species Research*, 6:149-154.
- Lachat T., R. Peveling, S. Attignon, G. Goergen, B. Sinsin & P. Nagel. 2007. Saproxylic beetle assemblages on native and exotic snags in a West African tropical forest. *African Entomology*, 15(1):13-2.
- Lachat T., C. Bouget, R. Bütler & J. Müller. 2013. Deadwood: quantitative and qualitative requirements for the conservation of saproxylic biodiversity In *Focus – Managing Forest in Europe*, pp 92-102.
- Lassauce A., Y. Paillet, H. Jactel & C. Bouget. 2011. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecological Indicators*, 11:1027-1039.
- Lindenmayer D.B. & R.J. Hobbs. 2004. Fauna conservation in Australian plantation forests – a review. *Biological Conservation*, 119:151-168.
- McCarthy J.K, G.E. Brockerhoff & R. K. Didham. 2013. An experimental test of insect-mediated colonization of damaged *Pinus radiata* trees by sapstain fungi. *Plos One* 8(2): e55692.
- Müller J. & R. Bütler. 2010. A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *European Journal of Forest Research*, 129:981-992.
- Økland B., A. Bakke, S. Hagvar & T. Kvamme. 1996. What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway. *Biodiversity and Conservation*, 5:75-100.

- Olsson J., T. Johansson, B.G. Jonsson, J. Hjältén, M. Edman & L. Ericson. 2012. Landscape and substrate properties affect species richness and community composition of saproxylic beetles. *Forest Ecology and Management*, 286:108-120.
- Pawson S.M., E.G., Brockerhoff, E.D. Meenken & R.K. Didham. 2008. Non-native plantation forests as alternative habitat for native forest beetles in a heavily modified landscape. *Biodiversity and Conservation*, 17(5):1127-1148
- Pawson S.M, E.G., Brockerhoff, M.S.Watt & R.K. Didham. 2011. Maximising biodiversity in plantation forests: insights from long-term changes in clearfall-sensitive beetles in a *Pinus radiata* plantation. *Biological Conservation*, 144:2842-2850.
- Pope S.E., L. Fahrig & H.G. Merriam. 2000. Landscape complementation and metapopulation effects on leopard frog populations. *Ecology*, 81:2498-2508.
- Rand T.A., J.M. Tylianakis & T. Tschardtke. 2006. Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally subsidized insect predators into adjacent natural habitats. *Ecology Letters*, 9:603-614.
- Schiegg K. 2000. Effects of dead wood volume and connectivity on saproxylic insect species diversity. *Ecoscience*, 7:290-298.
- Simonetti J.A., A.A. Grez & C.F. Estades. 2013. Providing habitat for native mammals through understory enhancement in forestry plantations. *Conservation Biology*, 27:1117-1121.

- Speight M.C. 1989. Saproxylic Invertebrates and their Conservation. Council of Europe, Strasbourg.
- Stokland J.N., J. Siitonen & B.J. Jonsson. 2012. Biodiversity in dead wood. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 509 pp.
- Stokland J.N. & J.Siitonen. 2012. Species diversity of saproxylic organisms. In Stokland J., J. Siitonen & B.G. Jonsson, (Eds.). Biodiversity in dead wood. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp 248-273.
- Tscharntke T., I. Steffan-Dewenter, A. Kruess & C. Thies. 2002. Characteristics of insect populations on habitat fragments-a mini review. *Ecological Research*, 17:229-23.
- Tscharntke T., J. Tylianaskis, T.Rand, R.K. Didham, L. Fahrig, P. Batary, J. Bengtsson, Y. Clough, T.Crist, C. Dormann, R.Ewers, R.Holt, A.Holzschuh, A.Klein, C. Kremen, D.Landis, B.Laurance, D.Lindenmayer, C. Scherber, N. Sodhi, I. Steffan-Dewenter, C. Thies, W. vander Putten, C. Westphal, J. Freund & D. Kleijn. 2012. Landscape modulation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87:661-685.
- Ulyshen M.D. 2013. Strengthening the case for saproxylic arthropod conservation: a call for ecosystem services research. *Insect Conservation and Diversity*, 6:393-395.
- Ulyshen M.D. & T.L. Wagner. 2013. Quantifying arthropod contributions to wood decay. *Methods in Ecology and Evolution*, 4:345-352.
- Ulyshen M.D. 2016. Wood decomposition as influenced by invertebrates. *Biological Review*, 91:70-85.

- Vanderwel M.C., J.R.Malcolm, S.M. Smith & N. Islam. 2006. Insect community composition and trophic guild structure in decaying logs from eastern Canadian pine-dominated forests. *Forest Ecology and Management*, 225:190-199.
- Vodka S., M. Konvicka & L. Cizek. 2009. Habitat preferences of oak-feeding xylophagous beetles in a temperate woodland: implications for forest history and management. *Journal of Insect Conservation*, 13:553-562.
- Vodka S. & L. Cizek. 2013. The effects of edge-interior and understory-canopy gradients on the distribution of saproxylic beetles in a temperate lowland forest. *Forest Ecology and Management*, 304:33-41.
- Wade T.G., K.H. Riitters, J.D. Wickham & K.B. Jones. 2003. Distribution and causes of global forest fragmentation. *Conservation Ecology*, 7:7-13.
- Wiens J.A. 2002. Central concepts and issues of landscape ecology. pp 3-21. En: *Applying Landscape Ecology in Biological Conservation* (ed. Gutzwiller, K.J.). Springer, New York.



**CAPITULO I**

**EFFECTOS DE LAS PLANTACIONES FORESTALES DE EXOTICAS Y  
DESECHOS FORESTALES SOBRE LA DIVERSIDAD DE COLEÓPTEROS  
SAPROXILICOS NATIVOS**

**INTRODUCCIÓN**

La acelerada expansión de la frontera agroforestal ha causado la pérdida, fragmentación y degradación de los nativos, así como de sus poblaciones y comunidades de organismos, resultando en una pérdida de biodiversidad sin precedentes (Wade et al. 2003; Brockerhoff et al. 2008). Sin embargo, en paisajes de bosque nativo fragmentado rodeado por plantaciones forestales de exóticas, muchas especies del bosque nativo han expandido sus hábitats hacia estas cuando cuentan con un dosel desarrollado, sotobosque denso y detritos abundantes, aumentando entonces la conectividad y probabilidad de sobrevivencia de sus poblaciones en el paisaje (Grez et al. 2003; Bustamante-Sanchez et al. 2004; Lindenmayer and Hobbs 2004; Brockerhoff et al. 2005; Grez 2005; Berndt et al. 2008; Pawson et al. 2008, 2011; Simonetti et al. 2013; Cerda et al. 2015).

Un mejor entendimiento del impacto y oportunidades de conservación que implican las plantaciones forestales para la biodiversidad animal puede obtenerse al evaluar sus efectos sobre grupos funcionales hiperdiversos (Tschamtkke et al. 2012). Entre estos grupos destacan los organismos

saproxílicos o aquellos dependientes obligados o facultativos de la madera muerta (Speight 1989; Stokland et al. 2012), por concentrar la mayor biodiversidad de los bosques nativos (representada principalmente por coleópteros saproxílicos), participar intensamente en la trama trófica, así como en la degradación, liberación y ciclaje de nutrientes desde la madera y, por lo tanto, en la productividad ecosistémica (Edmonds & Eglitis 1989; Grove 2002; Ulyshen 2013, 2016).

En bosques nativos, manejados y plantaciones forestales de especies nativas la diversidad (riqueza, abundancia y composición de especies) de coleópteros saproxílicos puede diferir entre troncos y tocones y, en general, aumentar al incrementar el diámetro y descomposición de la madera (Grove 2002; Vanderwal et al. 2006; Gibb et al. 2006; Hjältén et al. 2010; Brin et al. 2012), la cantidad de madera muerta (i.e., número de piezas, volumen y diversidad de madera muerta) (Schiegg 2000; Similä et al. 2003; Müller & Bütler 2010) y coberturas del dosel y sotobosque (Buse et al. 2010; Vodka & Cizek 2013; Bouget et al. 2013), así como la diversidad de hongos saproxílicos (Jonsell et al. 1999, 2002; Jonsson & Norlander 2006; Schigel 2007). En las plantaciones forestales de exóticas, si bien la complejidad estructural (e.g., sotobosque, detritos) favorece a algunos coleópteros saproxílicos nativos (Lachat et al. 2007; Buse et al. 2010), la madera muerta exótica por sus características químicas y físicas (e.g., resinas, blandura) puede desfavorecer a la mayoría (Jonsson & Siitonen 2012).

A pesar de su alta diversidad de especies y rol ecosistémico, los coleópteros saproxílicos de los bosques templados sudamericanos no han recibido

atención (Stokland et al. 2012), pese a ser reconocidos como "hotspot" de biodiversidad (Myers et al. 2000; Smith-Ramírez et al. 2005; Zachos & Habel 2011). Entre estos bosques, el dominado por *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser (hualo) o "bosque Maulino" y distribuido entre los 35-36° S sobre la Cordillera de la Costa del Centro-Sur de Chile, destaca por su gran riqueza y endemismo de especies, pero también por su grave disminución atribuida a la reciente expansión de las plantaciones forestales de exóticas (Donoso 1993; Lara et al. 2000), las que entre los años 1970 y 2000 lo sustituyeron en un 67% (Echeverría et al. 2006). Hoy, el bosque Maulino es representado por pequeños renovales, en su mayoría degradados y embebidos en una matriz compuesta por plantaciones de *Pinus radiata* D. Don (pino) y más recientemente de *Eucaliptus* spp. (eucaliptus) (Donoso 1993; Echeverría et al. 2006) (Fig.1.1). Si bien, en las plantaciones de pino con abundante sotobosque sobreviven varias especies nativas de insectos, aves y mamíferos (Grez et al. 2006), la creciente sustitución de las plantaciones de pino por eucaliptus, en sí más secas y con sotobosque ralo (Gayoso & Iroumé 1995; Oyarzún & Huber 1999; Huber et al. 2010) puede reducir la calidad de la matriz para varias de estas especies.

Considerando que las plantaciones forestales de exóticas disponen principalmente de madera muerta exótica y asumiendo que sus propiedades físicas y químicas la hacen de menor calidad que la nativa para las especies nativas de coleópteros saproxílicos (Jonsson & Siitonen 2012), hipotetizo que 1) las plantaciones forestales de exóticas son en comparación al bosque nativo ambientes desfavorables para los coleópteros saproxílicos nativos y

predigo que i) en comparación a las plantaciones forestales de exóticas los ensamblajes de coleópteros saproxílicos en términos totales y de gremios tróficos son más diversos (ricos, abundantes y taxonómicamente diferentes en especies) en el bosque nativo. Por otro lado, debido a que la diversidad de coleópteros saproxílicos aumenta al incrementar la descomposición de la madera y complejidad estructural del hábitat (otorgada por el dosel, sotobosque y madera muerta), en respuesta, en el primer caso a una mayor oferta de recursos, condiciones y microhábitats de madera muerta; en el segundo, a mejores condiciones ambientales para la descomposición y estructurales para el movimiento de individuos entre parches de hábitat (Schiegg 2000; Hammond et al. 2004; Lindenmayer & Hobs 2004; Vanderwel et al. 2006; Buse et al. 2010; Estades et al. 2012; Vodka & Cizek 2013; Simonetti et al. 2013; Ulyshen 2016), hipotetizo que 2) en el bosque nativo y las plantaciones forestales de exóticas la riqueza y abundancia de coleópteros saproxílicos en la madera muerta son favorecidas hacia estados avanzados de descomposición y por variables estructurales del hábitat (dosel, sotobosque y madera muerta) y predigo en cada hábitat ii) aumentos en la diversidad de coleópteros saproxílicos, así como un cambio en la estructura trófica de los ensamblajes en respuesta a una mayor descomposición de la madera y a variables estructurales del hábitat tales como el porcentaje de dosel y sotobosque y la cantidad de madera muerta (i.e., volumen, diversidad y número de piezas de madera muerta).

El objetivo del presente estudio fue determinar si las plantaciones forestales de pino y eucaliptus, de acuerdo a su provisión de tipos de madera muerta y

complejidad estructural, constituyen hábitats para coleópteros saproxílicos nativos. Los objetivos específicos fueron: 1) Analizar si existen diferencias entre el bosque Maulino y las plantaciones forestales de exóticas en términos estructurales (cantidad de madera muerta y vegetación), 2) Analizar si existen diferencias entre el bosque Maulino y las plantaciones forestales de exóticas en términos de riqueza, abundancia y composición taxonómica de coleópteros saproxílicos y 3) Analizar dentro de cada hábitat la influencia de la posición y descomposición de la madera muerta, así como de las variables estructurales del hábitat sobre los ensambles de coleópteros saproxílicos.

Las respuestas a estas interrogantes pueden ser aplicadas al manejo forestal y así mejorar las estrategias de conservación de la diversidad de coleópteros saproxílicos nativos en paisajes de bosque nativo fuertemente fragmentado y rodeado por plantaciones forestales de exóticas.

## MATERIALES Y METODOS

### Área y sitios de estudio

El área de estudio se localiza entre los 35°36'10"S 72°20'60"W y 36°00'36"S 72°20'60"W sobre la Cordillera de la Costa de la Región del Maule, Chile Central y corresponde a un paisaje conformado principalmente por plantaciones adultas y jóvenes de pino y eucaliptus, claros de corta y en menor extensión por pequeños remanentes de bosque nativo y terrenos agrícolas (Fig.1, 2).



**Fig. 1.** Cuatro paisajes característicos del área de estudio donde se aprecian remanentes de bosque nativo o Maulino rodeados A) por plantaciones de pino adultas y cosechadas y de eucaliptus adultas y jóvenes y B) por plantaciones de pino adultas y cosechadas. C) Uno de los pocos fragmentos grandes (>100 ha) de bosque nativo bien conservado. D) Paisaje casi exento de bosque nativo y donde las plantaciones de pino han sido reemplazadas en gran parte por plantaciones de eucaliptus. Fotos: Cristian Andrés Fierro.



**Fig. 2.** Distribución de los sitios de muestreo y fisionomía de los hábitats estudiados sobre la Cordillera de la Costa de la Región del Maule, Chile Central. Bosque nativo (B, Bn), plantaciones de pino adultas (P, Ppa), (E, Pea) plantaciones de eucalipto adultas.

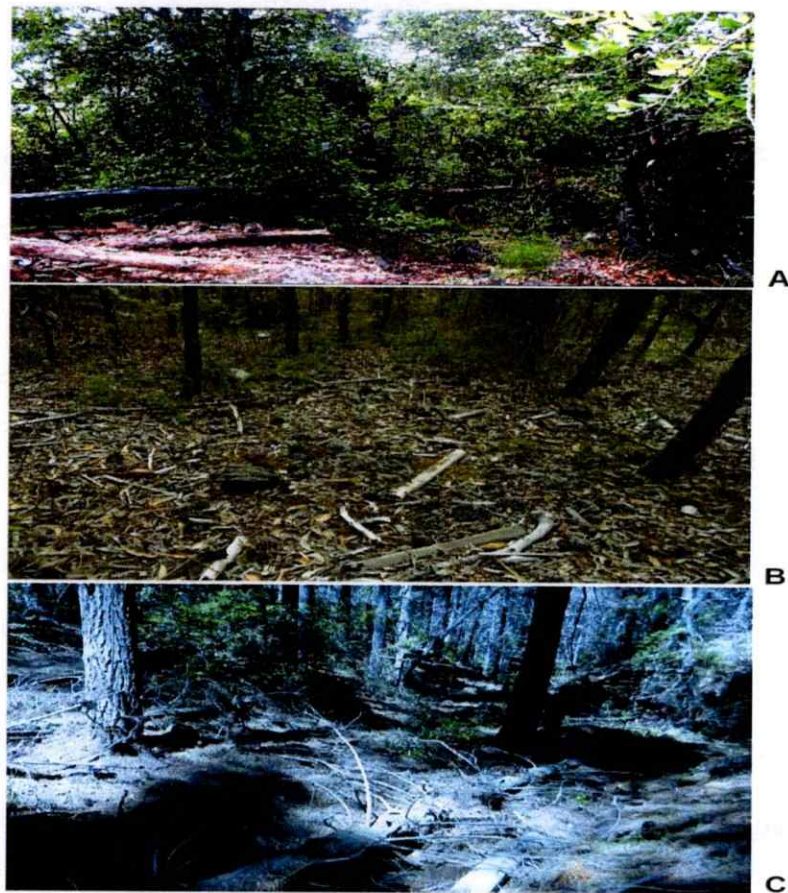
Los muestreos de coleópteros saproxílicos fueron realizados en ocho remanentes de bosque nativo, ocho plantaciones adultas de pino y ocho plantaciones adultas de eucaliptus distanciados al menos 2 km (Fig. 2). Los remanentes de bosque nativo o Maulino (desde ahora Bn) seleccionados (Fig. 3) fueron renovales de entre 5 ha y 50 ha y presentaron un dosel superior dominado casi exclusivamente por *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser (hualo), acompañado en ocasiones por *Cryptocaria alba* (Mol.) (peumo), *Laurelia sempervirens* (R. et P.) Tul. (laurel), *Persea lingue* Ness (lingue) y *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. (roble), con alturas de 15 m a 20 m y diámetros a la altura del pecho (DBH) de 20 cm a 40 cm. El sotobosque cubrió entre 50% y 75 % y estuvo compuesto principalmente por especies nativas de arbustos y árboles tales como peumo, maqui, *Azara integrifolia* (Ruiz et Pavón) (corcolén), *Lithraea caustica* (Mol.) H. et A. (litre), *Luma apiculata* (DC.) Burret (arrayán), *Peumus boldus* (Mol.) (boldo), *Aristotelia chilensis* (Mol.) Stuntz (maqui), *Sophora macrocarpa* J.E.Sm (mayu), *Ugni molinae* Turcz (murta) y las enredaderas *Lapageria rosea* (R. et P.) (copihue) y *Boquila trifoliolata* (DC.) Decne (pilpilvoqui). La madera muerta disponible en el bosque nativo fue básicamente nativa y correspondió a desechos forestales generados por la producción de carbón, compuestos por ramillas, palos y ramas gruesas, troncos de mediano y gran tamaño y en menor grado tocones.

Las plantaciones de pino (Ppa) bordearon las 100 ha y 400 ha y correspondieron a rodales adultos bordeando los 20 años a 30 años, formados por árboles entre 25 m a 35 m de altura y 20 cm a 35 cm de DBH.



El sotobosque, cubrió entre 20% y 50% y estuvo compuesto principalmente por *A. chilensis*, *C. alba*, *P. boldus*, *P. lingue*, *N. glauca* y los arbustos exóticos *Teline monspessulana* (L.) K. Koch (retamilla), *Rubus constrictus* (M. et L.) (zarzamora) y *R. ulmifolius* (Schott.) (murra). Las plantaciones de eucaliptus (Pea) (Fig. 3) bordearon las 50 ha a 100 ha, y correspondieron a rodales adultos de 8 años a 12 años de edad de primera generación, con árboles entre 15 m a 20 m de altura y 15 cm a 25 cm de DBH. El sotobosque cubrió entre un 15% y 35% y fue dominado por *A. chilensis*, *T. monspessulana*, *R. constrictus* y *R. ulmifolius*.

En general, en ambas plantaciones la madera muerta correspondió a desechos forestales de pino (e.g., tocones, ramas gruesas) en ambos casos provenientes de rotaciones de pino, como también de raleos y podas en el caso de pino. Si bien, en las plantaciones de eucaliptus abundaban las ramas provenientes de podas, por sus diámetros < 6 cm no fueron consideradas en este estudio. En ambas plantaciones también es posible encontrar, aunque esporádicamente, madera muerta nativa proveniente del sotobosque eliminado o bosque nativo sustituido.



**Fig. 3.** Interior de cada hábitat estudiado destacando la madera muerta disponible en estos. A) Bosque nativo y plantaciones adultas de B) eucaliptus y C) pino. Fotos: Cristian Andrés Fierro.

### **Evaluación de las variables estructurales del hábitat**

Con el objetivo de relacionar la riqueza, abundancia y composición de coleópteros saproxílicos con la complejidad estructural del hábitat, en cada Bn, Ppa y Pea fueron estimados el número de piezas, volumen y diversidad de madera muerta, así como la cobertura del dosel y sotobosque en base a datos de madera y vegetación levantados en seis parcelas de 416,5 m<sup>2</sup> equivalentes 0,25 ha.

### **Estimación de variables de madera muerta**

Para cada Bn, Pea y Ppa se estimó el número de piezas de madera muerta ( $N \text{ ha}^{-1}$ ) multiplicando por 4 el número total de troncos y tocones  $> 6 \text{ cm}$  y  $> 10 \text{ cm}$  de diámetro, respectivamente, contabilizado en las 0.25 ha (Lachat et al. 2007). Para estimar el volumen de madera muerta ( $V \text{ ha}^{-1}$ ) de cada Bn, Pea y Ppa, primero se estimó el volumen de cada tronco y tocón contabilizado en cada parcela utilizando la fórmula del cono truncado de Newton:

$$V = \frac{L \times (A_b + 4 \times A_m + A_t)}{6}$$

donde  $V$  es el volumen,  $L$  el largo (tronco) o alto (tocón) y  $A_b$ ,  $A_m$ ,  $A_t$  las áreas en la base, mitad y punta de cada tronco y tocón, respectivamente (Harmon & Sexton 1996). Posteriormente, los volúmenes de cada tronco y tocón encontrados en las 0,25 ha fueron sumados y el total multiplicado por 4. Por último, para cada Bn, Pea y Ppa se calculó la diversidad de madera muerta de acuerdo a Siitonen et al. (2000) como el número de combinaciones posibles de encontrar (en este caso 48) formadas por variables de madera muerta, tales como el origen (i.e., exótico o nativo), posición (i.e., tronco o tocón), diámetro:  $d_1$  (6-10 cm),  $d_2$  (10-20 cm),  $d_3$  (20-30 cm),  $d_4$  ( $>40 \text{ cm}$ ) y estados de descomposición: C1 (temprana), C2 (intermedia) y C3 (tardía).

### **Estimación de la cobertura del dosel y sotobosque**

El porcentaje de cobertura del dosel de cada Bn, Pea y Ppa fue estimado en base a un total de 30 fotografías digitales (5 por parcela) tomadas al cielo.

Usando el programa Gap Light Analyzer (GLA v2), los píxeles a color se convirtieron en píxeles blancos y negros sobre los cuales se calculó la proporción media de cielo visible. El porcentaje de cobertura o densidad de sotobosque de cada Bn, Pea y Ppa fue estimado visualmente en cada parcela por la estimación visual directa de tres observadores.

### **Muestreo de coleópteros en la madera muerta**

El esfuerzo de muestreo estuvo limitado tanto por la disponibilidad de tocones como de troncos, principalmente en el bosque nativo. Para el muestreo de los coleópteros, un total de 216 troncos caídos (50 cm a 150 cm de largo; 6 cm a 20 cm de diámetro aprox.) y 108 tocones (10 cm a 40 cm de alto; 10-40 cm de diámetro) fueron seleccionados en el bosque nativo y en ambas plantaciones, sumando un total de 972 piezas de madera muestreadas (648 troncos, 324 tocones) (Tabla 1). Cada tronco y tocón fue clasificado en uno de tres posibles tipos de madera muerta de acuerdo a su descomposición, la cual fue determinada por la resistencia impuesta por la madera a presiones ejercidas por una navaja (Franc et al. 2007). Si la resistencia de la madera era absoluta, fue clasificada en descomposición temprana (C1); si permitía penetrar algo más de 2 cm, fue clasificada en descomposición intermedia (C2) y si la resistencia era nula, fue clasificada en descomposición tardía (C3). Los muestreos en Bn sólo fueron realizados sobre madera muerta de origen nativo, mientras que en Pea y Ppa sólo sobre madera de pino, puesto que era la más abundante. Cada tipo de madera muerta fue replicado seis veces. Cada réplica consistió de 12 piezas en el caso de los troncos (e.g., TrC1) y 6 piezas en el caso de los tocones

(e.g., ToC1). Todas las piezas de madera muerta difíciles de clasificar fueron descartadas.

**Tab. 1.** Cantidad de unidades de tipos de madera muerta muestreadas en cada hábitat. Tr: troncos, To: tocones; C1, C2, C3: madera en descomposición temprana, intermedia y tardía, respectivamente.

Tipo madera	Bosque nativo								Plantaciones de pino								Plantaciones de eucaliptus								Total	
	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8		
TrC1	12	12	12	12	12	12			12	12	12	12	12	12			12	12	12	12	12			12	12	216
TrC2	12	12	12	12	12	12			12	12	12	12	12	12			12	12	12	12	12			12	12	216
TrC3	12	12	12	12	12	12			12	12	12	12	12	12			12	12	12	12	12			12	12	216
ToC1	6			6	6	6	6	6			6	6	6	6	6	6	6		6	6	6	6		6	108	
ToC2	6			6	6	6	6	6			6	6	6	6	6	6	6		6	6	6	6		6	108	
ToC3	6			6	6	6	6	6			6	6	6	6	6	6	6		6	6	6	6		6	108	
Total	54	36	36	54	54	54	18	18	36	36	54	54	54	54	18	18	18	36	54	54	54	18	36	54	972	

Durante 50 días (entre el 25 de noviembre y 20 de diciembre del 2012 y 2013) los coleópteros saproxílicos adultos fueron muestreados directamente sobre la madera muerta para lo cual los troncos y tocones seleccionados fueron particionados sistemáticamente con un hacha sobre una sábana blanca de 2 m x 2 m, capturando manualmente los coleópteros de mediana y gran talla y con aspirador los pequeños. El tiempo de muestreo empleado en cada tronco y tocón fue estandarizado a un máximo de 20 minutos. Pese al impacto y tiempo consumido, la partición de la madera muerta es un método que permite tener más claridad respecto a los tipos de madera muerta preferidos por las especies de coleópteros saproxílicos (Saint-Germain et al. 2007).

## **Identificación de especies y clasificación en gremios tróficos**

Todas las especies conocidas fueron identificadas, contadas y liberadas *in situ*, mientras que el resto fueron depositadas en frascos con alcohol al 70° e identificadas por medio de claves taxonómicas y comparación directa con el material depositado en la colección entomológica del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN). El origen exótico de las especies fue consultado en Artigas (1994). Parte de los ejemplares capturados fueron depositados en la colección entomológica del MNHN y el resto depositados en la colección particular del autor.

La clasificación de las especies de coleópteros saproxílicos en gremios tróficos se basó en Bouget et al. (2005) y Micó et al. (2015). Para esto, sólo la ecología trófica de las larvas fue considerada. De esta manera, los coleópteros fueron clasificados en i) micófagos: fungívoros generalistas, ii) xilomicófagos: fungívoros especializados en el uso de carpóforos y/o micelio de hongos saproxílicos o de la madera muerta, iii) xilófagos: detritívoros especializados en el uso de madera muerta fresca, seca o estado de descomposición temprano, iv) saprófagos: detritívoros generalistas, v) saproxilófagos: detritívoros especializados en el uso de madera muerta en descomposición intermedia o avanzada, vi) polífagos: consumen varios tipos de alimento y vii) depredadores: consumidores generalistas de invertebrados. Debido al nulo o escaso conocimiento sobre la historia natural, biología y ecología trófica de la mayoría de las especies capturada, su clasificación en gremios tróficos se basó en la literatura taxonómica, evolutiva, biológica y ecológica más relevante sobre familias, subfamilias,

tribus y géneros compartidos con Australia, Tasmania, Nueva Zelanda y otras partes de Sudamérica (Elgueta & Arriagada 1989; Lyal 1993; Lawrence & Newton 1995; Beutel & Leschen 2005; Arias et al. 2007; Leschen et al. 2010), como también comunicaciones personales de especialistas (ver agradecimientos), observaciones personales y la frecuencia con que algunas especies fueron capturadas en madera muerta con características particulares (e.g., con presencia de micelio o carpóforos, en avanzada descomposición).

### **Análisis estadístico**

Curvas de rarefacción con intervalos de confianza del 95% basadas en el número de individuos y de muestras fueron generadas para evaluar diferencias significativas de la riqueza de especies entre hábitats y entre tipos de madera muerta (troncos vs. tocones), a fin de evitar sesgos que pueden resultar desde diferencias en la abundancia total de coleópteros entre hábitats y de la intensidad de muestreo entre tipos de madera muerta (troncos vs. tocones). La estimación de las curvas e intervalos de confianza fueron calculadas con iNEXT online: interpolation and extrapolation (Version 1.0) [Software] (Hsieh et al. 2013). La existencia de diferencias significativas fue definida en base al solapamiento de los intervalos de confianza de las curvas, existiendo diferencias cuando no hay solapamiento entre los puntos de corte de dos o más curvas. Adicionalmente, se calculó la completitud del muestreo mediante estimadores de riqueza de especies Chao 1 y de cobertura de muestreo (Chao 1984; Chao & Jost 2012).

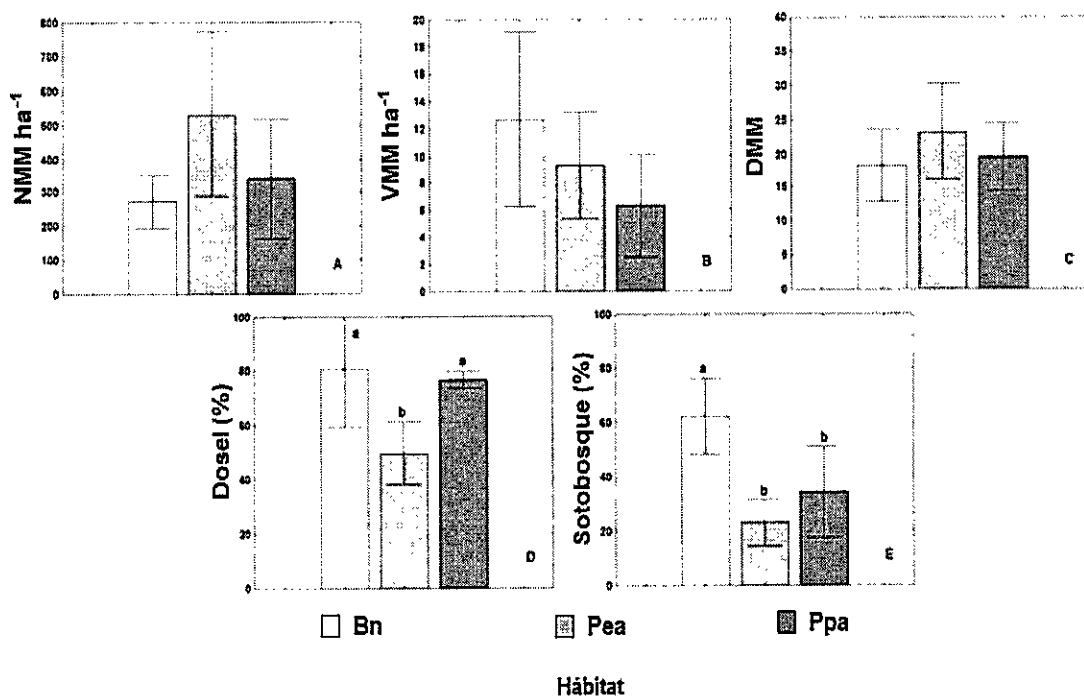
Para analizar los efectos del bosque nativo y las plantaciones de pino y eucaliptus, así como de las variables estructurales sobre la riqueza y abundancia del total y de los gremios de coleópteros saproxílicos se usaron Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMM) con una distribución de Poisson y una función de relación logarítmica. Los sitios fueron considerados como efectos aleatorios, mientras que el bosque nativo y las plantaciones como efectos fijos. Los efectos significativos ( $P \leq 0,05$ ) fueron examinados adicionalmente usando pruebas pareadas a posteriori de Bonferroni. Los GLMM fueron desarrollados en SPSS21. La similitud taxonómica de los ensamblajes entre hábitats fue medida mediante el índice de Jaccard. Para ordenar los remanentes de bosque nativo y plantaciones en base a la composición taxonómica y abundancia de los ensamblajes de coleópteros saproxílicos se realizó un Análisis de Correspondencia Sin Tendencia (DCA) (McCune & Grace 2002), previa transformación de los datos a raíz cuadrada. Para determinar la influencia de los tipos de madera muerta y de las variables estructurales sobre la composición de los ensamblajes de coleópteros saproxílicos en el bosque nativo y en las plantaciones de pino y eucaliptus se realizaron Análisis de Correspondencia Canónica (CCA), con selección hacia adelante de las variables significativas en base a 499 Permutaciones de Montecarlo. Los DCA y CCA fueron realizados en CANOCO 4.5 (ter Braak & Šmilauer 2002).



## RESULTADOS

### Variables estructurales

El número de piezas, volumen y diversidad promedio de madera muerta no difirieron entre hábitats, mientras que el porcentaje promedio de cobertura del dosel fue mayor en Bn y Ppa y menor en Pea ( $F_{(2,21)} = 5,99$ ,  $P < 0,01$ ) y el sotobosque fue más denso en Bn que en ambas plantaciones ( $F_{(2,21)} = 8,30$ ,  $P < 0,01$ ) (Fig. 4).



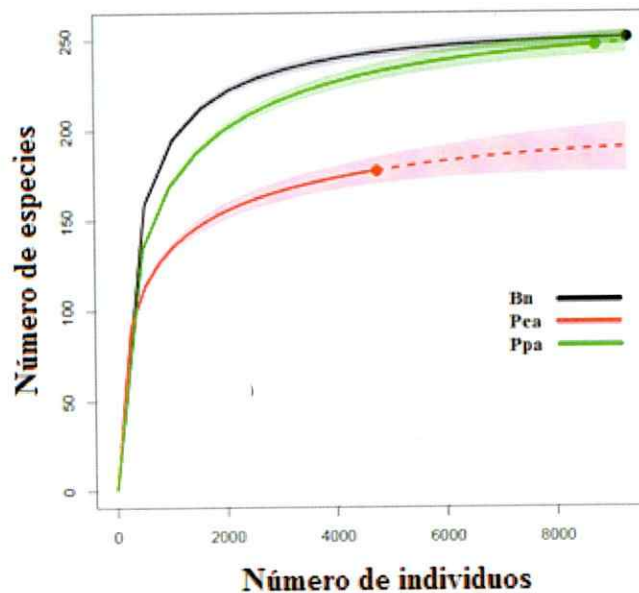
**Fig. 4.** Valores promedio de las variables estructurales en el bosque nativo (Bn) y en las plantaciones adultas de eucaliptus (Pea) y pino (Ppa). Número de piezas (A), volumen (B) y diversidad promedio de madera muerta (C), porcentajes de cobertura del dosel (D) y sotobosque (E). Los efectos del bosque nativo y de ambas plantaciones fueron estimados por medio de GLMM. Barras verticales muestran la media  $\pm$  0,95 I.C. Las letras denotan efectos estadísticamente significativos (pruebas de Boferroni,  $P \leq 0,05$ ) y las letras diferentes diferencias significativas entre hábitats.

## **Efectos de las plantaciones forestales sobre la riqueza, abundancia y composición de los ensambles de coleópteros saproxílicos**

Un total de 22810 ejemplares, distribuidos en 41 familias y 259 especies fueron colectados (Anexos, Tab. 1). Las especies más abundantes fueron *Notocoxelus angustatus* (Solier, 1851) (Zopheridae), *Heliofugus impressus cribicephalus* Freude, 1960 y *Archeophthora penai* Kaszab, 1978 (Tenebrionidae) cada una con el 4,44%, 3,61% y 3,06% de los ejemplares, respectivamente. Sólo 4 especies *Hylastes ater* Paykull, 1800, *Atomaria lewisi* Reitter, 1877, *Litargus balteanus* LeConte, 1856 y *Ernobius mollis* (Linnaeus, 1758) fueron exóticas, las cuales concentraron solo el 0,4% de la abundancia total. La familia más ricas en especies fue Staphylinidae con 64, seguida por Cucullionidae (27 spp.), Leiodidae (21 spp.), Ptinidae (17 spp.), Elateridae (14 spp.), Tenebrionidae (14 spp.), Lathridiidae (13 spp.) y Carabidae (12 spp.). A nivel de gremios, los depredadores, xilomicófagos, micófagos y saproxilófagos concentraron el 28%, 26%, 21% y 19% de los individuos colectados, respectivamente, mientras que los saprófagos, polífagos y xilófagos un 2% cada uno.

La riqueza de coleópteros saproxílicos declinó desde Bn y Ppa a Pea con 251, 247 y 178 especies, respectivamente, al igual que la abundancia con 9312, 8733 y 4765, respectivamente (Apéndice, Tab. 1). En cuanto a la cobertura del muestreo, las curvas de rarefacción muestran que la mayor riqueza de coleópteros saproxílicos presente en Bn y Ppa fue independiente del mayor número de individuos encontrados en ambos hábitats (Fig. 5). Por otro lado, Pea muestra la mayor diferencia entre la riqueza observada y

esperada, sin embargo, por bordear el 100% de la completitud, el muestreo de cada hábitat fue representativo (Tab. 2).



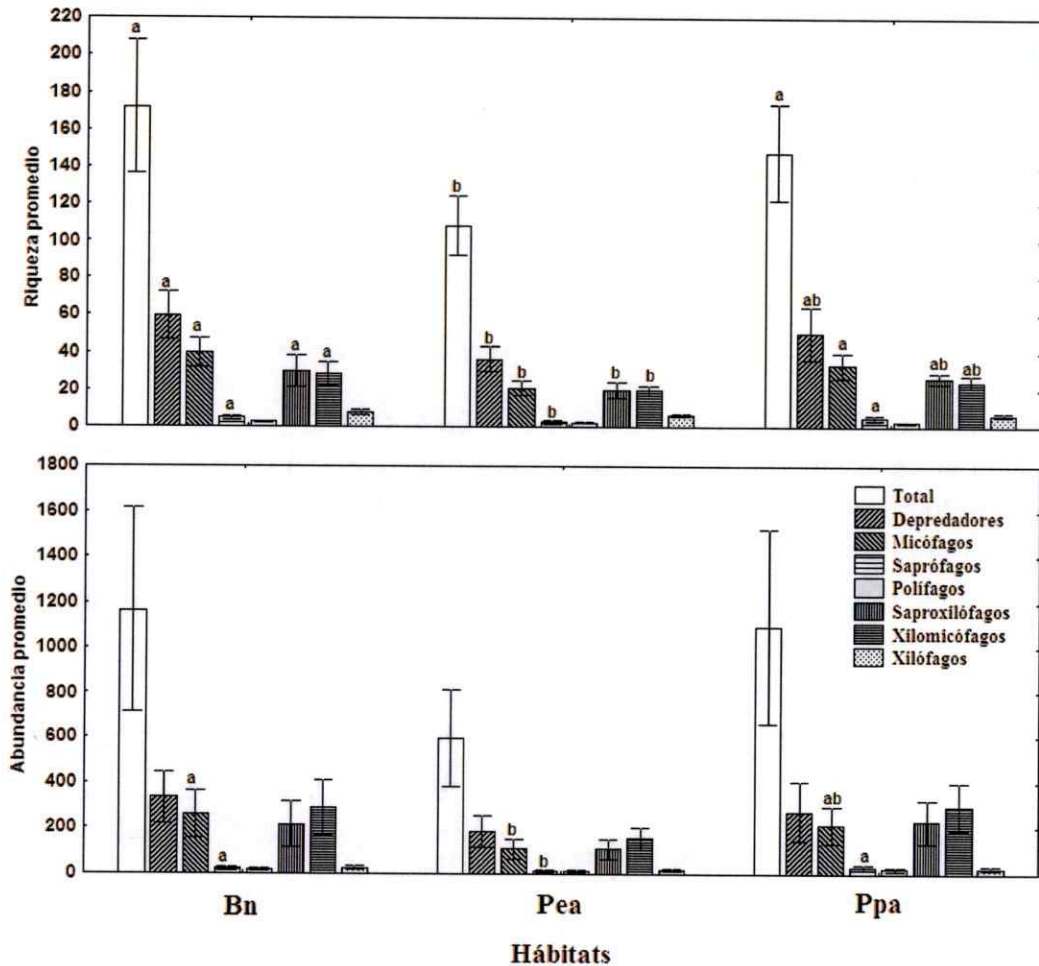
**Fig. 5.** Curvas de rarefacción con 95% de I.C. para la riqueza estimada de especies encontrada en el bosque nativo (línea negra), en las plantaciones adultas de eucalipto (línea roja) y pino (línea verde). El área en torno a cada línea central corresponde a I.C.

**Tab. 2.** Valores de la cobertura del muestreo en el bosque nativo (Bn) y en las plantaciones de eucalipto (Pea) y pino (Ppa).

Coleópteros Saproxilicos	Hábitats		
	Bn	Pea	Ppa
Nº de individuos	9312	4765	8733
Riqueza de especies observada	251	178	247
Riqueza de especies esperada	254,06	195,63	255,53
Completitud	0,9992	0,9952	0,9979

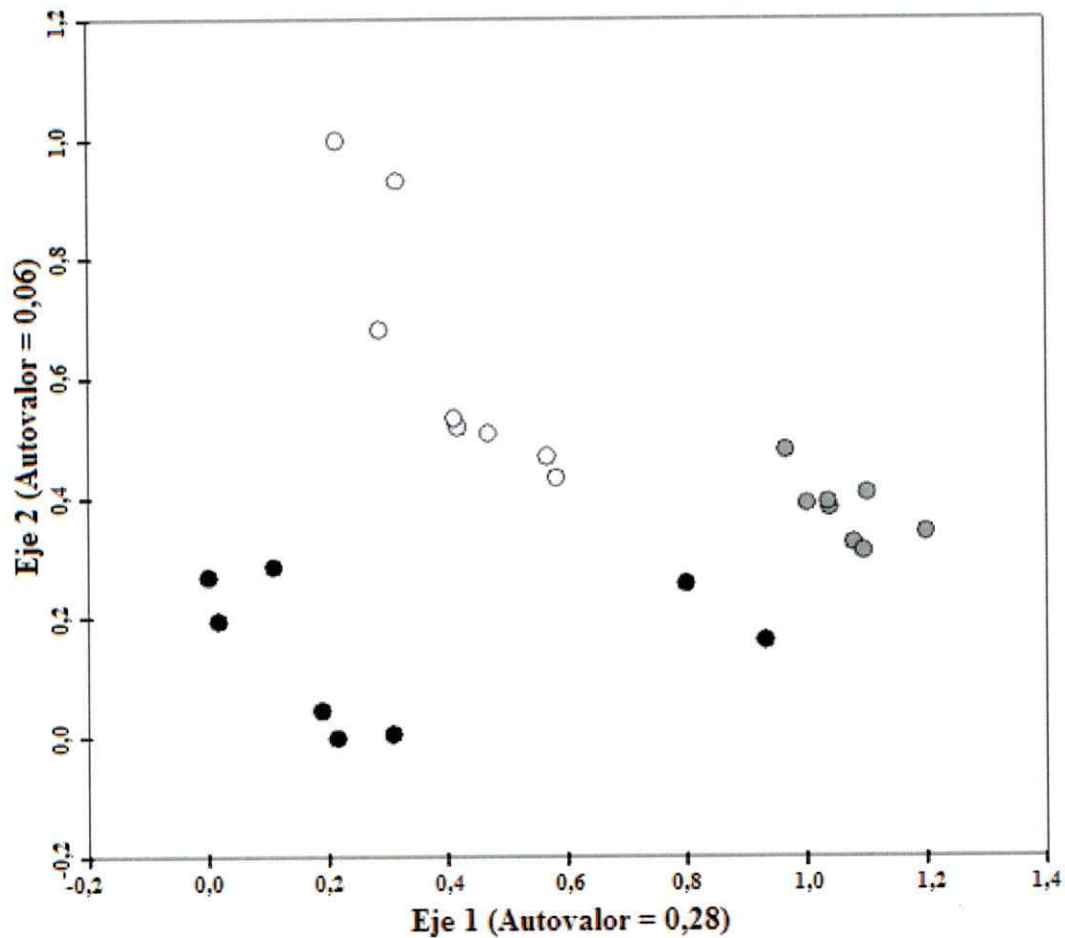
La riqueza promedio fue significativamente mayor en Bn y Ppa que en Pea ( $F_{(2,21)} = 7,64$ ,  $P < 0,01$ ) (Fig. 6). A nivel de gremios, un patrón similar al anterior exhibieron los micófagos ( $F_{(2,21)} = 14,20$ ,  $P < 0,001$ ) y saprófagos ( $F_{(2,21)} = 3,23$ ,  $P < 0,05$ ) (Fig. 6). Por otro lado, en promedio, los depredadores ( $F_{(2,21)} = 4,96$ ,  $P < 0,05$ ), saprófagos ( $F_{(2,21)} = 4.15$ ,  $P < 0,05$ ) y

xilomicófagos ( $F_{(2,21)} = 5.20, P < 0,05$ ) fueron más ricos en Bn que en ambas plantaciones (Fig. 6). La abundancia total promedio no difirió entre hábitats (Fig. 6). Solo la abundancia de micófagos y saprófagos difirió entre estos, siendo la de micófagos mayor en Bn ( $F_{(2,21)} = 5,47, P < 0,05$ ) y la de saprófagos en Ppa ( $F_{(2,21)} = 5,45, P < 0,05$ ) (Fig. 6).



**Fig. 6.** Abundancia y riqueza total promedio de especies y de los gremios tróficos de coleópteros saproxílicos en el bosque nativo (Bn) y en las plantaciones de eucaliptus (Pea) y pino (Ppa). Los efectos del bosque nativo y de ambas plantaciones fueron estimados por medio de GLMM. Barras verticales muestran la media  $\pm$  0,95 I.C. Las letras denotan efectos estadísticamente significativos (prueba *a posteriori* de Bonferroni,  $P \leq 0,05$ ) y las letras diferentes diferencias significativas entre hábitats.

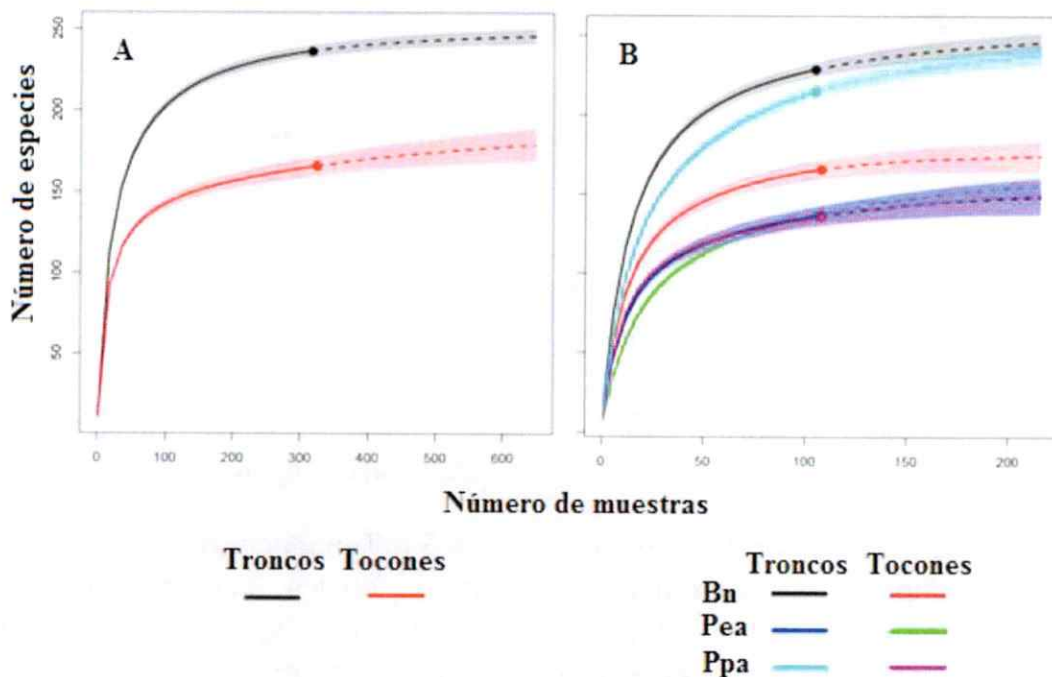
Según el índice de Jaccard la mayor similitud taxonómica fue entre Bn y Ppa (92,27%), Ppa y Pea (69,32%) y Bn y Pea (68,23%). El Análisis de Correspondencia Sin Tendencia (DCA) muestra claramente tres grupos diferentes, uno en cada tipo de hábitat. También evidencia, una mayor similitud composicional entre los ensambles de Ppa y Bn y un fuerte recambio de especies entre este último y Pea (Fig. 7).



**Fig. 7.** Análisis de Correspondencia Sin Tendencia (DCA) del cambio en la composición taxonómica y abundancia de los ensambles de coleópteros saproxílicos entre el bosque nativo (círculos negros) y las plantaciones de pino (círculos gris claros) y eucaliptus (círculos gris oscuro).

## Efectos de los tipos de madera muerta y variables estructurales sobre la riqueza, abundancia, composición y estructura trófica de los ensambles de coleópteros saproxílicos

Las curvas de rarefacción muestran que, independientemente del menor número de tocones muestreado, la riqueza total de coleópteros saproxílicos fue mayor en los troncos, sin embargo, a nivel de hábitat este patrón sólo fue exhibido en Bn y Ppa (Fig. 8). Por otro lado, la diferencia entre la riqueza observada y esperada fue mayor en los tocones que en los troncos, mientras que en estos últimos la completitud del muestreo alcanzo el 100% (Tab. 3). A nivel de hábitat, Pea y Ppa mostraron las mayores diferencias entre la riqueza observada y esperada en los troncos y tocones, respectivamente, así como los menores valores de completitud (Tab. 3).



**Fig. 8.** Curvas de rarefacción con 95% de I.C. para la riqueza de especies estimada en troncos y tocones en términos A) totales y B) de hábitat. Bosque nativo (Bn) y plantaciones adultas de eucaliptus (Pea) y pino (Ppa). Área en torno a cada línea central corresponde a I.C.

**Tab. 3.** Valores de la cobertura del muestreo en troncos y tocones. Bosque nativo (Bn), plantaciones adultas de eucalipto (Pea) y pino (Ppa). N: Número de unidades muestreadas.

Coleópteros saproxilicos	Tipos de madera muerta			
	Troncos			
	Total (N=648)	Bn (N=216)	Pea (N=216)	Ppa(N=216)
Riqueza de especies observada	246	246	156	238
Riqueza de especies esperada	249,99	252,37	170,17	247,64
Complejidad	0,999	0,9953	0,9856	0,9922
	Tocones			
	Total (N=324)	Bn (N=108)	Pea(N=108)	Ppa (N=108)
	Total (N=324)	Bn (N=108)	Pea(N=108)	Ppa (N=108)
Riqueza de especies observada	166	166	137	136
Riqueza de especies esperada	188,15	175,44	152,60	157,80
Complejidad	0,9943	0,9847	0,9856	0,9806

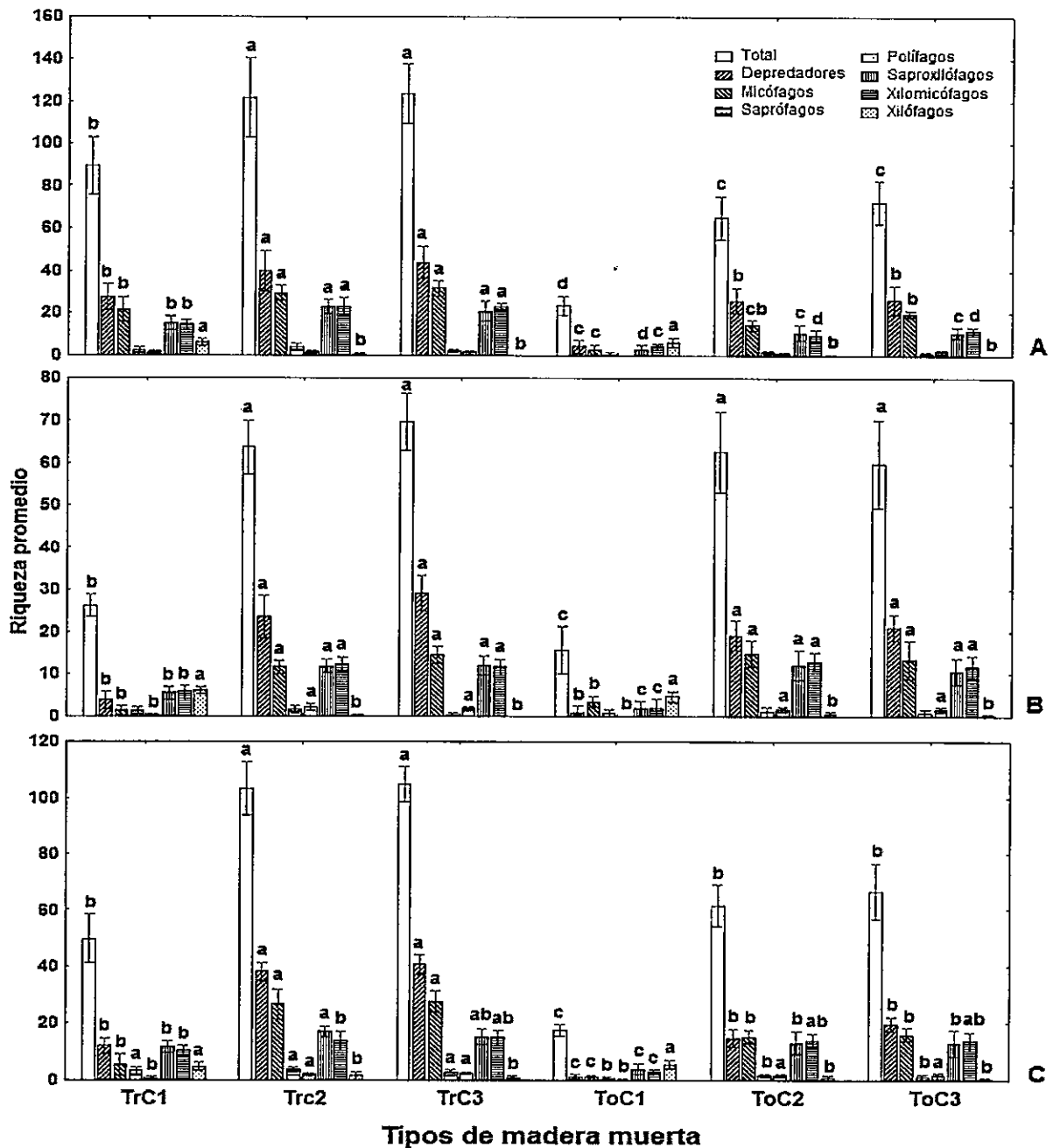
En general, los tipos de madera muerta tuvieron efectos mayores que las variables estructurales sobre los ensambles de coleópteros saproxilicos (Tab. 4). En cada hábitat, tanto en los troncos como los tocones la riqueza y abundancia totales, así como de depredadores, micófagos, saproxilófagos y xilomicófagos fueron mayores en los estados de descomposición intermedio y avanzado que en el temprano (Tab. 4; Fig. 9 a, b). Sólo la riqueza y abundancia de xilófagos fueron mayores en los troncos y tocones en descomposición temprana (Tab. 4; Fig. 9 a, b). Entre las variables estructurales, el volumen de madera muerta tuvo fuertes efectos en Bn sobre la abundancia total, de saproxilófagos y xilomicófagos. Menores, aunque

significativos, fueron los efectos del volumen de madera muerta en Bn sobre la riqueza total y de saproxilófagos; en Pea sobre la abundancia total, de micófagos y saproxilófagos y en Ppa sobre la abundancia de micófagos, así como en Ppa los efectos del número de madera muerta sobre la abundancia de micófagos y de la diversidad de madera muerta sobre la abundancia total y de xilomicófagos (Tab. 4). Por otro lado, efectos también menores y significativos tuvo el dosel en Bn sobre la abundancia de saproxilófagos y en Pea sobre la riqueza y abundancia de micófagos, así como el sotobosque en Ppa sobre la riqueza de micófagos (Tab. 4).

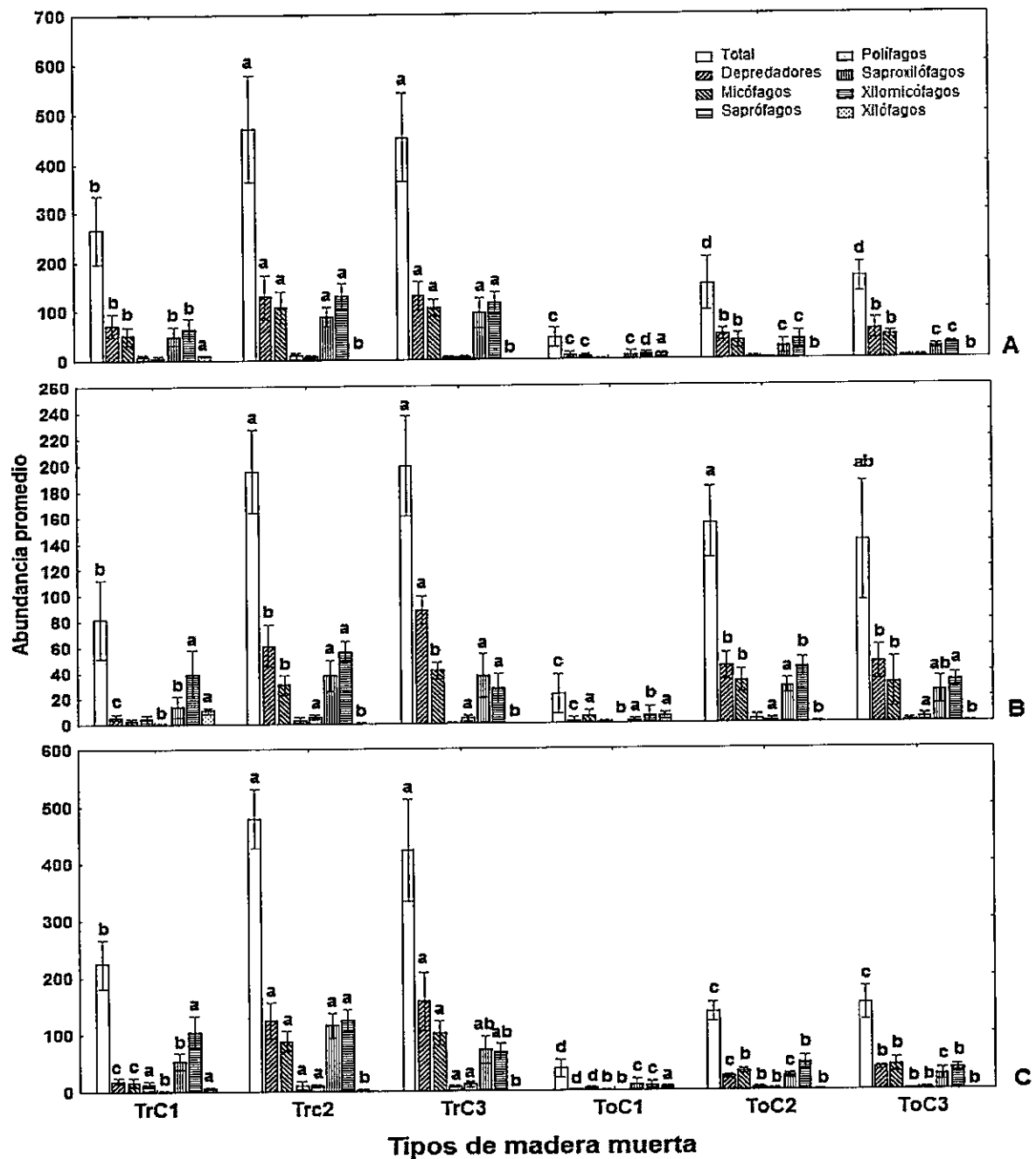


Tab. 4. Valores *F* de los efectos de los tipos y variables estructurales sobre la riqueza y abundancia del total de especies y de los gremios tróficos de coleópteros saproxilicos presentes en la madera muerta en el bosque nativo y en las plantaciones forestales. TMM: tipo de madera muerta, NMM: Número de piezas de madera muerta, VMM: volumen de madera muerta, DMM: diversidad de madera muerta; CBD: Cobertura dosel; CBS: Cobertura sotobosque. Grados de libertad en cada hábitat 1,2 = (5,25). Niveles de significancia de los efectos \*:  $P \leq 0,05$ , \*\*:  $P \leq 0,01$ , \*\*\*:  $P \leq 0,001$ . Los efectos de las distintas variables fueron estimados con GLMM.

Coleópteros saproxilicos	Bosque nativo						Plantaciones de eucaliptus						Plantaciones de pino					
	TMM	NMM	VMM	DMM	CBD	CBS	TMM	NMM	VMM	DMM	CBD	CBS	TMM	NMM	VMM	DMM	CBD	CBS
<b>Riqueza</b>																		
Total	80,86***	0,64	5,62*	0,14	0,84	0,42	54,72***	2	2,46	0,26	0,79	0,7	78,42***	0,01	0,69	0,37	1,18	1,01
Depredadores	29,1***	1,63	0,64	1,24	0,3	0,13	27,17***	0	1,79	0,12	0,68	0,08	40,10***	0	0	0,03	0	0,01
Micófagos	22,80***	0,29	1,08	0,63	0,23	1,32	15,75***	3,25	0	0,04	4,66*	2,66	29,46***	0,03	0,31	0,84	0,43	4,42*
Saprófagos	3,16*	0,12	0,01	0,13	0,18	0,04	0,87	0,92	2,18	1,41	0,69	0,16	2,75*	0,18	0,2	0,06	0,35	0,13
Pollifagos	0,75	0,01	0,17	0	0,64	0	1,9	0,19	0,39	0,1	0,3	0,27	2,14	0,34	0,23	0,1	0,01	0
Saproxilófagos	16,37***	0,03	5,46**	0,11	0,43	0,1	10,11***	2,7	1,24	0,15	1,71	2,37	9,64***	0,55	0,33	3,92	0,01	0,06
Xilomicófagos	18,58***	1,11	3,034	0,79	0,01	1,13	10,24***	0,01	0,19	0,09	0,19	0,04	8,81***	0,66	0,1	0,02	2,24	0
Xilófagos	12,59***	0,61	1,67	0,58	0,32	0,71	11,70***	0,02	0,3	0,17	0,03	0	9,54***	0,79	0,3	0,69	0,06	0
<b>Abundancia</b>																		
Total	419,41***	1,36	21,00***	0,58	1,57	0,01	160,02***	0,86	6,66*	0,6	0,03	0,06	101,07***	0,01	0,68	5,35*	2,31	2,26
Depredadores	108,80***	1,11	3,59	0,5	1,97	1,5	78,01***	1,14	3,65	1,78	0,31	0	212,38***	0,22	1,28	1,27	2,33	1,29
Micófagos	98,62***	0,61	5,40*	0,37	0	0,14	43,13***	3,9	4,58*	0,03	4,56*	1,49	130,55***	4,40*	8,18**	0,01	1,21	0,02
Saprófagos	8,85***	2,69	2,39	2,39	2,53	1,31	5,38**	0,33	3,07	1,86	2,34	3,68	14,52***	0,01	1,77	0,39	0,05	0,09
Pollifagos	5,01**	0,02	4,12	0,01	0,14	2,29	5,53**	0,04	1,56	0,51	0,56	0,01	17,04***	0,28	0,04	1,69	2,71	0,12
Saproxilófagos	108,16***	0	58,81***	0,26	7,16*	0	31,10***	0,22	6,09*	0,57	0,07	0,68	122,86***	0	0,35	2,99	2,71	0,24
Xilomicófagos	147,89***	1,55	32,99***	0,38	2,84	1,53	38,87***	0,04	0,96	0	0,04	0,16	107,26***	0,24	0,52	5,12*	0,17	3,31
Xilófagos	18,42***	0,19	1,21	0,06	0,04	0,1	18,18***	0,01	2,28	0	0,55	0,71	12,30***	0,09	0,45	1,48	3,41	0,66



**Fig. 9a.** Promedio  $\pm$  0,95 I.C. de la riqueza total de especies y gremios tróficos de coleópteros saproxílicos a través de los diferentes tipos de madera muerta en el bosque nativo (A) y en las plantaciones de eucaliptus (B) y pino (C). Los efectos de los distintos tipos de madera muerta fueron estimados por medio de GLMM. Barras con letras indican efectos estadísticos significativos (test de Bonferroni,  $P \leq 0,05$ ). Letras diferentes indican diferencias significativas entre hábitats. Tr: troncos, To: Tocones; C1, C2, C3: madera en descomposición temprana, intermedia y tardía, respectivamente.



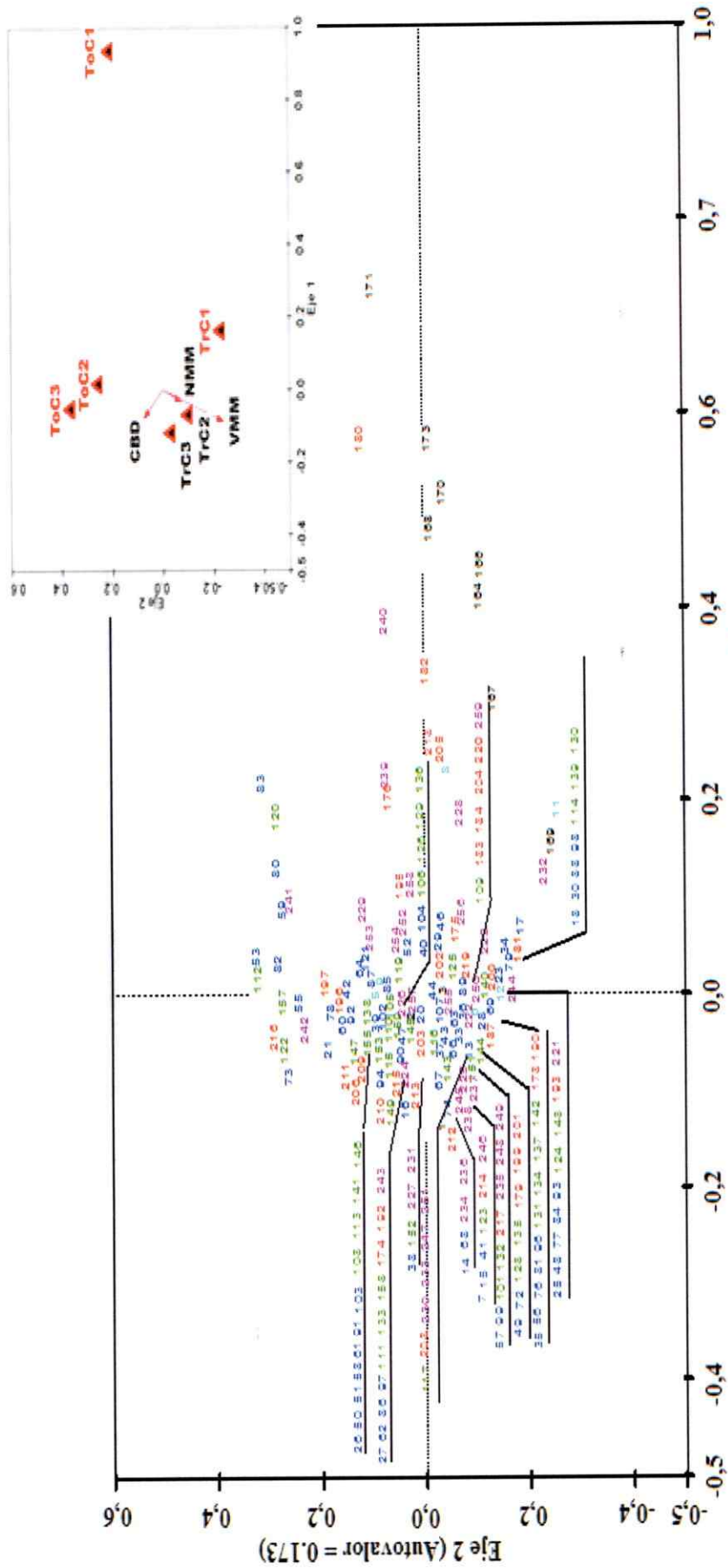
**Fig. 9b.** Promedio  $\pm$  0,95 I.C. de la abundancia total de especies y gremios tróficos de coleópteros saproxílicos a través de los diferentes tipos de madera muerta en el bosque nativo (A) y en las plantaciones adultas de eucaliptus (B) y pino (C). Los efectos de los distintos tipos de madera muerta fueron estimados por medio de GLMM. Barras con letras indican efectos estadísticos significativos (test de Boferroni,  $P \leq 0,05$ ). Letras diferentes indican diferencias significativas entre hábitats. Tr: troncos, To: Tocones; C1, C2, C3: madera en descomposición temprana, intermedia y tardía, respectivamente.

De acuerdo a los Análisis de Correspondencia Canónica (CCA), en Bn y en ambas plantaciones la composición de los ensambles de coleópteros saproxílicos varió más fuertemente en respuesta al estado de descomposición de la madera que a las variables estructurales (Tab. 6; Fig. 10 a, b, c). En Bn, ocho variables tuvieron una influencia significativa ( $P < 0,05$ ) sobre la composición de los ensambles, explicando el 23% y 17,3% de la varianza asociada a los ejes 1 y 2, respectivamente, de las cuales explicaron el mayor porcentaje de varianza del eje 1, ToC1 ( $\lambda = 20\%$ ,  $F = 6,61$ ,  $P = 0,002$ ) y TrC1 ( $\lambda = 10\%$ ,  $F = 4,93$ ,  $P = 0,002$ ) y del eje 2, ToC2 ( $\lambda = 10\%$ ,  $F = 3,59$ ,  $P = 0,002$ ) y ToC3 ( $\lambda = 10\%$ ,  $F = 3,56$ ,  $P = 0,002$ ) (Tab. 5). Los xilófagos y parte de los saproxilófagos se asociaron fuerte y positivamente con ToC1, mientras que los restantes gremios con ToC2 y ToC3. En Pea, cinco variables se asociaron significativamente con la composición de los ensambles, explicando el 36,7% y 11,5% de la varianza asociada a los ejes 1 y 2, respectivamente, de las cuales explicaron el mayor porcentaje de varianza del eje 1, TrC1 ( $\lambda = 25\%$ ,  $F = 9,2$ ,  $P = 0,002$ ) y ToC1 ( $\lambda = 16\%$ ,  $F = 6,12$ ,  $P = 0,002$ ) y del eje 2 TrC3 ( $\lambda = 12\%$ ,  $F = 5,13$ ,  $P = 0,002$ ) y LC2 ( $\lambda = 10\%$ ,  $F = 3,99$ ,  $P = 0,002$ ). Todos los xilófagos y una fracción de saproxilófagos y xilomicófagos se asociaron significativa y positivamente a TrC1, mientras que TrC3 influyó positivamente a una fracción de depredadores y micófagos. Finalmente, en Ppa seis variables tuvieron efectos significativos sobre la composición de los ensambles y explicaron 36.3% y 18% de la varianza asociada los ejes 1 y 2, respectivamente, de las cuales explicaron el mayor porcentaje de varianza

del eje 1 ToC1 ( $\lambda = 24\%$ ,  $F = 10,4$ ,  $P = 0,002$ ) y TrC1 ( $\lambda = 23\%$ ,  $F = 9,16$ ,  $P = 0,002$ ) y del eje 2 ToC2 ( $\lambda = 12\%$ ,  $F = 5,2$ ,  $P = 0,002$ ) y ToC3 ( $\lambda = 10\%$ ,  $F = 4,98$ ,  $P = 0,002$ ). Una asociación significativa a ToC1 y TrC1, similar a la observada en el bosque nativo mostraron los xilófagos y parte de los saproxilófagos, así como los demás gremios que se asociaron con ToC2 y ToC3.

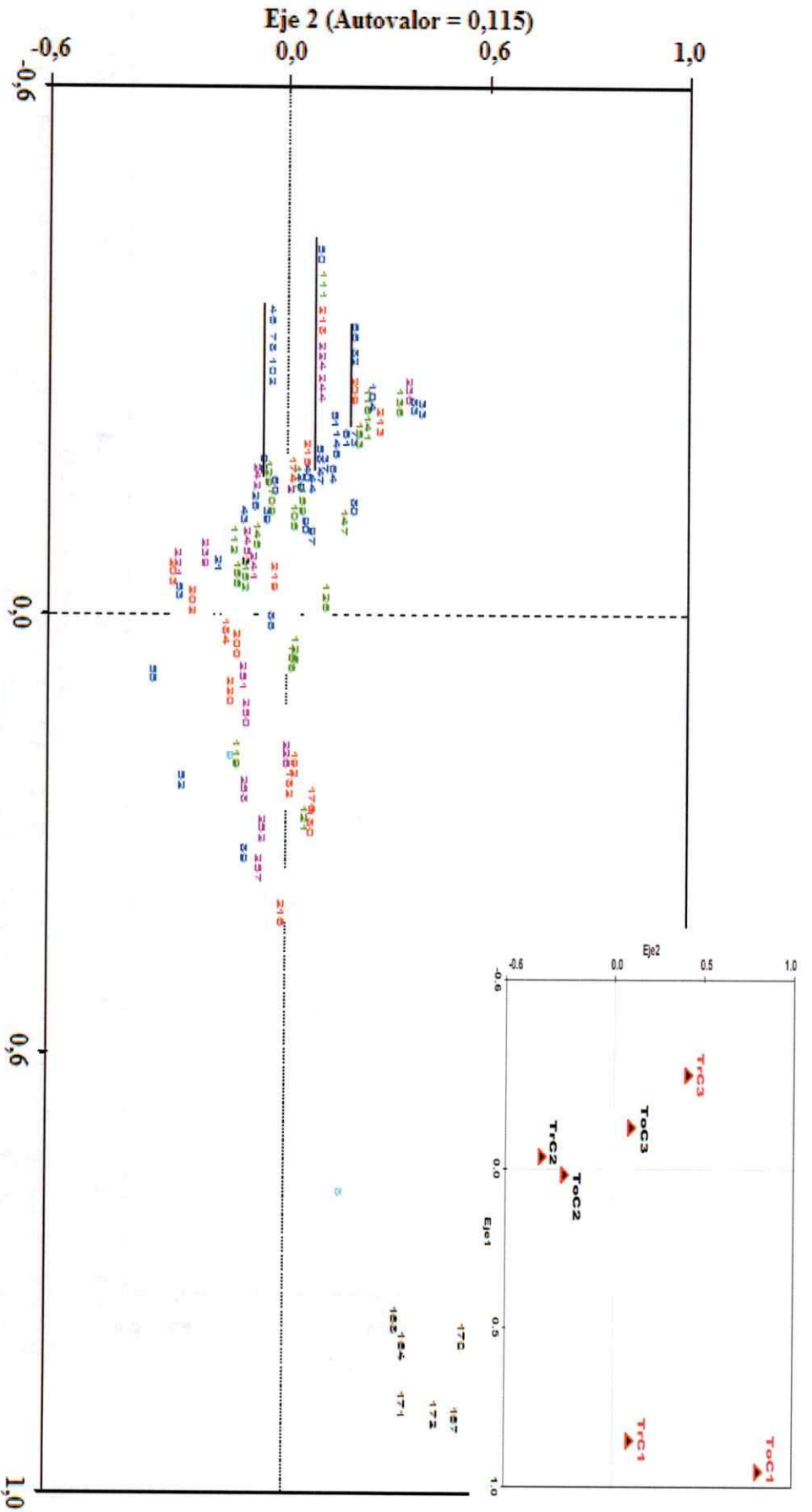
**Tab. 5.** Correlación y porcentaje de relevancia ( $\lambda$ ) de los tipos de madera muerta y variables estructurales sobre los dos primeros ejes de los respectivos Análisis de Componentes Canónicos.\* indican variables redundantes.

Predictores	Bosque nativo						Plantaciones de Eucaliptus						Plantaciones de Pino					
	Correlación			Relevancia de las variables			Correlación			Relevancia de las variables			Correlación			Relevancia de las variables		
	Eje 1	Eje 2	$\lambda$	P	F		Eje 1	Eje 2	$\lambda$	P	F		Eje 1	Eje 2	$\lambda$	P	F	
TrC1	0,3747	-0,53	14%	0,002	4,93		0,6459	-0,163	24%	0,002	10,4		0,734	-0,077	25%	0,002	9,2	
TrC2	-0,22	-0,312	6%	0,002	2,18		-0,185	-0,354	7%	0,002	3,55		-0,057	-0,586	10%	0,002	3,99	
TrC3	-0,365	-0,096	*	*	*		-0,413	-0,412	*	*	*		-0,479	-0,543	12%	0,002	5,13	
ToC1	0,8229	0,1794	20%	0,002	6,61		0,6458	0,0857	23%	0,002	9,16		0,456	0,362	16%	0,002	6,12	
ToC2	0,0292	0,4401	10%	0,002	3,59		0,0307	0,4923	11%	0,002	5,2		0,028	-0,308	5%	0,002	2,21	
ToC3	-0,097	0,6708	10%	0,002	3,56		-0,208	0,6973	10%	0,002	4,98		-0,172	0,140	*	*	*	
NMM	-0,034	-0,067	4%	0,002	1,5		0,0106	0,1812	1%	0,9	0,8		0,011	-0,135	2%	0,986	0,62	
VMM	-0,084	-0,231	6%	0,002	2,19		-0,019	-0,015	2%	0,146	1,16		-0,018	-0,087	2%	0,618	0,91	
DMM	0,0251	-0,102	3%	0,03	1,27		0,0279	0,3602	2%	0,26	1,1		0,016	-0,170	3%	0,096	1,26	
CBD	-0,076	0,0748	5%	0,002	1,8		-0,056	0,0738	9%	0,002	4,61		-0,001	0,133	1%	0,882	0,77	
CBS	0,0771	-7E-04	2%	0,42	1,02		-0,009	-0,356	3%	0,048	1,27		-0,021	-0,018	2%	0,091	0,75	



Eje 1 (Autovvalor = 0.23)

**Fig. 10a.** Análisis de Componentes Canónicos de los ensambles de coleópteros saproxílicos (figura superior) en respuesta a distintos tipos de madera muerta y variables estructurales (figura inferior) en el bosque nativo. Solo se muestran las variables explicativas significativas y en rojo las que explican el mayor porcentaje de varianza; las categóricas se representan por triángulos y las cuantitativas por flechas. Números representan especies con  $N \geq 10$  (Anexos, Tabla 1). Colores representan gremios: celeste: saprófagos, azul: depredadores, verde: micófitos, negro: xilófagos, rojo: saproxilófagos, rosado: xilomicófitos, morado: polífagos. Tr: troncos, To: tocones C1, C2, C3: madera en descomposición temprana, intermedia y tardía, respectivamente. NMM: número de piezas de madera muerta, VM: volumen de madera muerta, CBD: cobertura dosel.



**Fig. 10b.** Análisis de Componentes Canónicos de los ensambles de coleópteros saproxilicos (figura superior) en respuesta a distintos tipos de madera muerta y variables estructurales (figura inferior) en plantaciones de eucaliptus. Solo se muestran las variables explicativas significativas y en rojo las que explican el mayor porcentaje de varianza; las categóricas se representan por triángulos y las cuantitativas por flechas. Números representan especies con  $N \geq 10$  (Anexos, Tabla1). Colores representan gremios: celeste: saprofagos, azul: depredadores, verde: micófitos, negro: xilófitos, rojo: saproxilófitos, rosado: xilomicrofagos, morado: polifagos. Tr: troncos, To: tocones C1, C2, C3: madera en descomposición temprana, intermedia y tardía, respectivamente.





## DISCUSION

Los resultados de este estudio muestran que: i) el bosque nativo y las plantaciones forestales difieren estructuralmente en cobertura vegetal, pero no en cantidad de madera muerta; ii) la madera muerta exótica es hábitat del 97% de las especies nativas de coleópteros saproxílicos encontradas; iii) el bosque nativo y las plantaciones de pino presentan los ensambles de coleópteros saproxílicos más ricos y similares en composición taxonómica y abundancia; iv) en todos los hábitat el tipo de madera muerta afecta más que las variables estructurales a los ensambles de coleópteros saproxílicos y v) tanto en los troncos como en los tocones, incrementos en la descomposición de la madera conllevan aumentos en la riqueza y abundancia, así como cambios en la composición taxonómica de especies y estructura trófica de los ensambles.

### **Variación estructural entre bosque nativo y plantaciones forestales**

En los hábitats boscosos, la complejidad estructural afecta a la diversidad de coleópteros saproxílicos, ya que la cantidad de madera muerta representa la disponibilidad y conectividad de hábitats para éstos, mientras que el dosel y sotobosque proporcionan las condiciones de sombra, temperatura y humedad de las que depende la descomposición de la madera, el principal modulador de su diversidad en el tiempo (Vanderwel et al. 2006; Johansson et al. 2007; Müller & Büttler 2010; Jonsson & Stokland 2012; Vodka & Cizek 2013).

Los resultados muestran que los hábitats no difieren en volumen, número de piezas y diversidad de madera muerta, que el bosque nativo y las plantaciones de pino poseen un dosel más cerrado que el eucaliptus y que el bosque nativo posee un sotobosque más denso que ambas plantaciones. Debido a que las plantaciones de pino y eucaliptus son establecidas a densidades que bordean los 1200-1600 árboles/ha, el dosel más abierto de éstas últimas puede ser explicado porque en comparación al pino son más jóvenes (8-12 años) y, además, *E. globulus* posee un follaje poco denso y con hojas dispuestas en sentido vertical, lo que permite un mayor paso de la luz (Gayoso & Iroumé 1995; Oyarzún & Huber 1999; Huber et al. 2010). En cuanto al sotobosque poco denso de ambas plantaciones, es posible que sea consecuencia del intenso tratamiento con herbicidas al que son sometidas durante sus primeros años para así evitar su invasión y desplazamiento por arbustos nativos (Zutter & Miller 1998; Kogan et al. 2002; Miller & Miller 2004). Adicionalmente, en las plantaciones de eucaliptus el desarrollo del sotobosque estaría aún más limitado, porque en comparación a las de pino y bosque nativo poseen menos humedad superficial, hojarasca y nutrientes, así como una elevada competencia radicular (Gayoso & Iroumé 1995; Oyarzún et al. 1999; Huber et al. 2010).

#### **1.4.2 Respuesta de los ensambles de coleópteros saproxílicos al tipo de hábitat, sus variables estructurales y tipos de madera muerta**

El bosque nativo y las plantaciones de pino en comparación a las de eucaliptus presentaron la mayor riqueza y similitud taxonómica del total de coleópteros saproxílicos, patrón también exhibido por la riqueza de

depredadores, micófagos, saprófagos, saproxilófagos y xilomicófagos, así como por la abundancia de micófagos y saprófagos. Lo anterior, además de robustecer la evidencia que señala a los pequeños remanentes de bosque nativo como fuentes de biodiversidad (Grez et al. 2005), muestra que las plantaciones de pino comparadas a las de eucaliptus son mejores hábitats para gran parte de los coleópteros saproxílicos nativos. Estos resultados son inquietantes porque que en el área de estudio, así como en otros paisajes similares de la Cordillera de la Costa del centro y sur de Chile, la sustitución de las plantaciones de pino por eucaliptus va en aumento. Esto puede significar una reducción considerable de la calidad de la matriz para varios coleópteros saproxílicos nativos, afectando negativamente su sobrevivencia en ésta, así como la de otros organismos dependientes de ellos.

Interesantemente, de las 259 especies encontradas solo cuatro fueron exóticas y ninguna de ellas abundante. La escasa presencia de especies exóticas tanto en el bosque Maulino como en la matriz de plantaciones circundante también ha sido reportada para otros grupos de insectos (Grez et al. 2003; Jaña-Prado & Grez 2004) confirmando lo general de este fenómeno y sugiriendo alguna resistencia biótica a las especies exóticas de insectos en este paisaje.

Los tipos de madera muerta afectaron la riqueza, abundancia y composición de los ensambles de coleópteros saproxílicos. Tanto en el bosque nativo y plantaciones de pino como en las de eucaliptus la riqueza, abundancia y cambio composicional de especies incrementaron desde los tocones a los

troncos y desde estados tempranos a intermedios y avanzados de descomposición. Los ensambles asociados a madera en descomposición temprana estuvieron dominados por xilófagos y en parte por saproxilófagos, mientras que los micófagos, saprófagos, polífagos, xilomicófagos, saproxilófagos y depredadores dominaron hacia estados intermedios y avanzados de descomposición. Este patrón sucesional, ya descrito por Siitonen (2001), Hammond et al. (2004) y Vanderwel et al. (2006) en bosques nativos de coníferas y caducifolios del hemisferio norte, y por Grove & Forster (2011 a, b) en bosques nativos de eucaliptus de Tasmania, puede ser explicado porque a medida que la descomposición de la madera progresa aumentan la humedad, flora fúngica, detritos orgánicos, la disponibilidad de microhábitats y presas (Jonsell et al. 1998; Stokland 2012; Kappes & Topp 2004; Jonsell et al. 2005; Vanderwel et al. 2006; Gibb et al. 2006 a, b; Siitonen 2012). Probablemente, el dosel más abierto de las plantaciones de eucaliptus en comparación al bosque nativo y plantaciones de pino así como su menor disponibilidad de agua superficial (Gayoso & Iroumé 1995; Oyarzún et al. 1999), incrementan su aridez ambiental y reduciendo entonces la tasa de descomposición de la madera y su calidad y, por lo tanto, su uso por varios xilomicófagos, micófagos y saproxilófagos (Siitonen & Stokland, 2012).

Los resultados encontrados sugieren que, en comparación a los troncos caídos, los tocones son hábitats menos favorables para los coleópteros saproxílicos, dada la menor abundancia y riqueza en estos. Por el contrario, en paisajes forestales europeos conformados por bosques nativos y

plantaciones de árboles nativos, históricamente explotados, los coleópteros saproxílicos capturados por medio de trampas de panel o ventana en tocones existentes en claros de corta y renovales, igualan o superan en riqueza y abundancia y difieren en composición a los presentes en troncos caídos (Hjältén et al. 2010; Brin et al. 2012). Según estos autores, pese al origen no natural de los tocones la relación positiva de los coleópteros saproxílicos con estos se debería a su mayor estabilidad temporal en comparación a los troncos, a menudo destruidos por las operaciones madereras y degradados más rápidamente por la biota. En adición, durante su existencia los tocones mantienen condiciones microclimáticas singulares hacia las raíces, las que favorecen la concentración de individuos y especies, varias raras en los troncos (Abrahamsson & Lindbladh 2006; Jonsell & Hansson 2011; Brin et al. 2012). Al respecto, es probable que la menor riqueza y abundancia de coleópteros saproxílicos encontradas en los tocones en este estudio puede deberse al tipo de muestreo empleado, ya que limita la búsqueda de coleópteros a la parte superior de los tocones, lo que debería corregirse en futuras investigaciones. Sin embargo, lo anterior también puede reflejar una menor adaptación de los coleópteros saproxílicos nativos a los tocones debido a la explotación relativamente reciente de estos bosques nativos en comparación a los europeos (Donoso 1994) y también al origen exótico de la madera de pino, cuyas características físico-químicas (e.g., resinas) en interacción con otras propias de los tocones (mayor exposición al sol, lluvia, viento) pueden ejercer una selección más intensa que los troncos sobre los coleópteros saproxílicos nativos.

Como otros hábitats productivos, las plantaciones exóticas de pino con altos niveles de complejidad estructural y naturalidad (e.g., dosel desarrollado, sotobosque denso y compuesto por especies nativas, abundante madera muerta) pueden promover el flujo de coleópteros nativos desde los remanentes de bosque nativo a estas, incrementando la similaridad composicional y estructural entre sus ensamblajes (Lindenmayer & Hobbs 2004; Simonetti 2006; Estades et al. 2012). Estudios similares en esta región y en otras partes del mundo han encontrado que el bosque nativo y plantaciones de pino comparten un número significativo de especies de coleópteros coprófagos, epigeos, carábidos e insectos voladores, cuando las plantaciones cuentan con un dosel desarrollado y/o sotobosque denso (Humphrey et al. 1999; Grez et al. 2003; Brockerhoff et al. 2005; Berndt et al. 2008; Pawson et al. 2008, 2011; Cerda et al. 2015). En este estudio, en comparación a la fuerte influencia ejercida en cada hábitat por los tipos de madera muerta sobre los ensamblajes de coleópteros saproxílicos, las variables estructurales, en general, tuvieron efectos también positivos, pero menos intensos y extendidos sobre éstos. Sólo el volumen de madera muerta tuvo efectos fuertes, particularmente, en el bosque nativo sobre la abundancia total, de saproxilófagos, micófagos y xilomicófagos. En general, estudios previos en hábitats forestales muestran que incrementos en la cantidad de madera muerta (i.e., número de piezas, diversidad y volumen de madera muerta) aumentan la disponibilidad, variedad, estabilidad y conectividad espacio-temporal de hábitats de madera muerta para coleópteros saproxílicos (Schiegg et al. 2000; Similä et al. 2003; Müller &

Bütler 2010; Stokland & Siitonen 2012; Lachat et al. 2013). Lo anterior explicaría los fuertes efectos positivos del volumen de madera muerta sobre la riqueza y abundancia totales y de los gremios tróficos de coleópteros saproxílicos, observados tanto en el bosque nativo como en las plantaciones forestales. Por ejemplo, la relación positiva entre los volúmenes de madera muerta y la diversidad de hongos (Rubino & McCarthy 2003; Sippola 2004; Müller & Bütler 2010) han explicado la diversidad de coleópteros xilomicófagos, micófagos y saproxilófagos (Jonsell et al. 1999; Jonsell & Nordlander 2002; Stokland et al. 2004; Vanderwel et al. 2006; Lassauce et al. 2011). Adicionalmente, en hábitats secos la madera muerta es una fuente importante de humedad, aumentando su estabilidad al incrementar la cobertura vegetal (Vodka et al. 2009; Lachat et al. 2013; Jonsson & Stokland 2012). Esto explicaría los efectos positivos del volumen de madera muerta y cobertura del dosel sobre los xilomicófagos, micófagos y saproxilófagos, particularmente, en las plantaciones de eucaliptus.

#### **1.4.3 Implicaciones para la conservación**

Este estudio muestra que la madera muerta exótica es hábitat de casi la totalidad de las especies nativas de coleópteros saproxílicos encontradas, cuyos ensambles, además, son más ricos y taxonómicamente similares en el bosque nativo y en las plantaciones de pino. Por otro lado, en todos los hábitats los ensambles de coleópteros saproxílicos son afectados más intensa y extendidamente por el tipo de madera muerta que por cualquier variable estructural, aumentando la diversidad total y de casi todos los gremios en la madera más descompuesta.



En las plantaciones de pino y eucaliptus estudiadas la madera muerta utilizada por coleópteros saproxílicos nativos corresponde a desechos forestales de cosechas, podas y raleos comerciales. Si las compañías forestales permiten la permanencia de estos desechos y mejoran las condiciones para su descomposición (e.g., sotobosque) incrementarían la cantidad, conectividad y calidad de los hábitats de madera muerta, lo cual aumentará la diversidad de coleópteros saproxílicos escala de plantación y de paisaje (Jonsson & Siitonen 2012). Una mayor diversidad de coleópteros saproxílicos en las plantaciones puede asegurar una mayor descomposición y liberación de nutrientes de la madera y una reducción progresiva de los desechos forestales y entonces, aumentar la productividad ecosistémica y disminuir los riesgos de incendios e irrupción de plagas, servicios ecosistémicos hasta ahora no valorados (Ulyshen 2013, 2016).

A pesar del valor de las plantaciones de pino para la conservación de la diversidad de coleópteros saproxílicos nativos, ellas serán cosechadas. Entonces, la mayoría de los saproxílicos mantiene poblaciones fuentes en los remanentes de bosque nativo y sumideros en las plantaciones, las cuales también actuarían como trampas ecológicas (Pullian 1988; Schlaepfer et al. 2002; Lindenmayer & Hobbs 2004; Pawson et al. 2010). Por otro lado, durante la cosecha y juventud de las plantaciones muchas poblaciones fuentes pueden quedar aisladas por las condiciones desfavorables de la matriz (e.g., mayor exposición a radiación solar, depredación y herbicidas, menos madera descompuesta) (Gibb et al. 2006; Estades et al. 2012). Tales efectos negativos pueden ser aún más intensos y prolongados en el tiempo

si las plantaciones de pino son sustituidas por plantaciones de eucaliptus, las cuales son menos favorables para la diversidad de coleópteros saproxílicos nativos. Entonces, la conservación de la diversidad de coleópteros saproxílicos en los paisajes estudiados dependerá en primer lugar de la existencia de fragmentos de bosque nativo y plantaciones adultas con abundante madera muerta; de su conectividad durante la cosecha y juventud de las plantaciones (corredores de vegetación nativa y/o fajas de plantaciones de pino adultas con abundante madera muerta y sotobosque) y sobre todo de que la planificación del mosaico de plantaciones y fragmentos de bosque nativo no solo busque beneficios económicos sino también para la biodiversidad (Lindenmayer & Hobbs 2004; Pawson et al. 2010; Estades et al. 2012).

### **Agradecimientos**

Se agradece a Javier Simonetti, Andrés Caamaño, Raúl Briones, Pablo Ramírez de Arellano y FONDECYT 1095046 por ayudar con fondos para este estudio. Gracias también a Dagoberto Aravena y Nicolás Aravena por prestar soporte logístico desinteresadamente; Mario Mendoza, Alfredo Zúñiga, Sebastián García y Adelfio Müller por su ayuda en terreno; Mario Elgueta por su ayuda en la identificación de especies y comentarios, a Constanza Rodríguez y Alberto Alaniz por su ayuda en la confección de mapas y a Sergio Alvarado por los análisis de datos.

## REFERENCIAS

- Abrahamsson M. & M. Lindbladh. 2006. A comparison of saproxylic beetle occurrence between man-made high- and low stumps of spruce (*Picea abies*). *Forest Ecology and Management*, 226:230-237.
- Arias E., J.B. Richardson & M. Elgueta. 2007. The canopy beetle faunas of Gondwanan element trees in Chilean temperate rain forests. *Journal of Biogeography*, 35(5):914-925.
- Artigas J.N. 1994. *Entomología Económica. Insectos de interés agrícola, forestal, médico y veterinario (nativos, introducidos y susceptibles de ser introducidos)*. Ed. Universidad de Concepción. Concepción, Chile. 943 pp.
- Berndt L.A., E.G., Brockerhoff & H. Jactel. 2008. Relevance of exotic pine plantations as a surrogate habitat for ground beetles (Carabidae) where native forest is rare. *Biodiversity and Conservation*, 17:1171-1185.
- Beutel R.G. & R.A.B. Leschen. 2005. *Handbook of Zoology. Volume 4. Arthropoda: Insecta. Coleoptera Beetles. Volume 1. Morphology and Systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim)*. Walter de Gruyter, Berlin, Germany. 567 pp.
- Bouget C., H. Brustel & L.M. Nageleisen. 2005. Nomenclature des groupes écologiques d'insectes liés au bois: Synthèse et mise au point sémantique. *Comptes Rendus Biologies*, 328:936-948.

- Bouget C., L. Larrieu, B. Nusillard & G. Parmain. 2013. In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests *Biodiversity and Conservation*, 22:2111-2130.
- Brin A., C. Bouget, L. Valladares & H. Brustel. 2012. Are stumps important for the conservation of saproxylic beetles in managed forests? Insights from a comparison of assemblages on logs and stumps in oak-dominated forests and pine plantations. *Insect Conservation and Diversity*, 1:1-10
- Brockhoff E.G., L.A. Berndt & H. Jactel. 2005. Role of exotic pine forests in the conservation of the critically endangered New Zealand ground beetle *Holcaspis brevicula* (Coleoptera: Carabidae). *New Zealand Journal of Ecology*, 29(1):37-43
- Brockhoff E.G., H. Jactel, J.A. Parrotta, C.P. Quine & J. Sayer. 2008. Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? *Biodiversity and Conservation*, 17:925-951.
- Buse J., T. Levanony, A. Timmc, T. Dayan & T. Assmann. 2010. Saproxylic beetle assemblages in the Mediterranean region: impact of forest management on richness and structure. *Forest Ecology and Management*, 259:1376-1384
- Bustamante-Sánchez M.A., A.A. Grez & J.A. Simonetti. 2004. Dung decomposition and associated beetles in a fragmented temperate forest. *Revista Chilena de Historia Natural*, 77:107-120.
- Cerda Y., A.A. Grez & J. Simonetti. 2015. The role of the understory on the abundance, movement and survival of *Ceroglossus chilensis* in pine

- plantations: an experimental test. *Journal of Insect Conservation*, 19(1):119-127.
- Chao, A. 1984. Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics*, 11:265-270.
- Chao A. & L. Jost. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93:2533-2547.
- Donoso C. 1993. Bosques templados de Chile y Argentina: variación, estructura y dinámica. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 483 pp.
- Edmonds R.L. & A. Eglitis. 1989. The role of the Douglas-fir beetle and wood borers in the decomposition of and nutrient release from Douglas-fir logs. *Canadian Journal of Forest Research*, 19:853-859.
- Elgueta M. & G. Arriagada. 1989. Estado actual del conocimiento de los coleópteros de Chile (Insecta: Coleoptera). *Revista Chilena de Entomología*, 17:5-60.
- Estades C.F., A.A. Grez & J.A. Simonetti. 2012. Biodiversity in Monterrey pineplantations. En Simonetti J.A., A.A. Grez, & C.F. Estades, (Eds.). *Biodiversity conservation in agroforestry landscapes: challenges and opportunities*. Editorial Universitaria, Santiago, pp. 77-98.
- Etcheverría C., D. Coomes, J. Salas, J.M. Rey Benayas, A. Lara & A. Newton. 2006. Rapid deforestation and fragmentation of Chilean temperate forests. *Biological Conservation*, 130:481-494.

- Franc N., F. Götmark, B. Økland, B. Norden & H. Paltto. 2007. Factors and scales potentially important for saproxylic beetles in temperate mixed oak forest. *Biological Conservation*, 135:86-98.
- Gayoso J. & A. Iroumé. 1995. Impacto del manejo de plantaciones sobre el ambiente físico. *Bosque*, 16(2):3-12.
- Gibb H., J. Hjältén, J.P. Ball, O. Atlegrim, R.B. Pettersson & J. Hilszczański. 2006 a. Effects of landscape composition and substrate availability on saproxylic beetles in boreal forests: a study using experimental logs for monitoring assemblages. *Ecography*, 29:191-204.
- Gibb H., R.B. Pettersson, J. Hjältén, J. Hilszczański, J.P. Ball, T. Johansson, O. Atlegrim & K. Danell. 2006 b. Conservation-oriented forestry and early successional saproxylic beetles: responses of functional groups to manipulated dead wood substrates. *Biological Conservation*, 129:437-450.
- Grez A.A., P. Moreno & M. Elgueta. 2003. Coleópteros (Insecta: Coleoptera) epígeos asociados al bosque Maulino y plantaciones de pino aledañas. *Revista Chilena de Entomología*, 29:9-18.
- Grez A.A. 2005. El valor de los fragmentos pequeños de bosque maulino en la conservación de la fauna de coleópteros epígeos. En: C. Smith-Ramírez, J. Armesto, J. & C. Valdovinos (Eds.). *Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile, pp. 565-572.

- Grez A.A., J. Simonetti & R. O. Bustamante (Eds.). 2006. Biodiversidad en ambientes fragmentados de Chile: patrones y procesos a diferentes escalas. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. pp. 229.
- Grove S.J. 2002. Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 33:1-23.
- Grove S. J. & L. Forster. 2011 a. A decade of change in the saproxylic beetle fauna of eucalypt logs in the Warra long-term log-decay experiment, Tasmania. 1. Description of the fauna and seasonality patterns. *Biodiversity and Conservation*, 20:2149-2165.
- Grove S. J. & L. Forster. 2011 b. A decade of change in the saproxylic beetle fauna of eucalypt logs in the Warra long-term log-decay experiment, Tasmania. 2. Log-size effects, succession, and the functional significance of rare species. *Biodiversity and Conservation*, 20:2167-2188.
- Hammond H.E., D.W. Langor & J.R. Spence. 2004. Saproxylic beetles (Coleoptera) using *Populus* in boreal aspen stands of western Canada: spatiotemporal variation and conservation of assemblages. *Canadian Journal of Forest Research*, 34:1-19.
- Harmon M.E. & J. Sexton. 1996. Guidelines for measurements of woody detritus in forest ecosystems. Publication No.20.U.S.LTER Network Office: University of Washington, Seattle, WA, USA. 73 pp.
- Hjältén J., F. Stenbacka & J. Andersson. 2010. Saproxylic beetle assemblages on low-stumps, high-stumps and logs: implications for

- environmental effects of stump harvest. *Forest Ecology and Management*, 260:1149-1155.
- Hsieh T.C., K.H. Ma, & A. Chao. 2013. iNEXT online: interpolation and extrapolation (Version 1.0) [Software]. Available from <http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download/>.
- Huber A., A. Iroumé, C. Mohr & C. Frêne. 2010. Efecto de plantaciones de *Pinus radiata* y *Eucalyptus globulus* sobre el recurso agua en la Cordillera de la Costa de la región del Biobío, Chile. *Bosque*, 3:219-230.
- Humphrey J.W., C. Hawes, A.J. Peace, R. Ferris-Kaan & M.R. Jukes. 1999. Relationships between insect diversity and habitat characteristics in plantation forests. *Forest Ecology Management*, 113:11-21
- Jaña-Prado R. & A.A. Grez .2004. Insectos herbívoros en el bosque maulino: un ecosistema fragmentado. *Revista Chilena de Entomología*, 30:27-43.
- Johansson T., J. Hjaltén, J. Hilszczanski, J. Stenlid, J.P. Ball, O. Alinvi & K. Danell. 2007. Variable response of different functional groups of saproxylic beetles to substrate manipulation and forest management: Implications for conservation strategies. *Forest Ecology and Management*, 242:496-510.
- Jonsell M., J. Weslien & B. Ehnström. 1998. Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodiversity and Conservation*, 7:749-764.



- Jonsell M., G. Nordlander & M. Jonsson. 1999. Colonization patterns of insects breeding in wood-decaying fungi. *Journal of Insect Conservation*, 3:145-161.
- Jonsell M. & G. Nordlander. 2002. Insects in polypore fungi as indicator species: a comparison between forest sites differing in amounts and continuity of dead wood. *Forest Ecology and Management*, 157:101-118.
- Jonsell M., L.M. Schroeder & J. Weslien. 2005. Saproxylic beetles in high stumps of spruce: fungal flora important for determining the species composition. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 20:54-62.
- Jonsell M. & J. Hansson. 2011. Logs and stumps in clearcuts support similar saproxylic beetle diversity: implications for bioenergy harvest. *Silva Fennica*, 45:1053-1064.
- Jonsson B.G. & J. Siitonen. 2012. Dead wood and sustainable forest management. En: Stokland J., J. Siitonen & B.G. Jonsson, (Eds.). *Biodiversity in dead wood*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 302-337.
- Jonsson B.G. & J. Stokland. 2012. The surrounding environment. En: Stokland J., J. Siitonen & B.G. Jonsson, (Eds.). *Biodiversity in dead wood*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 194-217.
- Jonsson M. & G. Norlander. 2006. Insect colonization and fruiting bodies of the wood-decaying fungus *Fomitopsis pinicola* at different distances from an old-growth forest. *Biodiversity and Conservation*, 15:295-309

- Kogan M., R. Figueroa & H. Gilabert. 2002. Weed control intensity effects on young radiata pine growth. *Crop Protection*, 21:253-257.
- Kappes, H. & W. Topp. 2004. Emergence of coleopteran from deadwood in a managed broadleaved forest in central Europe. *Biodiversity and Conservation*, 13:1905-1924.
- Lachat T., R. Peveling, S. Attignon<sup>1</sup>, G. Goergen, B. Sinsin & P. Nagel. 2007. Saproxylic beetle assemblages on native and exotic snags in a West African tropical forest. *African Entomology*, 15(1):13-24
- Lachat T., C. Bouget, R. Büttler & J. Müller. 2013. Deadwood: quantitative and qualitative requirements for the conservation of saproxylic biodiversity In *Focus – Managing Forest in Europe*, pp. 92-102.
- Lassauce A., Y. Paillet, H. Jactel & C. Bouget. 2011. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecological Indicators*, 11:1027-1039.
- Lawrence J.F. & A.F. Newton. 1995. Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names). En: Pakaluk P. & S.A. Slipinsk, (Eds.) *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera. Papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*. Muzeum I Instytut Zoologii PAN, Warszawa, Poland, pp. 779-1006.
- Leschen R.A.B, R.G. Beutel & J.F. Lawrence. 2010. *Handbook of zoology. Arthropoda: insecta. Part 38. Coleoptera, beetles. Volume 2.*

- Morphology and systematics (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia partim). Walter de Gruyter, Berlin, Germany. pp. 786
- Lindenmayer D.B. & R.J. Hobbs. 2004. Fauna conservation in Australian plantation forests – a review. *Biological Conservation*, 119:151-168.
- Lyal C.H.C. 1993. Cryptorhynchinae (Insecta: Coleoptera: Curculionidae). *Fauna of New Zealand*, 29, 308 pp.
- McCune B. & J.B. Grace. 2002. *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software, Glenden Beach, Oregon
- Micó E., A. García-López, A. Sánchez, M. Juárez & E. Galante. 2015. What can physical, biotic and chemical features of a tree hollow tell us about their associated diversity? *Journal of Insect Conservation*, 19:141-153.
- Miller K.V. & J.H. Miller. 2004. Forestry herbicide influences on biodiversity and wildlife habitat in southern forests. *Wildlife Society Bulletin*, 32:1049-1060.
- Müller J. & R. Bütler. 2010. A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *European Journal of Forest Research*, 129:981-992.
- Myers N., R.A. Mittermeyer, C.G. Mittermeyer, G.A.B. da Fonseca & J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403:853-858.
- Økland B., A. Bakke, S. Hagvar & T. Kvamme. 1996. What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway. *Biodiversity and Conservation*, 5:75-100.

- Olsson J., T. Johansson, B.G. Jonsson, J.Hjältén, M. Edman & L. Ericson. 2012. Landscape and substrate properties affect species richness and community composition of saproxylic beetles. *Forest Ecology and Management*, 286:108-120.
- Oyarzún C.E. & A. Huber. 1999. Water balance in young plantations of *Eucalyptus globulus* and *Pinus radiata* in southern Chile. *Terra*, 17:35-44.
- Pawson S.M., E.G., Brockerhoff, E.D. Meenken & R.K. Didham. 2008. Non-native plantation forests as alternative habitat for native forest beetles in a heavily modified landscape. *Biodiversity and Conservation*, 17(5):1127-1148
- Pawson S.M, E.G., Brockerhoff, M.S.Watt & R.K. Didham. 2011. Maximising biodiversity in plantation forests: insights from long-term changes in clearfell-sensitive beetles in a *Pinus radiata* plantation. *Biological Conservation*, 144:2842-2850.
- Pullian R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist*, 132(5):652-661.
- Rubino D.L. & B.C. McCarthy. 2003. Composition and ecology of macrofungal and myxomycete communities on oak woody debris in a mixed-oak forest of Ohio. *Canadian Journal of Forest Research*, 33:2151-2163.
- Saint-Germain M., C.M. Buddle & P. Drapeau. 2007. Host-use patterns of saproxylic phloeophagous and xylophagous Coleoptera adults and

- larvae along the decay gradient in standing dead black spruce and aspen. *Ecography*, 30:737-748.
- Schiegg K. 2000. Are there saproxylic beetle species characteristic of high dead wood connectivity? *Ecography*, 23:579-587.
- Schigel D.S. 2007. Fleshy fungi of the genera *Armillaria*, *Pleurotus* and *Grifola* as habitat of Coleoptera. *Karstenia*, 47:37-48.
- Siitonen J., P. Martikainen, P. Punttila & J. Rauh. 2000. Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and oldgrowth boreal mesic forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management*, 128:211-225
- Siitonen J. 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forest as an example. *Ecological Bulletin*, 49:11-41.
- Siitonen J. 2012. Microhabitats. En: Stokland J., J. Siitonen & B.G. Jonsson, (Eds.). *Biodiversity in dead wood*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 150-182.
- Siitonen J. & J. Stokland. 2012. Tree sizes. En: Stokland J., J. Siitonen & B.G. Jonsson (Eds.). *Biodiversity in dead wood*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 183-193
- Simonetti J.A. 2006. Conservación de biodiversidad en ambientes fragmentados: el caso del bosque Maulino. En: Grez A.A, Simonetti, J.A. & R.O. Bustamante, (Eds.). *Biodiversidad en ambientes fragmentados de Chile: patrones y procesos a diferentes escalas*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile, pp. 215-229.

- Simonetti J.A., A.A. Grez & C.F. Estades. 2013. Providing habitat for native mammals through understory enhancement in forestry plantations. *Conservation Biology*, 27:1117-1121.
- Similä M., J. Kouki & P. Martikainen. 2003. Saproxylic beetles in managed and seminatural scots pine forests: quality of dead wood matters. *Forest Ecology and Management*, 174:365-381.
- Sippola A.L., M. Similä, Mönkkönen & J. Jokimäki. 2004. Diversity of polyporous fungi (Polyporaceae) in northern boreal forest: effects of forest site type and logging intensity. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 19:152-163.
- Smith-Ramírez C., J.J. Armesto & C.C. Valdovinos. 2005. Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 708 pp.
- Schlaepfer M.A., M. Runge & P. Sherman. 2002. Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology and Evolution*, 17(10):474-480.
- Sotomayor A., E. Helmke & E. García. 2002. Manejo y mantención de plantaciones forestales: *Pinus radiata* y *Eucalyptus* spp. INFOR, Documento de Divulgación, N° 23.
- Speight M.C. 1989. Saproxylic Invertebrates and their Conservation. Council of Europe, Strasbourg.
- Stokland J., 2012. The saproxylic food web. En Stokland J., J. Siitonen & B.G. Jonsson, (Eds.). Biodiversity in dead wood. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 29-57.

- Stokland J.N., J. Siitonen & B.J. Jonsson. 2012. Biodiversity in dead wood. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 509 pp.
- Stokland J.N. & J.Siitonen. 2012. Species diversity of saproxylic organisms. In Stokland J., J. Siitonen & B.G. Jonsson, (Eds.). Biodiversity in dead wood. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 248-273.
- Ter Braak C.J.F. & P. Šmilauer. 2002. CANOCO reference manual and CanoDraw for windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5)
- Tscharntke T., J. Tylianaskis, T.Rand, R.K. Didham, L. Fahrig, P. Batary, J. Bengtsson, Y. Clough, T.Crist, C. Dormann, R.Ewers, R.Holt, A.Holzschuh, A.Klein, C. Kremen, D.Landis, B.Laurance, D.Lindenmayer, C. Scherber, N. Sodhi, I. Steffan-Dewenter, C. Thies, W. vander Putten, C. Westphal, J. Freund & D. Kleijn. 2012. Landscape modulation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87:661-685.
- Ulyshen M.D. 2013. Strengthening the case for saproxylic arthropod conservation: a call for ecosystem services research. *Insect Conservation and Diversity*, 6:93-395.
- Ulyshen M.D. & T.L. Wagner. 2013. Quantifying arthropod contributions to wood decay. *Methods in Ecology and Evolution*, 4:345-352.
- Ulyshen M.D. 2016. Wood decomposition as influenced by invertebrates. *Biological Review*, 91:70-85.
- Vanderwel M.C., J.R. Malcolm, S.M. Smith & N. Islam. 2006. Insect community composition and trophic guild structure in decaying logs

- from eastern Canadian pine-dominated forests. *Forest Ecology and Management*, 225:190-199.
- Vodka S., M. Konvicka & L. Cizek. 2009. Habitat preferences of oak-feeding xylophagous beetles in a temperate woodland: implications for forest history and management. *Journal of Insect Conservation*, 13:553-562.
- Vodka S. & L. Cizek. 2013. The effects of edge-interior and understorey-canopy gradients on the distribution of saproxylic beetles in a temperate lowland forest. *Forest Ecology and Management*, 304:33-41.
- Wade T.G., K.H. Riitters, J.D. Wickham, & K.B. Jones. 2003. Distribution and causes of global forest fragmentation. *Conservation Ecology*, 7:7-13.
- Zachos F.E. & J.C. Habel. 2011. Biodiversity hotspots. Distribution and protection of conservation priority areas. Springer Verlag, Berlin. 546 pp.
- Zutter B.R. & J.H. Miller. 1998. Eleventh-year response of Loblolly pine and competing vegetation to woody and herbaceous plant control on a Georgia flatwoods site. *Southern Journal of Applied Forestry*, 22(2):88-95.



## CAPITULO II

# LA SUPERFICIE DE BOSQUE NATIVO Y LA CANTIDAD DE MADERA MUERTA DEL PAISAJE MODULAN LOS PATRONES DE DIVERSIDAD DE COLEÓPTEROS SAPROXILICOS EN PAISAJES DOMINADOS POR PLANTACIONES FORESTALES DE EXÓTICAS

## INTRODUCCION

La pérdida, fragmentación y degradación de los bosques nativos por la expansión agroforestal son los principales motores de la extinción de poblaciones, especies y pérdida de biodiversidad animal terrestre (Wade et al. 2003). Atributos de los paisajes agroforestales tales como la composición (i.e., tipos de coberturas que los componen), superficie de las coberturas o hábitats naturales (e.g., bosque y matorrales nativos) y la heterogeneidad composicional y configuracional (i.e., la riqueza y arreglo espacial de las coberturas que componen el paisaje, respectivamente) modulan los patrones de la diversidad animal dentro de las coberturas (diversidad  $\alpha$ ), entre estas (diversidad  $\beta$ ) y en el paisaje completo (diversidad  $\gamma$ ) (Wiens 2002; Fahrig et al. 2011; Tschamntke et al. 2012). Según Tschamntke et al. (2012), la diversidad  $\beta$  al estar correlacionada con las diferencias ambientales entre hábitats, puede ser la principal fuente de diversidad  $\gamma$  en paisajes agroforestales heterogéneos, incrementado su importancia al aumentar la superficie de las coberturas naturales, debido a la mayor estabilidad ambiental y heterogeneidad estructural de estos (e.g., dosel desarrollado,

sotobosque denso, detritos abundantes) en comparación a los de producción donde muchas especies especialistas serían incapaces de sobrevivir.

En los ecosistemas forestales, la madera muerta es un componente clave por proveer hábitat a organismos saproxílicos (dependientes de la madera muerta) (Speight 1989, Stokland et al. 2012), regular el ciclaje de carbono y otros nutrientes, la disponibilidad de agua y la erosión (Harmon et al. 1986; Grove 2002; Lachat et al. 2013). La cantidad de madera muerta (i.e., número de piezas, volumen, diversidad) y su calidad (i.e., de acuerdo a su posición, diámetro y descomposición) varían entre rodales según edad, composición, estructura, superficie e historia de manejo (Harmon et al. 1986; Müller & Bütler 2010). Entre los organismos saproxílicos, los coleópteros presentan la mayor diversidad (Grove 2002). Esta depende en distintas escalas espaciales y temporales de la cantidad de madera muerta, la que refleja la superficie y disponibilidad de recursos, así como la riqueza de microhábitats (Økland et al. 1996; Müller & Bütler 2010; Lassauce et al. 2011; Sverdrup-Thygeson et al. 2014) y también de la composición, superficie y arreglo espacial de los bosques nativos en el paisaje (Gibb et al. 2006; Franc et al. 2007; Laacksonen et al. 2008; Abrahamsson et al. 2009; Olsson et al. 2012; Micó et al. 2013). Sin embargo, tales respuestas pueden variar entre gremios tróficos de coleópteros saproxílicos debido a la estrecha relación entre rasgos como la dispersión y los requerimientos ecológicos de los distintos gremios (Holland et al. 2005a, b; Müller & Goßner 2010; Müller et al. 2013). Los xilófagos, por ejemplo, adaptados a madera muerta fresca, seca o en descomposición temprana (considerados hábitats efímeros por su corta

duración < 2 años), presentan una mayor capacidad de dispersión y, por ende, bajos valores de  $\beta$  en comparación a los saproxilófagos, los cuales por estar adaptados a hábitats de madera descompuesta (más estables o durables en el tiempo) poseen una menor capacidad de dispersión (Holland et al. 2005a; Ranius 2006; Hedin et al. 2008; Vodka et al. 2009; Müller & Goßner 2010; Müller et al. 2013).

De acuerdo a Tschardt et al. (2012), en paisajes de bosque nativo fragmentado la influencia de la heterogeneidad composicional y configuracional sobre los patrones de diversidad de coleópteros saproxílicos dependerá de cuán hostil o de baja calidad sea la matriz para estos. La diversidad de coleópteros saproxílicos en paisajes de bosque nativo fragmentado rodeado por matrices contrastantes o de baja calidad (e.g., cultivos agrícolas) es influenciada por la superficie, composición y arreglo espacial de los bosques nativos en el paisaje (Gibb et al. 2006; Franc et al. 2007; Laacksonen et al. 2008; Abrahamsson et al. 2009; Müller & Goßner 2010; Micó et al. 2013), mientras que en paisajes forestales con matrices menos contrastantes o de mayor calidad (e.g., bosques nativos manejados, plantaciones forestales de árboles nativos) está influida por la cantidad de madera muerta en el paisaje (Müller & Bütler 2010; Lassauce et al. 2011). Entonces, en paisajes de bosque nativo fragmentado rodeado por plantaciones forestales de exóticas las relaciones de los componentes  $\alpha$ ,  $\beta$  y  $\gamma$  y de la diversidad de coleópteros saproxílicos con la composición, superficie natural y heterogeneidad composicional y configuracional del paisaje, pueden ser mejor comprendidas si además se considera su relación con la

cantidad de madera muerta en el paisaje y no solo a nivel del ensamble total sino también de los gremios tróficos.

Debido a que los desechos forestales, el sotobosque y dosel de la matriz de plantaciones forestales aumentan la continuidad estructural con el bosque nativo y, con ello, al flujo o movimiento de coleópteros saproxílicos entre hábitats y a través del paisaje, y a que incrementos en la superficie de bosque nativo y cantidad de madera muerta en el paisaje aumentan la diversidad de coleópteros saproxílicos (Økland et al. 1996; Shiegg 2000; Lassauce et al. 2011; Vodka & Cizek 2013; Frank et al. 2007; Müller & Bütler 2010; Lassauce et al. 2011; Olsson et al. 2012), hipotetizo que en paisajes de bosque nativo fragmentado rodeado por plantaciones forestales de exóticas la superficie de bosque nativo y cantidad madera muerta modulan los patrones de abundancia y diversidad de coleópteros saproxílicos en el paisaje y predigo que la superficie de bosque nativo y cantidad madera muerta (volumen, diversidad y número de piezas de madera muerta) en el paisaje modulan más intensamente que la heterogeneidad configuracional y composicional del paisaje a los patrones de abundancia y diversidad  $\alpha$ ,  $\beta$  y  $\gamma$  del total de especies y de gremios tróficos de coleópteros saproxílicos.

Con el objetivo de entender los factores del paisaje que modulan la diversidad de coleópteros saproxílicos en paisajes de bosque Maulino fragmentado rodeados por plantaciones forestales de exóticas, aquí se examinan los efectos de la cantidad de madera muerta, la composición, superficie de bosque nativo y heterogeneidad composicional y

configuracional de estos paisajes sobre los componentes  $\alpha$ ,  $\beta$  y  $\gamma$  de la diversidad total y de gremios tróficos de coleópteros saproxílicos.

## MATERIALES Y METODOS

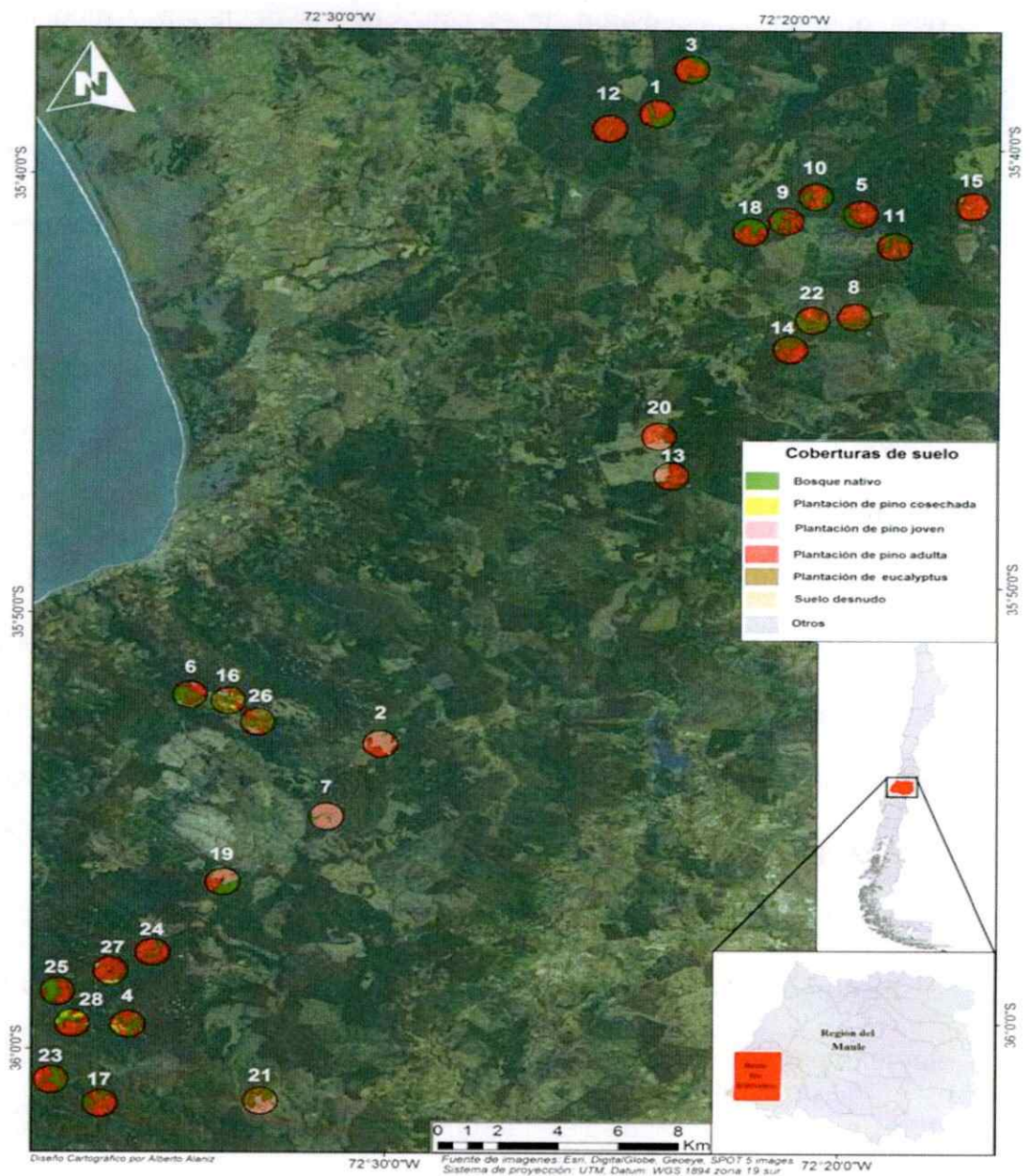
### Sitios de estudio y análisis de paisaje

El área de estudio se localiza entre los 35°36'10"S 72°20'60"W y 36°00'36"S 72°20'60"W sobre la porción sur de la Cordillera de la Costa de la Región del Maule, Chile Central (Fig. 1) y corresponde a un paisaje compuesto principalmente por plantaciones adultas y jóvenes de *Pinus radiata* D. Don (pino) y *Eucalyptus globulus* Labill (eucaliptus), claros de corta y en menor extensión por pequeños remanentes de bosque nativo y terrenos agrícolas. Las descripciones florísticas, vegetacionales y estructurales del bosque nativo y de las plantaciones adultas de pino y eucaliptus se encuentran en el capítulo 1 de esta Tesis. Las plantaciones de pino jóvenes (Ppj) cubrieron entre 1 ha a 50 ha aproximadamente, estuvieron compuestas por árboles de 2 m a 4 m de altura y DBH entre 5 cm y 8 cm y presentaron una cobertura de sotobosque cercana al 10% dominada por *Aristotelia chilensis* (Mol.) Stuntz (maqui), *Rubus constrictus* (M. et L.) (zarzamora), *Rubus ulmifolius* (Schott.) (murra) y *Teline monspessulana* (L.) K.Koch. (retamilla). Las plantaciones de pino cosechadas (Ppc) cubrieron entre 0,2 a 16 ha, aproximadamente, y estuvieron completamente desprovistas de árboles y arbustos, manteniendo sólo una cobertura herbácea. Al igual que la madera muerta disponible en las plantaciones de pino y eucaliptus adultas, la madera muerta disponible en las plantaciones de pino jóvenes y cosechadas correspondió principalmente a desechos forestales provenientes de las plantaciones de

pino que las antecedieron, tales como ramas delgadas y medianamente gruesas así como tocones.

Dentro de esta área fueron seleccionados 28 paisajes circulares de 2 km de diámetro, no solapados, los que representan un gradiente de heterogeneidad del paisaje con baja ( $\leq 10\%$ ) y alta ( $\geq 35\%$ ) superficie de bosque nativo (Fig. 1). Los paisajes fueron agrupados en categorías que representan situaciones de baja y alta heterogeneidad con baja y alta superficie de bosque nativo. Para caracterizar la composición de los paisajes se midieron las áreas de bosque nativo (Bn), plantaciones de pino adultas (Ppa), plantaciones de pino jóvenes (Ppj), plantaciones de pino cosechadas (Ppc), plantaciones de eucaliptus adultas (Pea), suelo desnudo (SD) (principalmente caminos forestales y canchas de acopio) y otros usos (OT) (casas, tranques, praderas) (Fig. 1) Para cada paisaje la heterogeneidad composicional fue calculada mediante el índice de diversidad de Shannon y la heterogeneidad configuracional mediante la densidad de bordes (ED), el tamaño promedio de parches (MPS) e índice promedio de forma (MSI).

Las métricas de paisaje fueron calculadas con PATCH ANALYST (<http://www.cnfer.on.ca/SEP/patchanalyst>) de ARCGIS® (ESRI, Inc., Redlands, California). Todas las variables de paisaje fueron calculadas en base a digitalizaciones previas de los paisajes realizadas y facilitadas por BIOFOREST S.A., las cuales fueron hechas usando Google Earth Images SPOT 5 y DigitalGlobe (<http://www.earth.google.co.uk>), las que tienen un pixel de resolución cercanas a 0,5 m.



**Fig. 1.** Localización de los 28 paisajes en el área de estudio. Números sobre círculos indican el número del paisaje correspondiente. Cada círculo tiene 2 km de diámetro.



## Estimación de las variables de madera muerta y vegetación

Para estimar la cantidad de madera muerta (i.e., número de piezas, volumen y diversidad de madera muerta) y la cobertura del dosel y sotobosque de cada paisaje y relacionarlas con los patrones de abundancia y diversidad de  $\alpha$ ,  $\beta$  y  $\gamma$  del total y gremios tróficos de coleópteros saproxílicos en el paisaje, se siguió el mismo protocolo utilizado en el Capítulo 1 de esta Tesis. Una vez obtenidas tales estimaciones para cada uno de los hábitats que conforman cada paisaje, estas se sumaron (variables de madera) o promediaron (variables vegetacionales: dosel y sotobosque) obteniéndose el valor de la respectiva variable para cada paisaje. Dado que los coleópteros saproxílicos hacen uso indistinto de la madera muerta exótica y nativa (ver primer capítulo de esta tesis) solo se consideró la posición (tronco, tocón) y descomposición (C1, C2, C3) para la clasificación y estimación de los distintos tipos de madera muerta (Tab.1).

**Tab. 1.** Variables y tipos de madera muerta medidos en este estudio.

<b>Tipos de madera muerta</b>	
<b>VTrC1</b>	Volumen de troncos en descomposición temprana
<b>VTrC2</b>	Volumen de troncos en descomposición intermedia
<b>VTrC3</b>	Volumen de troncos en descomposición tardía
<b>VTr</b>	Volumen total de troncos
<b>VToC1</b>	Volumen de tocones en descomposición temprana
<b>VToC2</b>	Volumen de tocones en descomposición intermedia
<b>VToC3</b>	Volumen de tocones en descomposición tardía
<b>VTo</b>	Volumen total de tocones
<b>NTrC1</b>	Número de troncos en descomposición temprana
<b>NTrC2</b>	Número de troncos en descomposición intermedia
<b>NTrC3</b>	Número de troncos en descomposición tardía
<b>NTr</b>	Número total de troncos
<b>NToC1</b>	Número de tocones en descomposición temprana
<b>NToC2</b>	Número de tocones en descomposición intermedia
<b>NToC3</b>	Número de tocones en descomposición tardía
<b>NTo</b>	Número total de tocones
<b>DMM</b>	Diversidad de madera muerta

### **Muestreo e identificación de los coleópteros**

El muestreo de coleópteros se realizó siguiendo a Wagner et al. (2001). En cada parche de hábitat de cada uno de los 28 paisajes, se dispusieron 13 trampas de ventana (Fig. 2), sumando 1014 trampas entre los 78 parches evaluados. Las trampas consistieron en contenedores con líquido preservante, enterrados a ras de piso, rectangulares, de 20 cm x 10 cm, en cuya mitad disponen de una lámina vertical rígida de mica transparente de 21,6 cm x 34 cm. Estas trampas son útiles para capturar coleópteros saproxílicos epígeos (e.g., Lucanidae, Tenebrionidae, Curculionidae) y que vuelan a ras de piso (e.g., Staphylinidae, Leiodidae, Elateridae), rasgos frecuentes en los ensambles de coleópteros saproxílicos asociados a troncos caídos y tocones bajos (Leather 2005; Bouget et al. 2005; Stokland et al. 2012). Una mezcla de agua, jabón de glicerina y sal fue utilizada como líquido preservante. Las trampas equidistaron aproximadamente 100 metros y fueron dispuestas en transectos lineales, permaneciendo operativas aproximadamente 20 días durante noviembre y diciembre del 2012 y 2013. Los coleópteros fueron contados y clasificados al nivel taxonómico más bajo posible para lo cual se consultaron claves taxonómicas y la colección de la Sección de Entomología del Museo Nacional de Historia Natural.



**Fig. 2.** Trampa de ventana dispuesta junto a tocón de pino en una plantación adulta de eucaliptus.

### **Clasificación en gremios tróficos**

La clasificación de las especies de coleópteros saproxílicos en gremios tróficos consideró sólo la ecología trófica de las larvas y se basó en Bouget et al. (2005) y Micó et al. (2015). También consideró comunicaciones personales de especialistas (ver agradecimientos), observaciones personales y la frecuencia con que algunas especies fueron capturadas en madera muerta con características particulares (e.g., con presencia de micelio o carpóforos, en avanzada descomposición). De esta manera, los coleópteros fueron clasificados en i) micófagos, ii) xilomicófagos, iii) xilófagos, iv) saprófagos, v) saproxilófagos, vi) polífagos y vii) depredadores. Para más detalle consultar Capítulo I de ésta Tesis.

### **Análisis estadísticos**

La existencia de diferencias significativas entre hábitats en la riqueza y abundancia total y de los gremios de coleópteros saproxílicos, así como en los predictores estructurales y de madera muerta fue analizada usando pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis.

La similitud taxonómica y los patrones composicionales entre hábitats del total y de los gremios de coleópteros saproxílicos fueron calculados por medio del índice de similitud taxonómica de Jaccard y proyectados en base a Ordenamiento Multidimensional No Métrico (NMDS). La significancia de la similitud taxonómica entre hábitats fue calculada mediante PERMANOVA basados en 999 permutaciones de Montecarlo. Todos estos análisis fueron realizados en el programa PRIMER-E 6+PERMANOVA (Anderson et al. 2008).

Whittaker (1960, 1977) demuestra que la diversidad puede ser particionada en diversidad  $\alpha$  (dentro de unidades muestrales),  $\beta$  (entre unidades) y  $\gamma$  (regional). Posteriormente Allan (1975) y Lande (1996) demuestran que la diversidad regional es la suma de la diversidad  $\alpha$  y  $\beta$  cuando  $\alpha$  es la diversidad promedio dentro del promedio de unidades muestrales en la región y  $\beta$  es la diversidad entre unidades muestrales. Tal procedimiento aditivo puede ser extendido a través de múltiples escalas en un diseño de muestreo jerárquico (Cris et al. 2003). Esta aproximación permite particionar la diversidad de un paisaje o región en componentes de la diversidad escala-específicos, los cuales pueden ser directamente comparados. En nuestro

estudio, la diversidad total de coleópteros saproxílicos fue descrita por la siguiente fórmula:  $\gamma$  (paisaje) =  $\alpha_1$  (dentro de trampas) +  $\beta_1$  (entre trampas) +  $\beta_2$  (entre hábitats forestales);  $\alpha_1 + \beta_1$  también puede entenderse como diversidad  $\alpha$  (dentro del hábitat). Calculamos los componentes de la diversidad con el programa PARTITION 3.0 (Veech & Crist 2007). Revisamos la probabilidad que los valores observados para  $\alpha$  y  $\beta$  puedan haber sido obtenidos en cada nivel por azar usando 5000 permutaciones. Este procedimiento permite comparaciones entre los diferentes niveles de análisis. La flexibilidad de la partición aditiva de la diversidad la hace interesante para el análisis de la conservación de la diversidad de coleópteros saproxílicos a multiescala, ya que, permite identificar y relacionar la influencia de los factores del hábitat (e.g., madera muerta, sotobosque), paisaje (e.g., estructura, composición) o región (e.g., tipos de paisaje) sobre los componentes de la diversidad (Gering et al. 2003; Hirao et al. 2007; Ribeiro et al. 2008; Müller & Goßner 2010).

Para analizar la relación de la abundancia y los componentes de la diversidad de coleópteros saproxílicos con las variables de paisaje y madera muerta se usaron regresiones PLS (Partial Least Squares) (Wold 1975) cuyo uso en ecología se ha incrementado en los últimos años (Carrascal et al. 2009; Rusch et al. 2012; Grez et al. 2014). Las regresiones PLS son un método particularmente útil que permite construir modelos predictivos cuando el número de casos es similar o inferior al de las variables predictoras (e.g., paisajes vs. variables de madera muerta) y cuando entre estas existe una fuerte colinealidad (Wold et al. 2001; Carrascal et al. 2009).

Las regresiones PLS calculan variables latentes obtenidas como una combinación lineal de predictores (e.g., métricas de paisaje, cantidad de madera muerta) que maximizan la varianza explicada en las variables dependientes (abundancia y componentes de la diversidad de coleópteros saproxílicos). Los predictores y las variables respuestas fueron centrados a una media de 0 y desviación estándar de 1 con lo cual se le da el mismo peso a todas las variables (Wold et al. 2001). Los modelos fueron construidos sobre dos componentes ( $t_1$ ,  $t_2$ ) mediante la selección paso a paso de las variables con valor de importancia en la proyección (VIP)  $\geq 0,8$ , considerándose significativas aquellas con (VIP)  $\geq 1$ . Simultáneamente, se consideró el peso ( $w$ ) o contribución de estas a la variabilidad explicada por cada componente (Carrascal et al. 2009; Grez et al. 2014a; Tran et al. 2014). La calidad de los modelos PLS fue evaluada en base  $Q^2$ , que indica la relevancia predictiva del modelo cuando  $Q^2 > 0$ ;  $R^2X$ , que es la proporción de la varianza de las variables predictoras utilizadas en el modelo y  $R^2Y$  que es la proporción de varianza de las variables respuestas que es explicada por el modelo (Johansson & Nilsson, 2002). Los análisis PLS fueron realizados en XLSTAT.

## RESULTADOS

### Caracterización de la heterogeneidad del paisaje

Entre los hábitats forestales estudiados, la composición del paisaje estuvo dominada por Ppa (Tab. 2). La heterogeneidad composicional del paisaje (SDI) tuvo una variación mucho menor que la configuracional (MSI, MPS, ED). En cuanto a la madera, los troncos representaron los mayores volúmenes promedio de C1, C2 y C3, sin embargo los troncos y tocones representaron volúmenes totales promedio similares. Por otro lado, los mayores números promedio de C1, C2 y C3 y totales estuvieron representados por troncos.

**Tab. 2.** Caracterización de las variables de madera muerta, vegetacionales y de paisaje.

Variables		Mínimo	Máximo	Media	E.E.	valor-t	g.l.	p
Heterogeneidad composicional	SDI	0,47	1,56	0,97	0,05	19,13	27	<0,001
	ED	264,47	566,65	365,30	14,01	26,07	27	<0,001
Heterogeneidad configuracional	MPS	14,32	33,42	23,79	1,03	22,98	27	<0,001
	MSI	0,65	10,04	6,37	0,32	20,02	27	<0,001
Tipos de coberturas	Bn	5,69	48,79	21,66	2,51	8,41	27	<0,001
	Ppa	0,00	88,22	53,84	3,69	13,03	27	<0,001
	Ppj	0,00	51,14	27,00	6,82	2,29	27	0,029
	Ppc	0,00	15,49	5,78	2,80	2,13	27	0,042
	Pea	0,00	64,23	31,32	5,16	3,62	27	0,001
	SD	1,29	6,78	3,38	0,25	13,54	27	<0,001
	Ot	0,00	5,29	0,76	0,28	2,66	27	0,012
Variables vegetacionales y de madera muerta	CBS	23,06	59,72	36,82	1,73	21,29	27	<0,001
	CBD	42,03	84,05	67,73	2,22	30,56	27	<0,001
	DMM	8,33	24,33	15,59	1,02	15,35	27	<0,001
	VTrC1	0,49	28,24	5,80	1,19	4,87	27	<0,001
	VTrC2	0,75	14,74	3,93	0,65	6,00	27	<0,001
	VTrC3	0,57	15,74	3,88	0,73	5,31	27	<0,001
	VTr	3,75	35,69	13,61	1,63	8,35	27	<0,001
	VToC1	0,00	5,95	9,82	0,36	5,08	27	<0,001
	VToC2	0,08	5,16	1,43	0,23	6,16	27	<0,001
	VToC3	0,10	8,32	2,27	0,38	6,00	27	<0,001
	VTrTo	2,07	37,29	13,52	1,80	7,49	27	<0,001
	NTrC1	28,00	744,00	272,57	33,63	8,10	27	<0,001

	NTrC2	88,00	380,00	180,43	12,85	14,04	27	<0,001
	NTrC3	56,00	492,00	217,86	19,95	10,92	27	<0,001
	NTTr	292,00	1332,00	670,86	48,94	13,70	27	<0,001
	NToC1	0,00	396,00	103,57	19,45	5,32	27	<0,001
	NToC2	4,00	132,00	49,71	6,79	7,32	27	<0,001
	NToC3	4,00	340,00	91,86	14,50	6,33	27	<0,001
	NTTo	64,00	632,00	245,14	30,19	8,11	27	<0,001

SDI: índice de diversidad de Shannon del paisaje, ED: densidad de bordes, MPS: tamaño promedio de los parches, MSI: índice de forma promedio Bn: bosque nativo, Ppa: plantación de pino adulta, Ppj: plantación de pino joven, Ppc: plantación de pino cosechada, Pea: plantación de eucaliptus adulta, SD: suelo desnudo (camino forestales, canchas de acopio), Ot: otros usos (casas, tanques, praderas). CBS: cobertura de sotobosques, CBD: cobertura del dosel. VTrC1, VTrC2, VTrC3: Volumen de troncos en descomposición temprana, intermedia y avanzada, respectivamente. VToC1, VToC2, VToC3: Volumen de tocones en descomposición temprana, intermedia y avanzada, respectivamente. VTTr, VTTo: Volumen total de troncos y tocones, respectivamente. NTrC1, NTrC2, NTrC3: Número de troncos en descomposición temprana, intermedia y avanzada, respectivamente. NToC1, NToC2, NToC3: Número de tocones en descomposición temprana, intermedia y avanzada, respectivamente. NTTr, NTTo: Número promedio total de troncos y tocones, respectivamente.

### **Variación de la superficie, madera muerta y vegetación entre hábitats**

La superficie promedio cubierta por Ppa fue significativamente mayor que la cubierta por los demás hábitats (Tab. 3). Los volúmenes totales promedio de troncos y tocones fueron significativamente mayores en Bn, mientras que los números totales promedio de troncos no difirieron entre hábitats y los de tocones fueron significativamente menores en Bn. En general, tanto los volúmenes como los números promedios de troncos y tocones en C2 y C3 fueron significativamente mayores en Ppa, Pea y Bn y menores en Ppj y Ppc. DMM no difirió entre hábitats. Por último, el dosel fue significativamente más cerrado en Bn y Ppa, mientras que el sotobosque fue más denso en Bn.



**Tab. 3.** Variación de la superficie y de las variables de madera muerta y vegetacionales entre hábitats (Media  $\pm$  E.E.). Letras diferentes indican diferencias significativas entre hábitats. Bn: Bosque nativo, Ppa: Plantaciones de pino adultas, Ppj: Plantaciones de pino jóvenes, Ppc: Plantaciones de pino cosechadas, Pea: Plantaciones de eucaliptus adultas. Grados de libertad: 4,78. Letras diferentes indican diferencias significativas según prueba de Kruskal Wallis (H). Niveles de efectos significativos \*:  $P \leq 0,05$ , \*\*:  $P \leq 0,01$ , \*\*\*:  $P \leq 0,001$ .

Variables	Bn		Ppa		Pea		Ppj		Ppc		H <sub>(4,78)</sub>
	Media	± E.E.	Media	± E.E.	Media	± E.E.	Media	± E.E.	Media	± E.E.	
Superficie	21,66	± 2,51	53,89	± 3,69	31,32	± 5,16	27,00	± 6,82	5,78	± 2,80	38,04***
CBS	60,65	± 1,99	30,66	± 4,00	19,06	± 2,91	10,95	± 4,93	0,28	± 0,28	50,85***
CBD	89,80	± 0,43	73,64	± 2,02	47,70	± 5,48	10	± 6,11	-	-	65,78***
DMM	13,00	± 0,88	18,04	± 1,44	19,08	± 2,68	15,67	± 2,95	9,20	± 1,28	12,83**
VTrC1	2,44	± 0,86	1,38	± 0,19	2,57	± 0,84	2,93	± 0,59	1,67	± 0,35	7,27
VTrC2	2,78	± 0,65	0,92	± 0,14	0,42	± 0,11	0,36	± 0,17	0,05	± 0,03	30,76***
VTrC3	2,31	± 0,58	1,31	± 0,24	0,63	± 0,14	0,18	± 0,13	-	-	25,52***
VTr	7,53	± 1,32	3,60	± 0,44	3,62	± 0,88	3,47	± 0,66	1,72	± 0,34	9,94*
VToC1	0,09	± 0,06	0,21	± 0,05	1,54	± 0,49	1,82	± 0,73	2,71	± 0,86	35,66***
VToC2	0,32	± 0,11	0,49	± 0,07	1,14	± 0,29	0,70	± 0,30	0,02	± 0,02	18,95***
VToC3	0,17	± 0,08	1,71	± 0,31	0,99	± 0,36	0,10	± 0,06	-	-	39,95***
VTr	7,75	± 1,38	2,93	± 0,45	4,28	± 8,07	2,73	± 0,80	2,80	± 0,86	9,44*
NTrC1	49,57	± 9,47	86,52	± 11,11	165,33	± 34,89	215,33	± 43,38	126,40	± 9,26	27,43***
NTrC2	80,29	± 7,03	69,78	± 7,29	45,67	± 7,47	58,00	± 8,82	4,80	± 2,94	21,60***
NTrC3	89,71	± 8,53	104,30	± 15,38	55,67	± 11,68	17,33	± 7,35	-	-	29,36***
NTr	219,57	± 18,21	260,59	± 25,14	266,67	± 45,25	290,67	± 72,66	131,20	± 12,09	8,29
NToC1	3,86	± 1,61	18,37	± 3,32	92,33	± 32,55	106,00	± 28,28	110,40	± 18,87	39,22***
NToC2	5,00	± 1,25	24,00	± 3,29	36,67	± 8,18	26,67	± 10,41	0,80	± 0,80	32,01***
NToC3	5,14	± 1,41	72,89	± 12,60	34,67	± 9,37	7,33	± 3,00	-	-	48,10***
NTr	14,00	± 3,34	115,26	± 14,83	163,67	± 40,26	140,00	± 30,90	111,20	± 18,65	42,50***

CBS: cobertura de sotobosques, CBD: cobertura del dosel; VTrC1, VTrC2, VTrC3: Volumen de troncos en descomposición temprana, intermedia y avanzada, respectivamente. VTrC1, VTrC2, VTrC3: Volumen de tocones en descomposición temprana, intermedia y avanzada, respectivamente. VTr, VTr: Volumen total de troncos y tocones, respectivamente. NTrC1, NTrC2, NTrC3: Número de troncos en descomposición temprana, intermedia y avanzada, respectivamente. NToC1, NToC2, NToC3: Número de tocones en descomposición temprana, intermedia y avanzada, respectivamente. NTr: Número promedio total de troncos y tocones, respectivamente. NTr: respectivamente.

### **Riqueza y abundancia de coleópteros saproxílicos**

En total fueron colectados 36554 ejemplares representados por 42 familias y 325 especies (Anexo, Tab. 2). Las especies más abundantes fueron *Loncovilius discoideus* (Fairmare & Germain, 1862), *Plesiomalota hispidula* (Fauvel, 1866), *Atheta* sp.1, (Staphylinidae), *Dsyvelates gracilis* Portevin, 1907 (Leiodidae) y *Mycethofagus chilensis* (Philippi & Philippi, 1864) (Mycetophagidae) cada una concentrando el 9,15%, 8,59%, 5,18%, 4,59% y 4,51% del total de individuos, respectivamente. Sólo *Hylastes ater* Paykull, 1800, *Atomaria lewisi* Reitter, 1877, *Litargus balteanus* LeConte, 1856 y *Ernobius mollis* (Linnaeus, 1758) fueron especies exóticas, concentrando el 1,67% de la abundancia total, particularmente, *H. ater* con el 1,63%. Las familias más abundantes fueron Staphylinidae, Leiodidae y Lathridiidae concentrando el 40,54%, 16,10% y 5,57 % del total, respectivamente, mientras que la más ricas fueron Staphylinidae, Curculionidae y Elateridae con el 31,07%, 9,84% y 7,07% del total, respectivamente. Los gremios más abundantes y ricos en especies fueron los depredadores con el 47,98% y 28,44%, micófagos con el 11,86% y 6,98%, xilomicófagos con el 45,53% y 17,53 y saproxilófagos 13,53% y 13,53% del total de individuos y especies, respectivamente.

Los coleópteros en conjunto, así como los depredadores y micófagos presentaron una mayor riqueza y abundancia de especies en Bn, declinando gradualmente desde Ppa y Pea a Ppj y Ppc (Tab. 4). Los xilomicófagos presentaron una riqueza de especies similar en Bn, Ppa, Pea y Ppj y fueron más abundantes en Ppa y Pea, declinando en ambos casos en Ppc. Los

xilófagos presentaron una riqueza y abundancia de especies mayores en Ppj y Ppc que en los demás hábitats. Por último, la riqueza y abundancia de saproxilófagos, saprófagos y polífagos no variaron entre hábitats (Tab. 4).

**Tab. 4.** Riqueza y abundancia (Media  $\pm$  EE) del total de especies y gremios tróficos de coleópteros saproxílicos encontradas en Bn: Bosque nativo, Ppa: Plantaciones de pino adultas, Ppj: Plantaciones de pino jóvenes Ppc: Plantaciones de pino cosechadas, Pea: Plantaciones de eucaliptus adultas. Grados de libertad: 4,78 Letras diferentes indican diferencias significativas según prueba de Kruskal Wallis (H). Niveles de efectos significativos \*:  $P \leq 0,05$ , \*\*:  $P \leq 0,01$ , \*\*\*:  $P \leq 0,001$ .

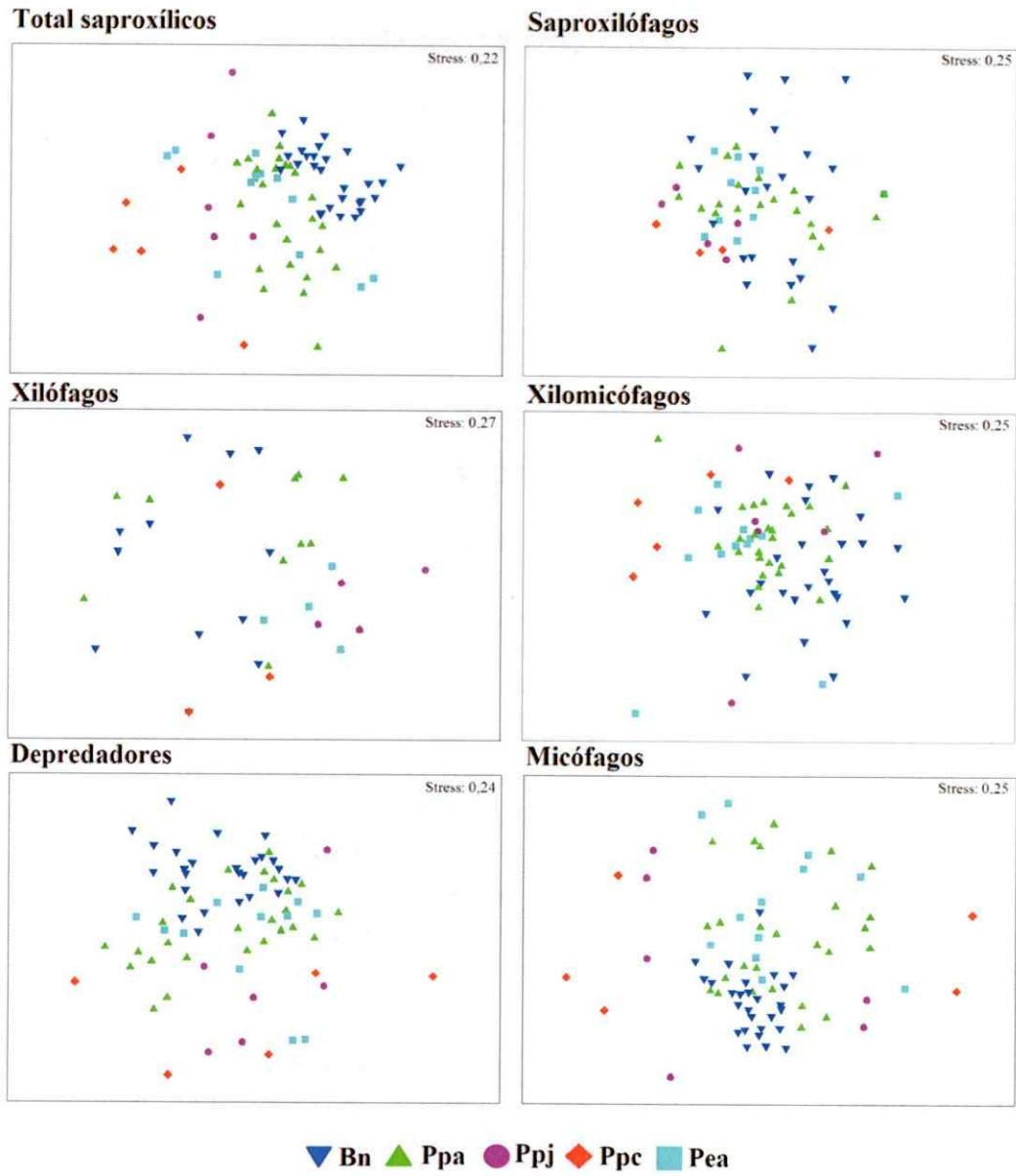
Abundancia	Bn		Ppa		Pea		Ppj		Ppc		H <sub>(4,78)</sub>						
Total	688,07	$\pm$ 66,52	a	396,59	$\pm$ 38,79	b	380,67	$\pm$ 59,10	b	216,50	$\pm$ 30,02	c	142,60	$\pm$ 33,23	c	32,33***	
Depredadores	387,29	$\pm$ 53,74	a	160,56	$\pm$ 22,26	b	152,25	$\pm$ 37,05	b	63,00	$\pm$ 19,48	c	31,40	$\pm$ 8,11	c	33,67***	
Micófagos	209,61	$\pm$ 24,76	a	120,52	$\pm$ 14,14	b	70,83	$\pm$ 13,29	bc	51,83	$\pm$ 12,78	c	22,60	$\pm$ 10,50	c	34,28***	
Xilomícófagos	47,21	$\pm$ 4,66	b	74,85	$\pm$ 6,28	a	63,42	$\pm$ 11,24	a	25,67	$\pm$ 6,47	bc	10,40	$\pm$ 3,26	c	11,49*	
Xilófagos	3,68	$\pm$ 0,90	b	5,33	$\pm$ 1,26	b	2,42	$\pm$ 1,38	b	55,67	$\pm$ 15,95	a	61,20	$\pm$ 20,69	a	28,62***	
Saproxilófagos	30,54	$\pm$ 9,60		22,96	$\pm$ 3,91		77,50	$\pm$ 16,72		13,17	$\pm$ 3,64		13,60	$\pm$ 5,01		7,9	
Polífagos	5,96	$\pm$ 1,61		7,70	$\pm$ 1,42		4,67	$\pm$ 1,54		5,17	$\pm$ 2,99		1,60	$\pm$ 0,93		5,77	
Saprófagos	3,64	$\pm$ 0,70		3,96	$\pm$ 0,87		9,50	$\pm$ 3,49		1,50	$\pm$ 0,81		1,80	$\pm$ 0,58		2,92	
Riqueza																	
Total	56,43	$\pm$ 3,20	a	45,59	$\pm$ 3,94	b	37,58	$\pm$ 5,23	b	31,50	$\pm$ 4,37	c	24,40	$\pm$ 2,71	bc	21,11**	
Depredadores	22,93	$\pm$ 1,44	a	16,15	$\pm$ 1,66	b	13,83	$\pm$ 2,08	b	11,17	$\pm$ 1,45	b	8,80	$\pm$ 2,22	b	25,25***	
Micófagos	17,86	$\pm$ 0,94	a	12,11	$\pm$ 1,21	b	8,42	$\pm$ 1,24	b	7,00	$\pm$ 1,24	bc	4,20	$\pm$ 0,58	c	37,54***	
Xilomícófagos	7,25	$\pm$ 0,61	a	8,00	$\pm$ 0,65	a	6,00	$\pm$ 0,97	a	5,16	$\pm$ 1,07	a	3,60	$\pm$ 0,67	b	11,49*	
Xilófagos	1,14	$\pm$ 0,29	ab	1,37	$\pm$ 0,26	a	0,50	$\pm$ 0,23	b	2,50	$\pm$ 0,50	a	3,00	$\pm$ 0,84	a	28,62***	
Saproxilófagos	5,18	$\pm$ 0,78		5,37	$\pm$ 0,69		6,50	$\pm$ 1,24		4,00	$\pm$ 0,93		3,00	$\pm$ 0,71		3,82	
Polífagos	1,04	$\pm$ 0,17		1,59	$\pm$ 0,19		1,00	$\pm$ 0,33		1,00	$\pm$ 0,52		0,80	$\pm$ 0,37		5,77	
Saprófagos	1,04	$\pm$ 0,18		1,00	$\pm$ 0,18		1,33	$\pm$ 0,40		0,67	$\pm$ 0,33		1,00	$\pm$ 0,32		1,17	

## Composición de coleópteros saproxílicos

PERMANOVA y NMDS muestran que en su conjunto, la composición taxonómica de los ensambles de coleópteros saproxílicos difirió significativamente entre la mayoría de los hábitats, salvo entre Ppa y Pea, Ppj y Pea y, Ppj y Ppc (Fig. 3; Tab. 5). A nivel de gremios, la mayoría mostró cambios taxonómicos significativos entre Bn y demás hábitats, pero no entre éstos últimos. Sólo los xilomicófagos variaron entre ambas plantaciones adultas y los xilófagos entre Pea y Ppj. Por otro lado, la composición de saprófagos sólo varió entre Bn y Pea, mientras que la de polífagos sólo entre Ppa y Ppc.

**Tab. 5.** Valores *t* de PERMANOVA basado en similitudes taxonómicas de Jaccard entre hábitats del total de especies y gremios tróficos de coleópteros saproxílicos. Bn: Bosque nativo, Ppa: Plantaciones de pino adultas, Ppj: Plantaciones de pino jóvenes, Ppc: Plantaciones de pino cosechadas, Pea: Plantaciones de eucaliptus adultas. Niveles de efectos significativos \*:  $P \leq 0,05$ , \*\*:  $P \leq 0,01$ , \*\*\*:  $P \leq 0,001$ .

Grupos	Total	Saproxilófagos	Xilófagos	Xilomicófagos	Micófagos	Depredadores	Saprófagos	Polífagos
Ppa, Pea	1,04	1,48	1,20	1,43*	1,03	0,78	1,26	0,25
Ppa, Ppc	1,57**	0,91	1,13	1,54*	1,82***	1,43*	0,91	1,96*
Ppa, Ppj	1,35*	1,24	1,20	1,17	1,39*	1,34*	0,71	1,27
Bn,Ppa	1,89***	1,83*	1,54*	1,88***	2,15***	1,73***	0,87	1,09
Bn, Pea	1,85***	2,15***	1,14	1,98***	2,28***	1,50***	1,63*	0,64
Bn, Ppc	1,99***	1,13	1,62*	1,74**	2,49***	1,79***	0,85	1,44
Bn, Ppj	1,77***	1,74*	1,78**	1,34*	1,93**	1,72***	0,77	1,34
Pea, Ppc	1,41*	1,69	1,70*	1,05	1,57*	1,27	1,09	1,51
Pea, Ppj	1,21	1,37	1,86*	1,06	1,09	1,16	0,90	1,06
Ppc, Ppj	0,50	1,22	0,65	1,00	1,06	1,03	0,73	1,14

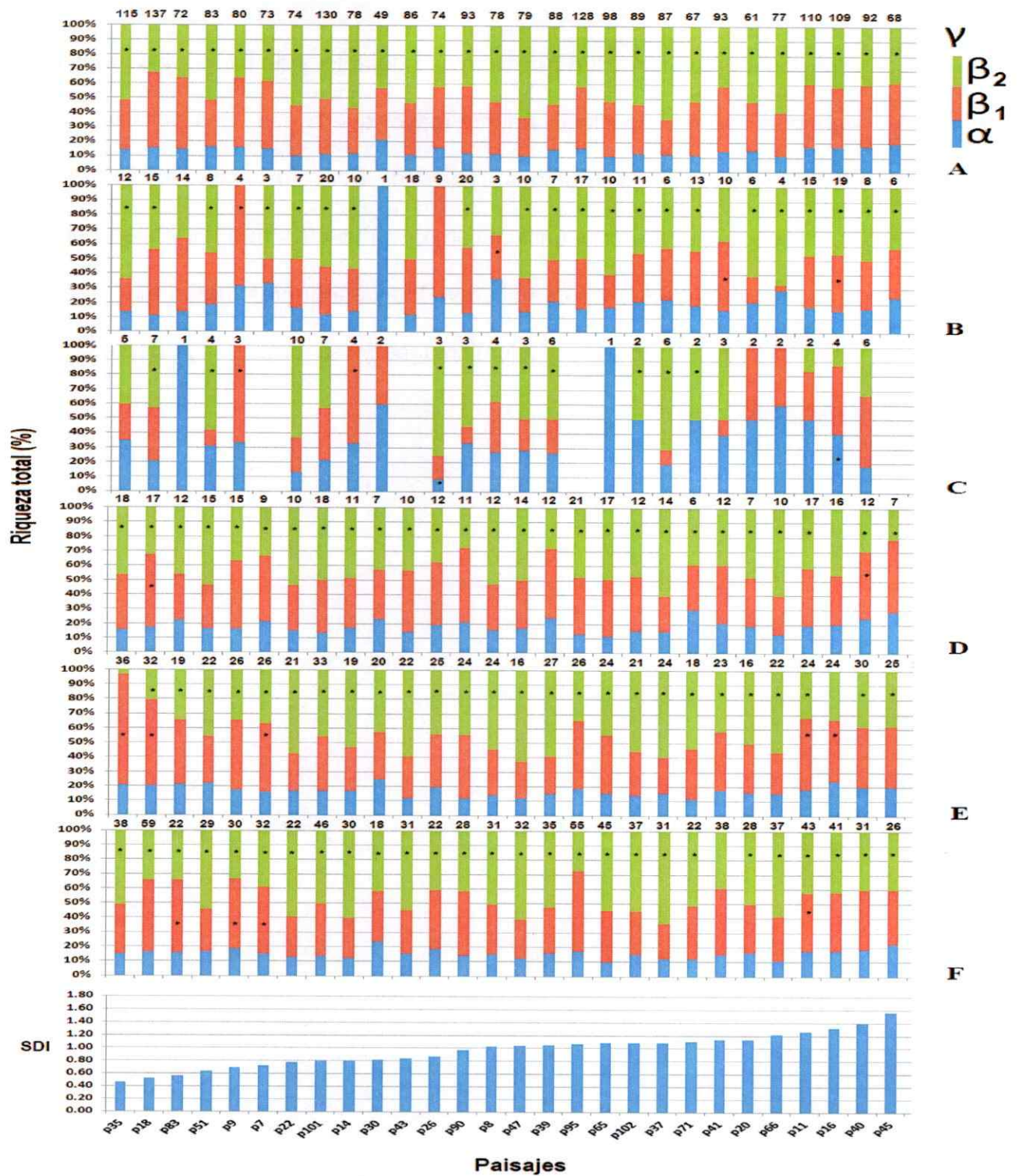


**Fig. 3.** Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMDS) basado en similitudes taxonómicas de Jaccard entre hábitats del total y gremios tróficos de coleópteros saproxílicos. Bn: Bosque nativo, Ppa: Plantaciones de pino adultas, Ppj: Plantaciones de pino jóvenes, Ppc: Plantaciones de pino cosechadas, Pea: Plantaciones de eucaliptus adultas.

### Partición aditiva de la diversidad de coleópteros saproxílicos

La partición aditiva de la diversidad indica que tanto  $\beta_2$  como  $\beta_1$  fueron las que más contribuyeron a la diversidad y del total y de los gremios de saproxílicos en los paisajes analizados, excepto  $\beta_1$  de los xilófagos (Fig. 4).

En general, la diversidad  $\beta_2$  observada del total y de los gremios más ricos y abundantes, fue significativamente mayor que la esperada por azar, excepto en el caso de los xilófagos (Tab. 6). Por otro lado, aunque  $\alpha_1$  y  $\beta_1$  observadas no fueron significativamente mayores que las esperadas, tales diferencias entre los valores observados y esperados fueron menores en los saproxilófagos, xilófagos y xilomicófagos y mayores en los depredadores y micófagos.



**Fig. 4.** Porcentaje de la riqueza total de especies de coleópteros saproxílicos en los paisajes ( $\gamma$ ) explicada por los componentes de la diversidad en tres escalas espaciales: trampas ( $\alpha_1$ ), entre trampas ( $\beta_1$ ), entre hábitats ( $\beta_2$ ). La riqueza total de especies del total de especies y gremios tróficos de coleópteros saproxílicos es indicada por el número sobre cada barra. A) Total de coleópteros saproxílicos, B) saproxilófagos, C) xilófagos, D) xilomicófagos, E) micófagos y F) depredadores. SDI: índice de diversidad de Shannon del paisaje.



Tab. 6. Valores de los componentes de la diversidad en cada paisaje. Valores en negrita indican que la diversidad observada fue significativamente mayor que la esperada por azar según 5000 permutaciones de Montercarlo.

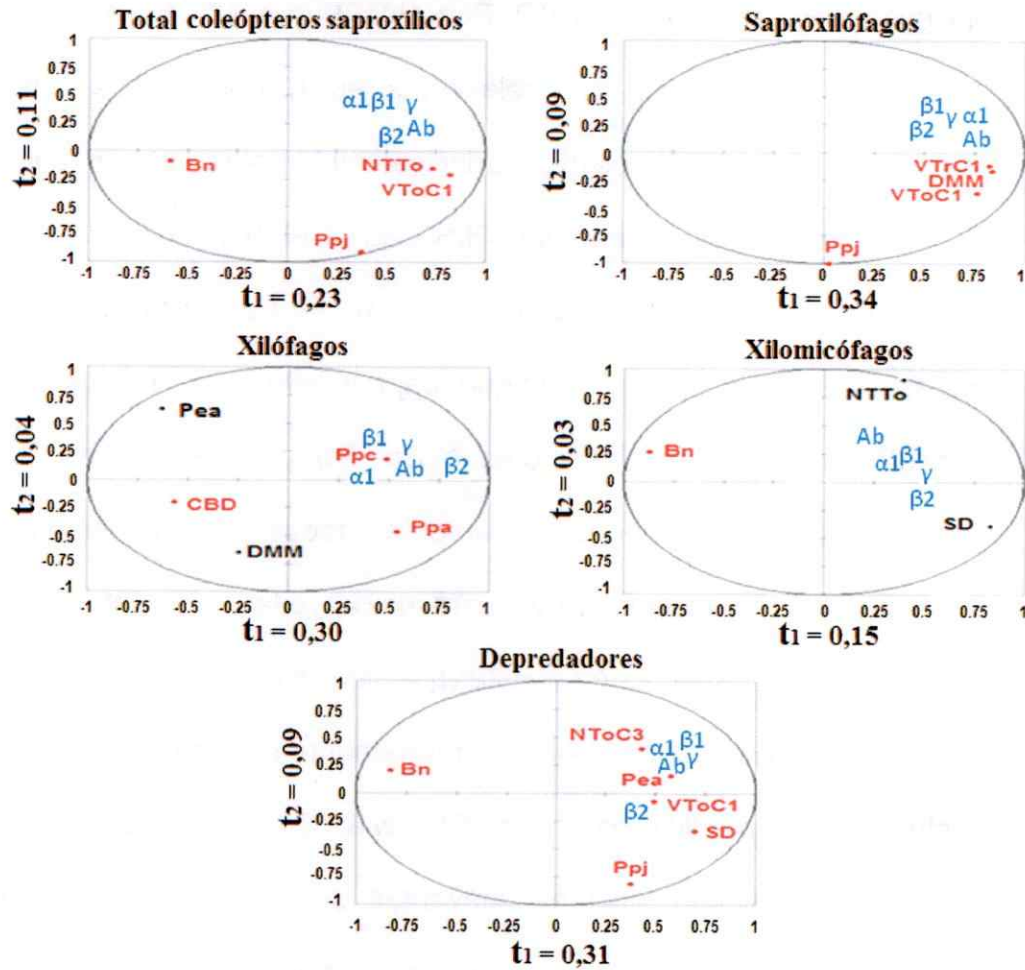
Pai	Total				Saproxilófagos				Xilófagos				Xilomicófagos				Micófagos				Depredadores			
	$\alpha_1$	$\beta_1$	$\beta_2$	$\gamma$	$\alpha_1$	$\beta_1$	$\beta_2$	$\gamma$	$\alpha_1$	$\beta_1$	$\beta_2$	$\gamma$	$\alpha_1$	$\beta_1$	$\beta_2$	$\gamma$	$\alpha_1$	$\beta_1$	$\beta_2$	$\gamma$	$\alpha_1$	$\beta_1$	$\beta_2$	$\gamma$
1	11	34	28	73	1	0,5	1,5	3	0	0	0	0	1,9	4,1	3	9	4,2	12,4	9,5	26	4,7	14,8	12,5	32
2	9,2	27,9	40,7	78	1,1	0,9	1	3	1,1	1,4	1,5	4	1,9	3,8	6,3	12	3,3	7,7	13	24	4,7	10,7	15,7	31
3	12,7	38,3	29	80	1,3	2,8	0	4	1	2	0	3	2,4	7,1	5,5	15	4,4	12,6	9	26	5,6	14,4	10	30
4	19	47,7	43,3	110	2,7	5,3	7	15	1	0,7	0,3	2	3,3	6,7	7	17	4,4	12	7,7	24	7,6	17,1	18,3	43
5	9,2	24,5	44,3	78	1,4	2,9	5,7	10	1,3	2,7	0	4	1,9	3,8	5,3	11	3,2	5,8	10	19	3,7	8,3	18	30
6	19	45	45	109	2,9	7,4	8,7	19	1,6	1,9	0,5	4	3,2	5,5	7,3	16	5,7	10,3	8	24	7,2	16,5	17,3	41
7	21,3	71,2	44,5	137	1,7	6,9	6,5	15	1,5	2,6	3	7	3	8,5	5,5	17	6,5	19	6,5	32	9,6	29,4	20	59
8	8,7	20,6	31,7	61	1,3	1,1	3,7	6	1	1	0	2	1,3	2,4	3,3	7	2,5	5,5	8	16	4,6	9,4	14	28
9	7,5	25,8	40,7	74	1,2	2,4	3,5	7	1,3	2,3	6,3	10	1,5	3,2	5,3	10	3,5	5,5	12	21	2,8	6,2	13	22
10	11,9	31,2	31	74	2,2	6,8	0	9	0,2	0,3	1,5	3	2,3	5,2	4,5	12	4,9	9,1	11	25	4,0	9	9	22
11	10,4	17,6	21	49	1	0	0	1	1,2	0,8	0	2	1,6	2,4	3	7	5,0	6,5	8,5	20	4,2	6,6	7,5	18
12	16,1	39,6	59	115	1,7	2,7	7,7	12	1,7	1,3	2	5	2,8	6,9	8,3	18	4,3	16	0,7	36	5,7	13	19,3	38
13	10,3	21,2	55,5	87	1,4	2,1	2,5	6	1,2	0,6	4,3	6	2,1	3,42	8,5	14	3,7	6,1	14,3	24	3,7	7,6	19,8	31
14	13,2	27,8	47	88	1,5	2	3,5	7	1,6	1,4	3	6	2,9	5,8	3,3	12	4,1	7	16	27	5,5	11,2	18,3	35
15	16,2	39,4	36,5	92	1,3	2,7	4	8	1,1	2,9	2	6	2,9	5,6	3,5	12	5,9	12,6	11,5	30	5,7	12,8	12,5	31
16	13,2	41,5	38	92,7	1,6	4,8	3,7	10	1,2	0,3	1,5	3	2,5	4,9	4,7	12	4,1	9,3	9,7	23	5,6	17,4	15	38
17	9,6	30,7	46	86,4	2,1	6,9	9	18	0	0	0	0	1,5	4,2	4,3	10	2,6	6,4	13	22	4,8	9,3	17	31
18	13,4	28,7	26	68	1,5	2,0	2,5	6	0	0	0	0	2	3,5	1,5	7	5,0	10,5	9,5	25	5,7	9,8	10,5	26
19	8,2	21,2	49,8	79,2	1,5	2,3	6,3	10	0,9	0,7	1,5	3	2,4	4,6	7	14	1,9	4,1	10	16	3,9	8,7	19,5	32
20	13,6	26,8	42,7	83	1,5	2,8	3,7	8	1,2	0,4	2,3	4	2,5	4,5	8	15	4,9	7,1	10	22	4,8	8,5	15,7	29
21	10,4	36,9	50,7	98	1,8	2,3	6	10	1	0	0	1	2	6,7	8,3	17	3,7	9,7	10,7	24	4,4	15,9	24,7	45
22	8,5	23,2	45,3	77	1,2	0,1	2,7	4	1,2	0,8	0	2	1,3	2,7	6	10	3,4	6,3	12,3	22	4	11,3	21,7	37
23	7,6	25,1	34,3	67	2,4	4,9	5,7	13	1	0	1	2	1,8	1,9	2,3	6	2,1	6,3	9,7	18	2,7	8	11,3	22
24	10,4	35,7	26	72	1,9	7,1	5	14	1	0	0	1	2,7	3,8	5,5	12	4	8,5	6,5	19	3,5	11	7,5	22
25	11,4	42,9	38,7	93	2,7	9	8,3	20	1	0,3	1,7	3	2,2	5,7	3	11	2,9	10,5	10,7	24	3,9	12,5	11,7	28
26	20,5	54,2	53,3	128	2,8	5,9	8,3	17	0	0	0	0	2,5	8,3	10	21	4,7	12,3	9	26	9,3	30,7	15	55
27	14,6	50,1	65,3	130	2,4	6,6	11	20	1,5	2,5	3	7	2,4	6,6	9	18	5,5	12,6	15	33	6,2	16,8	23	46
28	11	30,3	47,7	89	2,4	3,6	5	11	1	0	1	2	1,8	4,5	5,6	12	2,9	6,4	11,7	21	5,4	11,3	20,3	37

### **Predictores del paisaje de los patrones de abundancia y diversidad de coleópteros saproxílicos.**

Para el total de coleópteros saproxílicos, el mejor modelo PLS explicó el 34% de la varianza ( $t_1 = 23\%$ ;  $t_2 = 11\%$ ). El valor predictivo de ambos componentes fue positivo y levemente mayor el de  $t_2$  (Fig. 5; Tab. 7). Los predictores de este modelo fueron Bn, Ppj, VToC1 y NTTTo entre los cuales Bn, VToC1 y NTTTo fueron los más relevantes en  $t_1$  o los que más contribuyeron (alto  $w$ ) y afectaron significativamente ( $VIP \geq 1$ ) a la varianza explicada por éste, de manera negativa Bn y positiva VToC1 y NTTTo. En  $t_2$ , tal relevancia la tuvo Ppj siendo su influencia también negativa. Las variables más afectadas en  $t_1$  fueron en orden decreciente la abundancia total,  $\gamma$  y  $\beta_2$ , mientras que  $\alpha_1$  y  $\beta_1$  lo fueron en  $t_2$  por Ppj.

A nivel de los gremios más ricos y abundantes en especies, los mejores PLS (con valor predictivo) fueron obtenidos para los saproxilófagos, xilófagos, xilomicófagos y depredadores (Fig. 5; Tab. 7). Para los saproxilófagos, el mejor PLS explicó el 43% de la varianza de las variables respuesta ( $t_1 = 34\%$ ;  $t_2 = 9\%$ ). El valor predictivo de ambos componentes fue positivo y levemente mayor el de  $t_2$ . Este modelo incluyó como predictores a DMM, VToC1, VTrC1 y Ppj. Entre estos DMM, VToC1 y VTrC1 fueron los más relevantes en  $t_1$  cuyos efectos positivos afectaron principalmente en orden decreciente a  $\alpha_1$ , la abundancia,  $\gamma$  y  $\beta_1$ , mientras que en  $t_2$  tal relevancia la tuvo Ppj, cuyos efectos negativos afectaron principalmente a  $\beta_1$  y  $\gamma$ . En cuanto a los xilófagos, el mejor PLS explicó el 34% de la varianza de las variables respuesta ( $t_1 = 30\%$ ;  $t_2 = 4\%$ ). El valor predictivo de ambos

componentes fue positivo y marcadamente mayor el de  $t_1$ . Este modelo incluyó como predictores a CBD, Ppa, Ppc, Pea, y DMM. Entre éstos, CBD, Ppa y Ppc fueron los más relevantes en  $t_1$  donde CBD tuvo efectos negativos y Ppa y Ppc positivos, principalmente sobre la abundancia,  $\gamma$  y  $\beta_2$ . Para los xilomicófagos, el mejor PLS explicó el 18% de la varianza de las variables respuesta ( $t_1 = 15\%$ ;  $t_2 = 3\%$ ). El valor predictivo de ambos componentes fue positivo, aunque bajo y levemente mayor en  $t_1$ . Este modelo incluyó como predictores a Bn, BS y NTTo, siendo Bn el más relevante en  $t_1$ , afectando negativamente a todas las variables, en particular a  $\gamma$  y  $\beta_2$ . Por último, el mejor PLS para los depredadores explicó el 40% de la varianza de las variables respuesta ( $t_1 = 31\%$ ;  $t_2 = 9\%$ ). El valor predictivo de ambos componentes fue positivo y fuertemente mayor el de  $t_1$ . Este modelo incluyó como predictores a Bn, SD, NTtoC3, Pea, VToC1 y Ppj todos significativos, siendo los más relevantes Bn en  $t_1$  y Ppj en  $t_2$  afectando ambos negativamente a las variables, principalmente Bn a la  $\gamma$ , abundancia,  $\beta_1$ , mientras que Ppj, a  $\beta_1$  y  $\alpha_1$ .



**Fig. 5.** Círculos de correlaciones de los análisis de Cuadrados Medios Parciales (PLS) de los patrones de abundancia y diversidad del total de especies y gremios tróficos de coleópteros saproxílicos con las principales variables de madera muerta, vegetacionales y de la estructura del paisaje. Bn: Bosque nativo, Ppa: Plantaciones de pino adultas, Ppj: Plantaciones pino jóvenes de, Ppc: Plantaciones de pino cosechadas, Pea: Plantaciones de eucaliptus adultas, SD: Suelo desnudo, CBD: Cobertura del dosel, VToC1: Volumen de tocones en descomposición temprana, VTrC1: Volumen de troncos en descomposición temprana, NToC3: número de tocones en descomposición tardía, NTTo: Número total de tocones, DMM: Diversidad de madera muerta. En rojo variables con efectos significativos ( $VIP \geq 1,0$ ), en negro variables con efectos marginalmente significativos ( $VIP \geq 0,8$ ).

**Tab. 7.** Valores PLS para la calidad del modelo, variables predictoras y respuestas. Bn: Bosque nativo, Ppa: Plantaciones de pino adultas, Ppj: Plantaciones pino jóvenes de, Ppc: Plantaciones de pino cosechadas, Pea: Plantaciones de eucaliptus adultas, SD: Suelo desnudo, CBD: Cobertura del dosel, VToC1: Volumen de tocones en descomposición temprana, VTrC1: Volumen de troncos en descomposición temprana, NToC3: número de tocones en descomposición tardía, NTTo: Número total de tocones, DMM: Diversidad de madera muerta. Efectos significativos ( $VIP \geq 1,0$ ), marginalmente significativos ( $VIP \geq 0,8$ ).

Coleópteros saproxilicos	Calidad del modelo			Relevancia predictores					Relevancia respuestas		
	Índices	t1	t2	Variables	Wt1	Wt2	VIPt1	VIPt2	Variables	Ct1	Ct2
Total	Q <sup>2</sup>	0,109	0,131	VToC1	0,603	-0,218	1,21	1,02	Abundancia	0,461	0,319
	R <sup>2</sup> Y	0,225	0,334	Bn	-0,601	-0,075	1,20	0,99	$\alpha_1$	0,282	0,439
	R <sup>2</sup> X	0,423	0,645	NTTo	0,499	-0,137	1,00	0,83	$\beta_1$	0,373	0,413
				Ppj	-0,160	-0,963	0,32	1,13	$\beta_2$	0,427	0,111
									$\gamma$	0,480	0,372
Saproxilófagos	Q <sup>2</sup>	0,245	0,294	DMM	0,562	-0,189	1,12	1,02	Abundancia	0,499	0,232
	R <sup>2</sup> Y	0,341	0,428	VToC1	0,546	-0,138	1,09	0,98	$\alpha_1$	0,505	0,283
	R <sup>2</sup> X	0,492	0,783	VTrC1	0,514	-0,278	1,03	0,95	$\beta_1$	0,418	0,349
				Ppj	-0,348	-0,932	0,70	1,04	$\beta_2$	0,357	0,218
									$\gamma$	0,441	0,310
Xilófagos	Q <sup>2</sup>	0,178	0,030	CBD	-0,615	-0,156	1,38	1,29	Abundancia	0,715	0,099
	R <sup>2</sup> Y	0,304	0,347	Ppa	0,464	-0,071	1,04	0,97	$\alpha_1$	0,302	0,107
	R <sup>2</sup> X	0,267	0,487	Ppc	0,439	-0,008	1,01	0,92	$\beta_1$	0,343	0,342
				Pea	-0,331	0,773	0,74	0,92	$\beta_2$	0,499	0,182
				DMM	-0,322	-0,611	0,72	0,83	$\gamma$	0,506	0,266
Xilomicófagos	Q <sup>2</sup>	0,063	0,027	Bn	-0,702	0,227	1,22	1,11	Abundancia	0,163	0,349
	R <sup>2</sup> Y	0,153	0,187	SD	0,556	-0,418	0,96	0,92	$\alpha_1$	0,255	0,124
	R <sup>2</sup> X	0,531	0,886	NTTo	0,445	0,880	0,77	0,95	$\beta_1$	0,303	0,135
									$\beta_2$	0,384	-0,077
									$\gamma$	0,402	0,035
Depredadores	Q <sup>2</sup>	0,131	0,066	Bn	-0,539	0,285	1,32	1,20	Abundancia	0,438	0,268
	R <sup>2</sup> Y	0,308	0,405	SD	0,432	-0,189	1,06	0,95	$\alpha_1$	0,357	0,391
	R <sup>2</sup> X	0,340	0,509	NToC3	0,425	0,352	1,04	1,00	$\beta_1$	0,435	0,443
				Pea	0,420	0,082	1,03	0,90	$\beta_2$	0,322	-0,118
				VToC1	0,408	0,081	1,00	0,88	$\gamma$	0,478	0,279
			Ppj	-0,021	-0,864	0,05	1,04				

## DISCUSION

En paisajes de bosque nativo fragmentado rodeado por plantaciones forestales de exóticas este estudio muestra que i): más abundantes, ricos y taxonómicamente diferentes fueron en el bosque nativo el total de coleópteros saproxílicos, los depredadores y micófagos; en ambas plantaciones adultas los xilomicófagos y en las plantaciones jóvenes y cosechadas los xilófagos. A escala de paisaje, ii) la diversidad entre hábitats ( $\beta_2$ ) fue la principal fuente de la diversidad del paisaje ( $\gamma$ ) del total de especies y de la mayoría de los gremios tróficos de coleópteros saproxílicos (depredadores, micófagos, xilomicófagos, saproxilófagos, xilófagos) y fue principalmente explicada por la diversidad entre el bosque nativo y las plantaciones forestales, mientras que iii) los patrones de abundancia y diversidad fueron principalmente modulados por la superficie de bosque nativo y la cantidad de algunos tipos de madera muerta (total, depredadores y xilomicófagos), seguidos por las superficies de las plantaciones de eucaliptus y suelo desnudo (depredadores en parte), la cantidad de algunos tipos y diversidad de madera muerta (saproxilófagos) y las superficies de las plantaciones adultas y cosechadas de pino, así como por la cobertura del dosel (xilófagos).

## **Riqueza, abundancia y composición taxonómica de los ensambles de coleópteros saproxílicos en remanentes de bosque nativo y plantaciones forestales**

Los resultados de este estudio concuerdan con otros donde la riqueza, abundancia y recambio de especies de coleópteros saproxílicos incrementan desde las plantaciones forestales al bosque nativo (Lachat et al. 2007; Buse et al. 2010). Entre las principales variables del bosque nativo que explican lo anterior están la alta cantidad de madera muerta, principalmente de calidad, representada por grandes troncos (>30 cm de diámetro) semi descompuestos, caídos o en pie, de árboles nativos (Økland et al. 1996; Gibb et al. 2006a; Müller & Büttler 2010; Grove & Foster, 2011 a, b), el dosel y sotobosque desarrollados y la alta heterogeneidad estructural (Bouget et al. 2013; Vodka & Cizek 2013). En concordancia con esto, la cantidad de madera muerta y los porcentajes de cobertura del sotobosque y dosel de los hábitats estudiados (Tab. 3), indican al bosque nativo como el hábitat con mayores volúmenes totales de troncos y tocones, así como con mayor densidad de sotobosque. La relación entre los volúmenes y números de troncos y tocones existentes en el bosque nativo (donde en comparación a las plantaciones los números de troncos fueron iguales y los de tocones menores) también indica la existencia de grandes piezas de madera muerta en este hábitat.

La sensibilidad de los gremios a perturbaciones ambientales tales como la pérdida, fragmentación y degradación del hábitat depende del nivel trófico al que pertenezcan, siendo mayor en aquellos pertenecientes a niveles tróficos

superiores (e.g., depredadores, micófagos) en comparación a aquellos más estrechamente relacionados con fuentes primarias de energía como la madera muerta (e.g., xilófagos, saproxilófagos y xilómicos) (Komonen et al. 2000; Henle et al. 2004; Ewers & Didham 2006). Rasgos de vida frecuentes en los xilómicos, xilomicófagos y saproxilófagos, estrechamente relacionados con la disponibilidad espacio-temporal de los microhábitats requeridos, explican su menor sensibilidad a las perturbaciones ambientales. Entre tales rasgos destacan la elevada capacidad de dispersión y colonización de los xilómicos y xilomicófagos, los primeros dependientes de madera muerta fresca o en descomposición temprana, los segundos de hongos saproxílicos (ambos microhábitats efímeros o de corta duración), así como la gran amplitud de nicho y habilidad competitiva de los saproxilófagos, dependientes de madera descompuesta (un microhábitat más estable o de larga duración) (Jonsson 2003; Holland et al. 2005 a, b; Ranius 2006; Vodka et al. 2009; Müller & Goßner 2010; Jonsson 2012; Goßner et al. 2013). Lo anterior puede explicar los declines tanto en la abundancia como en la riqueza de depredadores y micófagos y los incrementos tanto en la abundancia como en la riqueza de xilómicos y xilomicófagos en las plantaciones forestales, principalmente, en las jóvenes y cosechadas, así como la falta de variación de los saproxilófagos entre hábitats.



## **Patrones de abundancia y diversidad de coleópteros saproxílicos y su relación con la composición y cantidad de madera muerta del paisaje**

En regiones dominadas por humanos la composición, superficie de hábitats naturales y heterogeneidad composicional y configuracional del paisaje influyen intensamente los patrones de abundancia y diversidad animal (Fahrig et al. 2011; Tscharrntke et al. 2012). En general, en paisajes agroforestales composicional y configuracionalmente heterogéneos la diversidad entre hábitats diferentes ( $\beta$ ) es la principal fuente de diversidad del paisaje ( $\gamma$ ), incrementando aún más con la superficie natural (Tscharrntke et al. 2012). Sin embargo, la influencia de la composición y heterogeneidad del paisaje sobre los componentes de la diversidad varía entre gremios tróficos de acuerdo a cuán frecuentes o extendidos se encuentren entre éstos, rasgos como la posición trófica, amplitud de nicho y habilidad de dispersión (Summerville et al. 2006; Müller & Goßner 2010, Goßner et al. 2013). En concordancia con lo anterior, en los paisajes estudiados se encontró que la diversidad entre hábitats ( $\beta_2$ ) fue la única diversidad significativamente mayor de lo esperado por azar y, por ende, la principal fuente de diversidad y del total de coleópteros saproxílicos, así como de los gremios tróficos más ricos y abundantes en especies (Fig. 4; Tab. 6). Además,  $\beta_2$  fue principalmente explicada por el recambio de especies entre el bosque nativo y demás hábitats (Fig. 3; Tab. 5). Sin embargo, los patrones de abundancia y diversidad del total y de los gremios tróficos de coleópteros saproxílicos no fueron influenciados por la heterogeneidad del paisaje, pero sí por la superficie de bosque nativo y la cantidad de algunos tipos de

madera muerta en el paisaje y, en menor extensión, por la superficie de algunas plantaciones forestales y del suelo desnudo, diversidad de madera muerta y la cobertura del dosel (Fig. 5; Tab. 7). Interesantemente, el incremento en la superficie de bosque nativo en el paisaje influyó negativamente sobre el total de saproxílicos (principalmente sobre la abundancia,  $\gamma$ ,  $\beta_2$ ), xilomicófagos ( $\gamma$ ) y depredadores ( $\gamma$ , abundancia,  $\beta_1$ ). Lo anterior puede interpretarse como una concentración de especies e individuos en los pequeños remanentes de bosque nativo en respuesta a sus marcadas condiciones ecotonales y mayor concentración de recursos (e.g., cantidad de madera muerta de calidad, hojarasca, complejidad estructural) (Lindenmayer & Hobbs 2004; Komonen et al. 2000; Ranius & Kindvall 2006; Webb et al. 2008; Tschamtkke et al. 2012). Tal concentración de especies e individuos en los pequeños remanentes de bosque nativo explicarían la alta contribución de éstos a la abundancia, diversidad entre hábitats ( $\beta_2$ ) y en el paisaje ( $\gamma$ ) del total, depredadores y micófagos. Lo anterior sustenta la relevancia prevista de los pequeños remanentes de bosque nativo para la conservación de insectos nativos, y en particular saproxílicos, en paisajes forestales intensamente manejados (Grez 2005; Grez et al. 2006; Ranius & Kindvall 2006).

Junto a la reducida superficie de bosque nativo, la cantidad de algunos tipos de madera muerta en el paisaje, asociada principalmente a tocones (NTTo, VToC1, NToC3, VTrC1) influyó positivamente sobre la abundancia y diversidad del total de saproxílicos (abundancia,  $\gamma$ ,  $\beta_2$ ), saproxilófagos ( $\alpha_1$ , abundancia,  $\gamma$ ,  $\beta_1$ ) y depredadores ( $\gamma$ , abundancia,  $\beta_1$ ) (Fig. 5; Tab. 7). Esto

coincide con otros trabajos donde la cantidad de madera muerta, en general, y de tocones, en particular, han influido positivamente sobre la riqueza y abundancia de coleópteros saproxílicos a escala de rodal y paisaje (Franc et al. 2007; Hjältén et al. 2010; Müller & Bütler 2010; Lassauce et al. 2011). En el Hemisferio Norte, por ejemplo, en bosques manejados y plantaciones forestales de especies nativas, los tocones pese a ser microhábitats no naturales, sostienen a una fracción importante de la riqueza de coleópteros saproxílicos, llegando incluso al 80% de la existente en claros de corta, lo que se atribuye a su exclusividad y estabilidad como microhábitats y a que concentran la mayoría de la madera muerta disponible (cerca del 80%) (Hjältén et al. 2010; Jonsell & Hansson 2011; Brin et al. 2012). Entonces, la influencia positiva de los tocones sobre los patrones de abundancia y diversidad encontrados tiene sentido al considerar que en los paisajes estudiados las plantaciones forestales poseen una mayor cantidad de tocones y superficie que el bosque nativo. En concordancia con lo anterior, VToC1, NTTo y NToC3 fueron mayores en las plantaciones que en el bosque nativo. Tales diferencias pueden explicar la influencia positiva en los paisajes estudiados de VToC1 y NTTo sobre el total de saproxílicos (abundancia,  $\gamma$ ,  $\beta_2$ ), de VToC1 sobre los saproxilófagos ( $\alpha_1$ , abundancia,  $\gamma$ ,  $\beta_1$ ) y de VToC1 y NToC3 sobre los depredadores ( $\gamma$ , abundancia,  $\beta_1$ ). La respuesta de los depredadores a VToC1 y NToC3 coincide con los efectos positivos de tales sustratos sobre la disponibilidad de presas asociadas a fases tempranas y tardías de descomposición (Vanderwel et al. 2006; Johansson et al. 2007). Interesantemente, los saproxilófagos también

respondieron positivamente a VTrC1, cuya cantidad junto a VToC1 no variaron entre hábitats. Si bien este gremio prefiere maderas en descomposición intermedia y tardía (Bouget et al. 2005; Vanderwal et al. 2006), la disponibilidad simultánea de maderas en distintas fases de descomposición puede incrementar la oferta local de microhábitats para saproxilófagos y, por ende, la riqueza de especies y equitabilidad de sus abundancias, dentro y entre microhábitats (Müller & Bütler 2010; Müller & Goßner 2010). Tal incremento en la oferta de microhábitats también puede explicar la respuesta positiva de los saproxilófagos a la diversidad de madera muerta (DMM) en el paisaje (Müller & Bütler 2010). Es probable que la baja variabilidad de VToC1, VTrC1 y DMM entre hábitats reduzca la influencia de estas variables sobre el recambio de saproxilófagos entre hábitats ( $\beta_2$ ).

La abundante madera en descomposición temprana, disponible tanto en las plantaciones de pino cosechadas (Ppc) como en las adultas (Ppa) (Tab. 3), puede explicar la influencia positiva de tales hábitats sobre los xilófagos (abundancia,  $\gamma$ ,  $\beta_2$ ), así como su respuesta negativa a la cobertura del dosel (CBD). Esto porque, en general, la abundancia y riqueza de xilófagos aumentan en los hábitats soleados, tales como claros de corta o rodales jóvenes, debido a que disponen de abundante madera en descomposición temprana o fresca, un recurso menos abundante en rodales sombríos o con dosel desarrollado (Gibb et al. 2006b; Webb et al. 2008; Vodka et al. 2009). Por otro lado, los raleos o podas realizados a las plantaciones forestales durante su adultez generan abundantes desechos y un aumento de la

incidencia lumínica sobre estos, incrementando la disponibilidad de madera muerta en descomposición temprana y con ello la riqueza y abundancia de xilófagos (Jonsson & Siitonen 2012; Ulyshen 2016).

A la influencia positiva ejercida por la reducida superficie de bosque nativo y la cantidad de madera muerta asociada a tocones sobre los depredadores ( $\gamma$ , abundancia,  $\beta_1$ ), se suman la influencia positiva de las plantaciones de eucaliptus (Pea) y del suelo desnudo (SD). La singularidad de las plantaciones de eucaliptus en cuanto a condiciones ambientales y disponibilidad de madera muerta, puede en parte explicar lo anterior. En comparación al bosque nativo y plantaciones adultas de pino, las plantaciones adultas de eucaliptus son más secas, abiertas y disponen de escaso sotobosque (Gayoso & Iroumé 1995; Oyarzún et al. 1999; Huber et al. 2010). Sin embargo, en el área de estudio las plantaciones de eucaliptus cuentan con abundante madera muerta, la cual como fuente de humedad puede minimizar las condiciones más secas a nivel del suelo y, por ende, favorecer la disponibilidad de presas y refugios para depredadores generalistas o con alta habilidad de dispersión (Siitonen 2012), representados en este caso por los carábidos *Ceroglossus chilensis*, *Cyanotarus andinus*, *Mimodromites nigrotestaceus* y los estafilínidos *Plesiomalota hispidula*, *Lordithon unicolor*, *Atheta* sp.1, (Anexos, Tab. 2). Por otro lado, para este tipo de depredadores es probable que los caminos forestales (en el área de estudio principales representantes del suelo desnudo) actúen simultáneamente como hábitats y rutas de dispersión cuando en sus márgenes cuentan con abundante vegetación nativa,

hojarasca y madera muerta (Eversham et al. 1996; Dunn & Danoff-Burg 2007). Al contrario, para depredadores especialistas, ápteros de pequeño o gran tamaño, los caminos forestales pueden representar barreras ambientales infranqueables o bordes hostiles e incluso trampas ecológicas al quedar más expuestos a otros depredadores (Mader 1984; Koivula & Vermuelen 2005; Dunn & Danoff-Burg 2007).

### **Implicancias de la cantidad de madera muerta, superficie de bosque nativo y plantaciones para la conservación de coleópteros saproxílicos**

Como se muestra en el primer capítulo de esta tesis, la madera muerta disponible en las plantaciones, básicamente constituida por desechos forestales (e.g., troncos, tocones) y, por ende, exótica, mantiene en estos hábitats una importante diversidad de coleópteros saproxílicos nativos, cuya riqueza, abundancia y sucesión de especies incrementan con la descomposición tal como en la madera nativa disponible en el bosque nativo. Los resultados de este segundo capítulo muestran que a escala de paisaje la diversidad  $\beta_2$  fue la principal contribuyendo a la diversidad y que los patrones de abundancia y diversidad de coleópteros saproxílicos fueron modulados principalmente por la reducida área de bosque nativo y la cantidad de algunos tipos de madera muerta y también, aunque en menor medida, por el área de las plantaciones adultas y cosechadas de pino, plantaciones de eucaliptus y suelo desnudo.

Lo anterior apunta a las plantaciones forestales de exóticas como hábitats relevantes para la conservación de la diversidad nativa de coleópteras

saproxílicos en paisajes de bosque fragmentado, al disponer de abundantes recursos críticos para estos y aumentar la conectividad de sus poblaciones. Sin embargo, el hecho que tarde o temprano las plantaciones sean taladas, también las indica como sumideros y al bosque nativo como fuente de diversidad de coleópteros saproxílicos en tales paisajes (Ranius & Kindvall 2005; Estades et al. 2012). El uso indistinto de la madera exótica por saproxílicos nativos y su la relación positiva a escala de paisaje con la cantidad de tocones, deben ser considerados para mejorar la conectividad y persistencia de tales poblaciones fuentes después de la cosecha y durante la juventud de las plantaciones circundantes.

Es interesante que en la escala estudiada la heterogeneidad composicional y configuracional del paisaje no influyeran sobre los patrones de abundancia y diversidad de coleópteros saproxílicos, pero sí la cantidad de tipos de madera muerta que no difirieron entre hábitats (DMM, VTrC) o entre plantaciones (NTTo, VToC1, NToC3) (e.g., total de saproxílicos, saproxilófagos, depredadores). De acuerdo a Fahrig et al. (2011), esto significa que algunos hábitats cumplen una función similar en cuanto a la provisión de recursos y condiciones para el grupo en cuestión. Es decir, la matriz de plantaciones exóticas constituiría una misma cobertura funcional para muchas especies de coleópteros saproxílicos, en general pertenecientes a niveles tróficos inferiores (xilófagos, saproxilófagos, xilomicófagos), caracterizadas por ser menos sensibles a la fragmentación y pérdida de hábitats, y también para algunas especies de niveles tróficos superiores (depredadores y micófagos generalistas). Inclusive, al considera

el uso indistinto de la madera exótica por gran parte de los coleópteros saproxílicos nativos, es probable que el paisaje forestal estudiado opere como un único parche de recursos para una fracción importante de las especies. Lo anterior sustenta lo propuesto por Fahrig et al. (2011) que para comprender la influencia de la heterogeneidad de paisajes sobre la diversidad de algunos grupos de organismos esta debe ser recalculada sobre un mapa basado en los recursos y condiciones potenciales que proveen los diferentes parches de hábitat a un conjunto de especies representante del grupo en cuestión. Por lo tanto, un conocimiento más preciso de los recursos y condiciones relevantes para especies nativas de coleópteros saproxílicos, así como de su disponibilidad espacio-temporal en la matriz de plantaciones forestales se hace imprescindible para la conservación de la diversidad de coleópteros saproxílicos en paisajes de bosque fragmentado rodeado por plantaciones forestales de exóticas.

### **Agradecimientos**

Se agradece a Javier Simonetti, Andrés Caamaño, Raúl Briones, Pablo Ramírez de Arellano y FONDECYT 1095046 por ayudar con fondos para este estudio. Gracias también a Dagoberto Aravena y Nicolás Aravena por prestar soporte logístico desinteresadamente; Mario Mendoza, Alfredo Zúñiga, Sebastián García y Adelfio Müller por su ayuda en terreno; Mario Elgueta por su ayuda en la identificación de especies y comentarios y a Constanza Rodríguez y Alberto Alaniz por los análisis de paisaje.



## REFERENCIAS

- Abrahamsson M. & M. Lindbladh. 2006. A comparison of saproxylic beetle occurrence between man-made high- and low stumps of spruce (*Picea abies*). *Forest Ecology and Management*, 226:230-237.
- Allan J.D. 1975. Components of diversity. *Oecologia*, 18:359-367.
- Anderson M.J., R.N. Gorley & K.R. Clarke. 2008. PERMANOVA+ PRIMER: guide to software and statistical methods. PRIMER-E, Plymouth.
- Bouget C., H. Brustel & L.M. Nageleisen. 2005. Nomenclature des groupes écologiques d'insectes liés au bois: Synthèse et mise au point sémantique. *Comptes Rendus Biologies*, 328:936-948.
- Bouget C., L. Larrieu, B. Nusillard & G. Parmain. 2013. In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests *Biodiversity and Conservation*, 22:2111-2130.
- Brin A., C. Bouget, L. Valladares & H. Brustel. 2012. Are stumps important for the conservation of saproxylic beetles in managed forests? Insights from a comparison of assemblages on logs and stumps in oak-dominated forests and pine plantations. *Insect Conservation and Diversity*, 1:1-10
- Buse J, T. Levanony, A. Timmc, T. Dayan & T. Assmann. 2010. Saproxylic beetle assemblages in the Mediterranean region: impact of forest

- management on richness and structure. *Forest Ecology and Management*, 259:1376-1384.
- Carrascal L.M., I. Galván & O. Gordo. 2009. Partial least squares regression as an alternative to current regression methods used in ecology. *Oikos*, 118:681-690.
- Crist T.O., J.A. Veech, K.S. Summerville & J.C. Gering. 2003. Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\gamma$  diversity. *American Naturalist*, 162:734-743.
- Dunn R.R. & J. Danoff-Burg. 2007. Road size and carrion beetle assemblages in a New York forest. *Journal of Insect Conservation*, 11:325-332.
- Estades C.F., A.A. Grez & J.A. Simonetti. 2012. Biodiversity in Monterrey pine plantations. En Simonetti J.A., A.A. Grez, & C.F. Estades, editors. *Biodiversity conservation in agroforestry landscapes: challenges and opportunities*. Editorial Universitaria, Santiago, pp. 77-98.
- Eversham B.C., D.B. Roy & M.G. Telfer. 1996. Urban, industrial and other manmade sites as analogues of natural habitats for Carabidae. *Annales Zoologicae Fennici*, 33:149-156.
- Ewers R.M. & R.K. Didham. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Review*, 81:117-142.
- Fahrig L., J. Baudry, L. Brotons, F.G. Burel, T.O. Crist, R.J. Fuller, C. Sirami, G.M. Siriwardena & J.L. Martin. 2011. Functional landscape

- heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14:101-112.
- Franc N., F. Götmark, B. Økland, B. Norden & H. Paltto. 2007. Factors and scales potentially important for saproxylic beetles in temperate mixed oak forest. *Biological Conservation*, 135:86-98.
- Gering J.C., T.O. Crist & J.A. Veech. 2003. Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: implications for regional conservation of biodiversity. *Conservation Biology*, 17:488-499.
- Gibb H., J. Hjältén, J.P. Ball, O. Atlegrim, R.B. Pettersson & J. Hilszczański. 2006 a. Effects of landscape composition and substrate availability on saproxylic beetles in boreal forests: a study using experimental logs for monitoring assemblages. *Ecography*, 29:191-204.
- Gibb H., R.B. Pettersson, J. Hjältén, J. Hilszczański, J.P. Ball, T. Johansson, O. Atlegrim & K. Danell. 2006 b. Conservation-oriented forestry and early successional saproxylic beetles: responses of functional groups to manipulated dead wood substrates. *Biological Conservation*, 129:437-450.
- Goßner M.M., T. Lachat, J. Brunet, G. Isacson, C. Bouget, H. Brustel, R. Brandl, W.W. Weisser, W.W. & J. Müller. 2013. Current near-to-nature forest management effects on functional trait composition of saproxylic beetles in beech forests. *Conservation Biology*, 27(3):605-614.
- Grez A.A. 2005. El valor de los fragmentos pequeños de bosque maulino en la conservación de la fauna de coleópteros epigeos. En: C. Smith-Ramirez, J. Armesto & C. Valdovinos (Eds.). *Historia, biodiversidad y*

- ecología de los bosques costeros de Chile. Editorial Universitaria, Santiago, Chile, pp. 565-572.
- Grez A.A., J. Simonetti & R. O. Bustamante. 2006. Biodiversidad en ambientes fragmentados de Chile: patrones y procesos a diferentes escalas. Editorial Universitaria, Santiago, Chile, pp. 229.
- Grez A.A., T. Zaviezo, J. Hernández, A. Rodríguez-San Pedro & P. Acuña. 2014. The heterogeneity and composition of agricultural landscapes influence native and exotic coccinellids in alfalfa fields *Agricultural and Forest Entomology*, 16(4):382-390.
- Grove S.J. 2002. Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33:1-23.
- Grove S.J. & L. Forster. 2011 a. A decade of change in the saproxylic beetle fauna of eucalypt logs in the Warra long-term log-decay experiment, Tasmania. 1. Description of the fauna and seasonality patterns. *Biodiversity and Conservation*, 20:2149-2165.
- Grove S. J. & L. Forster. 2011 b. A decade of change in the saproxylic beetle fauna of eucalypt logs in the Warra long-term log-decay experiment, Tasmania. 2. Log-size effects, succession, and the functional significance of rare species. *Biodiversity and Conservation*, 20:2167-2188.
- Harmon M.E., J.F. Franklin, F.J. Swanson, P. Sollins, S.V. Gregory, J.D. Lattin, N.H. Anderson, S.P. Cline, N.G. Aumen, J.R. Sedell, G.W. Lienkaemper, K. Cromack Jr. & K.W. Cummins. 1986. Ecology of

coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecology Research*, 15:133-302.

Hirao T., M. Murakami & A. Kashizaki. 2007. Additive apportioning of Lepidoptera and coleopteran species diversity across spatial and temporal scales in a cooltemperate deciduous forest in Japan. *Ecological Entomology*, 32:627-636.

Hjältén J., F. Stenbacka & J. Andersson. 2010. Saproxylic beetle assemblages on low-stumps, high-stumps and logs: implications for environmental effects of stump harvest. *Forest Ecology and Management*, 260:1149-1155.

Hedin J., T. Ranius, S.G. Nilsson & H.G. Smith, H. G. 2008. Restricted dispersal in a flying beetle assessed by telemetry. *Biodiversity and Conservation*, 17:675-684.

Henle K., K.F. Davies, M. Kleyer, C. Margules & J. Settele. 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation* 13:207-251.

Holland J.D., L. Fahrig & N. Cappuccino. 2005 a. Body size affects the spatial scale of habitat-beetle interactions. *Oikos*, 110:101-108.

Holland J.D., L. Fahrig & N. Cappuccino. 2005 b. Fecundity determines the extinction threshold in a Canadian assemblage of longhorned beetles (Coleoptera: Cerambycidae). *Journal of Insect Conservation*, 9:109-119.

- Irmeler U., H. Arp & R. Nötzold. 2010. Species richness of saproxylic beetles in woodlands is affected by dispersion ability of species, age and stand size. *Journal of Insect Conservation*, 14:227-235.
- Johansson M.E. & C. Nilsson. 2002. Responses of riparian plants to flooding in freeflowing and regulated boreal rivers: an experimental study. *Journal of Applied Ecology*, 39:971-986.
- Johansson T., J. Hjalten, J. Hilszczanski, J. Stenlid, J.P. Ball, O. Alinvi & K. Danell. 2007. Variable response of different functional groups of saproxylic beetles to substrate manipulation and forest management: Implications for conservation strategies. *Forest Ecology and Management*, 242:496-510.
- Jonsson M. 2003. Colonisation ability of the threatened tenebrionid beetle *Oplocephala haemorrhoidalis* and its common relative *Bolitophagus reticulatus*. *Ecological entomology*, 28:159-167.
- Jonsson B.G. & J. Siitonen. 2012. Dead wood and sustainable forest management. En: Stokland, J., J. Siitonen & B.G. Jonsson, (Eds.). *Biodiversity in dead wood*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 302-337.
- Jönsson B.G. 2012. Population dynamics and evolutionary strategies. En: Stokland J., J. Siitonen & B.G. Jonsson, (Eds.). *Biodiversity in dead wood*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 338-355.
- Jonsell M. & J. Hansson. 2011. Logs and stumps in clearcuts support similar saproxylic beetle diversity: implications for bioenergy harvest. *Silva Fennica*, 45:1053-1064.

- Koivula M.J. & H.J.W. Vermuelen. 2005. Highways and forest fragmentation effects on carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). *Landscape Ecology*, 20:911-926.
- Komonen A. M. Jonsell & T. Ranius. 2008. Red-listing saproxylic beetles in Fennoscandia: current status and future perspectives. *Endangered Species Research*, 6:149-154.
- Laaksonen M., E. Peuhu, G. Varkonyi and J. Siitonen. 2008. Effects of habitat quality and landscape structure on saproxylic species dwelling in boreal spruce-swamp forests. *Oikos*, 117(7):1098-1110
- Lachat T., R. Peveling, S. Attignon, G. Goergen, B. Sinsin & P. Nagel. 2007. Saproxylic beetle assemblages on native and exotic snags in a West African tropical forest. *African Entomology*, 15(1):13-24
- Lachat T., C. Bouget, R. Bütler & J. Müller. 2013. Deadwood: quantitative and qualitative requirements for the conservation of saproxylic biodiversity In *Focus-Managing Forest in Europe*, pp. 92-102.
- Lande R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, 76:5-13
- Lassauce A., Y. Paillet, H. Jactel & C. Bouget. 2011. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecological Indicators*, 11:1027-1039.
- Leather S.R. 2005. *Insect sampling in forest ecosystems*. Blackwell Publishing 299 pp.

- Lindenmayer D.B. & R.J. Hobbs. 2004. Fauna conservation in Australian plantation forests – a review. *Biological Conservation*, 119:151-168.
- Mader H.J. 1984. Animal habitat isolation by roads and agricultural fields. *Biological Conservation* 29:81-96.
- Micó E., A. García-López, H. Brustel, A. Padilla & E. Galante. 2013. Explaining the saproxylic beetle diversity of a protected Mediterranean area. *Biodiversity and Conservation*, 22:889-904.
- Micó E., A. García-López, A. Sánchez, M. Juárez & E. Galante. 2015. What can physical, biotic and chemical features of a tree hollow tell us about their associated diversity? *Journal of Insect Conservation*, 19:141-153.
- Müller J. & R. Bütler. 2010. A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *European Journal of Forest Research*, 129:981-992.
- Müller J. & M.M. Goßner. 2010. Three-dimensional partitioning of diversity informs state-wide strategies for the conservation of saproxylic beetles. *Biological Conservation*, 143:625-633
- Müller J., J. Brunet, A. Brin, C. Bouget, H. Brustel, H. Bussler, B. Förster, G. Isacsson, F. Köhler, T. Lachat & M.M. Gossner. 2012. Implications from large-scale spatial diversity patterns of saproxylic beetles for the conservation of European Beech forests. *Insect Conservation and Diversity*, 6(2):162-169
- Økland B., A. Bakke, S. Hagvar & T. Kvamme. 1996. What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway. *Biodiversity and Conservation*, 5:75-100.



- Olsson J., T. Johansson, B.G. Jonsson, J.Hjältén, M. Edman & L. Ericson. 2012. Landscape and substrate properties affect species richness and community composition of saproxylic beetles. *Forest Ecology and Management*, 286:108-120.
- Ranius T. & O. Kindvall. 2006. Modelling the amount of coarse woody debris produced by the new biodiversity-oriented silvicultural practices in Sweden. *Biological Conservation*, 119:51-59
- Ranius T. 2006. Measuring the dispersal of saproxylic insects: a key characteristic for their conservation. *Population Ecology*, 48:177-188
- Ribeiro D.B., P.I. Prado, K.S. Brown Jr. & A.V.L. Freitas. 2008. Additive partitioning of butterfly diversity in a fragmented landscape: importance of scale and implications for conservation. *Diversity and Distributions*, 14:961-968.
- Rusch A., M. Valantin-Morison, J. Roger-Estrade & J.P. Sarthou. 2012. Local and landscape determinants of pollen beetle abundance in overwintering habitats. *Agricultural and Forest Entomology*, 14:37-47.
- Siitonen J. 2012. Microhabitats. En: Stokland J., J. Siitonen & B.G. Jonsson, (Eds.). *Biodiversity in dead wood*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 150-182.
- Speight M.C. 1989. *Saproxylic Invertebrates and their Conservation*. Council of Europe, Strasbourg.
- Stokland J.N., J. Siitonen & B.J. Jonsson. 2012. *Biodiversity in dead wood*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 509 pp.

- Summerville K.S., T.D. Wilson, J.A. Veech & T.O. Crist. 2006. Do body size and diet breadth affect partitioning of species diversity? A test with forest Lepidoptera. *Diversity and Distributions*, 12:91-99.
- Sverdrup-Thygeson A., L. Gustafsson & J. Kouki. 2014. Spatial and temporal scales relevant for conservation of dead-wood associated species: current status and perspectives. *Biodiversity and Conservation*, 23:513-535.
- Tran T.N., N. L. Afanador, M.C. Lutgarde & L.B. Buydens. 2014. Interpretation of variable importance in Partial Least Squares with Significance Multivariate Correlation (sMC). *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems*, 138:153-160.
- Tscharntke T., J. Tylianaskis, T. Rand, R.K. Didham, L. Fahrig, P. Batary, J. Bengtsson, Y. Clough, T. Crist, C. Dormann, R.Ewers, R.Holt, A. Holzschuh, A. Klein, C. Kremen, D. Landis, B. Laurance, D. Lindenmayer, C. Scherber, N. Sodhi, I. Steffan-Dewenter, C. Thies, W. vander Putten, C. Westphal, J. Freund & D. Kleijn. 2012. Landscape modulation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87:661-685.
- Ulyshen M.D. 2016. Wood decomposition as influenced by invertebrates. *Biological Review*, 91:70-85.
- Veech J.A. 2005. Analyzing patterns of species diversity as departures from random expectations. *Oikos*, 108:149-155.

- Vodka S., M. Konvicka & L. Cizek. 2009. Habitat preferences of oak-feeding xylophagous beetles in a temperate woodland: implications for forest history and management. *Journal of Insect Conservation*, 13:553-562.
- Vodka S. & L. Cizek. 2013. The effects of edge-interior and understory-canopy gradients on the distribution of saproxylic beetles in a temperate lowland forest. *Forest Ecology and Management*, 304:33-41.
- Wade T.G., K.H. Riitters, J.D. Wickham, & K.B. Jones. 2003. Distribution and causes of global forest fragmentation. *Conservation Ecology*, 7:7-13.
- Wagner H.H., O. Wildi & K.C. Ewald. 2000. Additive partitioning of plant species diversity in an agricultural mosaic landscape. *Landscape Ecology*, 15:219-227
- Webb A., C.M. Buddle, P.Drapeau & M. Saint-Germain. 2008. Use of remnant boreal forest habitats by saproxylic beetle assemblages in even-aged managed landscapes. *Biological Conservation*, 815-826.
- Whittaker R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30:279-338.
- Whittaker R.H. 1977. Evolution of species diversity in land communities. En: Steere M.K. & B.W.N.C. Hecht, (Eds.), *Evolutionary Biology*. Plenum Press, New York, pp. 1-67.
- Wiens J.A. 2002. Central concepts and issues of landscape ecology. Pp. 3–21. En: Gutzwiller K.J. *Applying Landscape Ecology in Biological Conservation*, (Ed.) Springer, New York.

Wold S., M. Sjostrom & L. Eriksson. 2001. PLS-regression: a basic tool of chemometrics. *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems*, 58:109-130.



## DISCUSIÓN GENERAL

En general, en paisajes de bosque nativo fragmentado rodeado por una matriz de plantaciones forestales de especies exóticas, la diversidad animal se concentra en los fragmentos remanentes, disminuyendo en la matriz circundante (Lindenmayer & Hobbs 2004; Brockerhoff et al. 2008; Grez 2005; Pawson et al. 2008; Estades et al. 2012; Simonetti et al. 2013). Sin embargo, si las plantaciones forestales cuentan con sotobosque abundante algunas especies nativas pueden utilizarlas como hábitats complementarios, suplementarios e inclusive únicos (Brockerhoff et al. 2005, 2008). Para organismos saproxílicos, dependientes de la madera muerta, las plantaciones forestales de exóticas y los paisajes dominados por éstas se consideran desfavorables debido a que cuentan con poca madera muerta y de mala calidad (i.e., madera exótica blanda y con alto contenido de resinas), baja densidad de árboles muertos en pie "snags" y vivos con oquedades (Jonsson & Siitonen 2012). En este trabajo, contrario a lo esperado, las plantaciones forestales presentaron el 97% de las especies de coleópteros saproxílicos nativas encontradas en el bosque nativo. Ello podría deberse a que en las plantaciones, tanto de pino como de eucaliptus, existe una cantidad similar de madera muerta a la presente en el bosque nativo, otorgándoles a estos insectos los recursos requeridos (Müller & Bütler 2010; Lachat et al. 2013).

Sin embargo, la riqueza de especies (total y de la mayoría de los gremios) declinó significativamente en las plantaciones de eucaliptus en comparación con el bosque nativo y las plantaciones de pino y ello sería explicado por las condiciones más áridas de las plantaciones de eucaliptus (Gayoso & Iroumé 1995; Oyarzún & Huber 1999; Huber et al. 2010). Estas condiciones afectarían negativamente la descomposición de la madera muerta, en particular la disponibilidad de sustratos mediana y avanzadamente descompuestos, los más favorables para la diversidad de coleópteros saproxílicos encontrada. Tanto el desarrollo del dosel como sotobosque proveen las condiciones de sombra favorables para el arribo de hongos e invertebrados saproxílicos descomponedores de la madera muerta (Vanderwel et al. 2006; Webb et al. 2008).

En segundo lugar, en paisajes de bosque fragmentado se espera que incrementos en la superficie de bosque nativo y en la heterogeneidad composicional y configuracional del paisaje aumenten la diversidad animal entre hábitats ( $\beta$ ) y en el paisaje completo ( $\gamma$ ) (Wiens 2002; Fahrig et al. 2011; Tschamntke et al. 2012). En este trabajo, a escala de paisaje la diversidad de coleópteros saproxílicos entre hábitats ( $\beta_2$ ), particularmente entre el bosque nativo y las plantaciones forestales, fue la principal fuente de diversidad  $\gamma$ . Por último, los patrones de abundancia y diversidad  $\alpha_1$  (dentro de trampas),  $\beta_1$  (entre trampas),  $\beta_2$  (entre hábitats) y  $\gamma$  del total y gremios de coleópteros saproxílicos respondieron negativamente a incrementos en la superficie de bosque nativo y positivamente a incrementos en la cantidad de algunos tipos de madera muerta en el paisaje.

Particularidades de los remanentes de bosque nativo en cuanto a condiciones ambientales (sombra, temperatura, humedad), madera muerta de calidad (e.g., troncos caídos grandes, de formas irregulares, mediana y avanzadamente descompuestos, provistos de variados microhábitats), diversidad de otros saproxílicos (e.g., hongos e invertebrados) y complejidad estructural (e.g., dosel, sotobosque y hojarasca abundantes), así como el dominio de condiciones ambientales ecotonales en los pequeños remanentes (Ranius & Kindvall 2006; Franc et al. 2007; Müller & Bütler 2010; Müller & Goßner 2010; Lassauce et al. 2011; Olsson et al. 2012; Vodka & Cizek 2013), pueden explicar la contribución del bosque nativo a la diversidad  $\beta$  y la influencia positiva de su reducida superficie sobre los patrones de abundancia y diversidad de coleópteros saproxílicos en los paisajes estudiados. Por otro lado, un incremento en la cantidad de madera muerta aumenta el número, densidad y diversifica la composición de especies saproxílicas porque significa más superficie de madera muerta y, por ende, mayor disponibilidad y continuidad de recursos, así como diversidad de hábitats de madera muerta (Økland et al. 1996; Müller & Bütler 2010; Lachat et al. 2013). Esto concuerda con la teoría de islas, que predice un número mayor de especies en islas grandes que en pequeñas (MacArthur & Wilson 1967). Lo anterior puede explicar lo encontrado en los paisajes estudiados, ya que las cantidades de los tipos de madera muerta que influyeron sobre los patrones de abundancia y diversidad de coleópteros saproxílicos, principalmente tocones, fueron mayores en los hábitats forestales exóticos, cuya superficie, además, domina el paisaje. En paisajes



forestales intensamente manejados, la influencia positiva de la cantidad de tocones sobre los organismos saproxílicos sería explicada porque en comparación a los troncos caídos concentran una mayor cantidad de madera muerta por hectárea (considerando la porción del tocón bajo tierra), perduran más tiempo y ofrecen microhábitats más singulares (Hjältén et al. 2010).

La variación de la cantidad de madera muerta entre las coberturas naturales y productivas del paisaje puede reflejar la continuidad espacial y temporal de los hábitats de madera muerta y, por ende, la conectividad y heterogeneidad funcional del paisaje para coleópteros saproxílicos (Shiegg 2000; Fahrig et al. 2011; Tschamtkke et al. 2012; Buse et al. 2016). De acuerdo a Fahrig et al. (2011), la falta de diferencia entre el bosque nativo y/o las plantaciones forestales en la cantidad de algunos tipos y diversidad de madera muerta, sugiere que tales hábitats actuarían como una misma cobertura funcional para algunas especies o grupos de especies de coleópteros saproxílicos.

El hecho que tanto las plantaciones de pino como de eucaliptus actúan como hábitats alternativos para la diversidad de coleópteros saproxílicos nativos, puede complejizar la futura conservación de la diversidad de coleópteros saproxílicos en el área de estudio. Esto debido a la creciente sustitución de las plantaciones de pino por eucaliptus y utilización de los desechos forestales como fuentes de biodiesel por las compañías forestales. Para los saproxílicos nativos, las condiciones más secas de las plantaciones de eucaliptus no sólo pueden reducir significativamente la calidad de la matriz en cuanto a la disponibilidad de madera muerta descompuesta, sino también

de los pequeños fragmentos al incrementar el efecto borde (Tscharrntke et al. 2012), más aún en las próximas décadas donde en la zona centro-sur de Chile se prevén veranos más secos producto del cambio climático. Ante esto, en los paisajes estudiados la conservación de coleópteros saproxílicos puede lograrse si en las plantaciones se mantienen cantidades de madera muerta sobre los umbrales requeridos para la sobrevivencia del mayor número posible de especies de coleópteros saproxílicos (Müller & Büttler 2010, Lachat et al. 2013); si los fragmentos de bosque nativo son mantenidos y mejorados en cuanto a disponibilidad de árboles grandes y madera muerta (e.g., enriqueciéndolos con madera muerta de pino) (Franc et al. 2007; Müller & Büttler 2010; Lassauce et al. 2011); si la cosecha de las plantaciones considera dejar paños o franjas de plantaciones adultas para que actúen como corredores entre los fragmentos de bosque nativo y plantaciones adultas de pino (Estades et al. 2012) y si se reduce la aridez de las plantaciones de eucaliptus mejorando sus condiciones de sombra, por ejemplo, facilitando el desarrollo de sotobosque de especies nativas. Además, debido a la intensa participación de los organismos saproxílicos en la descomposición de la madera y, por ende, en el ciclaje de nutrientes (Stokland et al. 2012), es necesario evaluar los servicios ecosistémicos por ellos prestados a las plantaciones forestales (e.g., reducción riesgo de incendios, aumento de los nutrientes del suelo, aumento productividad) para así lograr una mayor valoración de su diversidad por parte de las compañías forestales (Ulyshen et al. 2103 a, b, 2016)

## REFERENCIAS

- Brockerhoff E.G., L.A. Berndt & H. Jactel. 2005. Role of exotic pine forests in the conservation of the critically endangered New Zealand ground beetle *Holcaspis brevicula* (Coleoptera: Carabidae). *New Zealand Journal of Ecology*, 29(1):37-43
- Brockerhoff E.G., H. Jactel, J.A. Parrotta, C.P. Quine & J. Sayer. 2008. Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? *Biodiversity and Conservation*, 17:925-951.
- Buse J., Entling, M.H., Ranius, T., & Assmann, T. 2016. Response of saproxylic beetles to small-scale habitat connectivity depends on trophic levels. *Landscape Ecology*, 31(5):939-949.
- Estades C.F., A.A. Grez & J.A. Simonetti. 2012. Biodiversity in Monterrey pine plantations. En J.A. Simonetti, A.A. Grez, and C.F. Estades, editors. *Biodiversity conservation in agroforestry landscapes: challenges and opportunities*. Editorial Universitaria, Santiago, pp. 77-98.
- Fahrig L., J. Baudry , L. Brotons, F.G. Burel, T.O. Crist, R.J. Fuller, C. Sirami , G.M. Siriwardena & J.L. Martin. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14:101-112.

- Franc N., F. Götmark, B. Økland, B. Norden & H. Paltto. 2007. Factors and scales potentially important for saproxylic beetles in temperate mixed oak forest. *Biological Conservation*, 135:86-98.
- Gayoso J. & A. Iroumé. 1995. Impacto del manejo de plantaciones sobre el ambiente físico. *Bosque*, 16(2):3-12.
- Huber A., A. Iroumé, C. Mohr & C. Frêne. 2010. Efecto de plantaciones de *Pinus radiata* y *Eucalyptus globulus* sobre el recurso agua en la Cordillera de la Costa de la región del Biobío, Chile. *Bosque*, 3:219-230.
- Grez A.A. 2005. El valor de los fragmentos pequeños de bosque maulino en la conservación de la fauna de coleópteros epígeos. En: C. Smith-Ramirez, J. Armesto & C. Valdovinos (Eds.). *Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile, pp. 565-572.
- Hjältén J., F. Stenbacka & J. Andersson. 2010. Saproxylic beetle assemblages on low-stumps, high-stumps and logs: implications for environmental effects of stump harvest. *Forest Ecology and Management*, 260:1149-1155.
- Jonsson B.G. & J. Siitonen. 2012. Dead wood and sustainable forest management. En: Stokland, J., J. Siitonen & B.G. Jonsson, (Eds.). *Biodiversity in dead wood*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 302-337.

- Lachat T., C. Bouget, R. Bütler & J. Müller. 2013. Deadwood: quantitative and qualitative requirements for the conservation of saproxylic biodiversity In Focus – Managing Forest in Europe. pp. 92-102.
- Lassauce A., Y. Paillet, H. Jactel & C. Bouget. 2011. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecological Indicators*, 11:1027-1039.
- Lindenmayer, D.B. & R.J. Hobbs. 2004. Fauna conservation in Australian plantation forests – a review. *Biological Conservation*, 119:151-168.
- MacArthur R.H. & E.O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Müller J. & R. Bütler. 2010. A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *European Journal of Forest Research*, 129:981-992.
- Müller J. & M.M. Goßner. 2010. Three-dimensional partitioning of diversity informs state-wide strategies for the conservation of saproxylic beetles. *Biological Conservation*, 143:625-633.
- Økland B., A. Bakke, S. Hagvar & T. Kvamme. 1996. What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway. *Biodiversity and Conservation*, 5:75-100.
- Olsson J., T. Johansson, B.G. Jonsson, J.Hjältén, M. Edman & L. Ericson. 2012. Landscape and substrate properties affect species richness and community composition of saproxylic beetles. *Forest Ecology and Management*, 286:108-120.

- Oyarzún C.E. & A. Huber. 1999. Water balance in young plantations of *Eucalyptus globulus* and *Pinus radiata* in southern Chile. *Terra*, 17:35-44.
- Pawson S.M., E.G., Brockerhoff, E.D. Meenken & R.K. Didham. 2008. Non-native plantation forests as alternative habitat for native forest beetles in a heavily modified landscape. *Biodiversity and Conservation*, 17(5):1127-1148.
- Ranius T. & O. Kindvall. 2006. Modelling the amount of coarse woody debris produced by the new biodiversity-oriented silvicultural practices in Sweden. *Biological Conservation*, 119:51-59
- Vanderwel M.C., J.R. Malcolm, S.M. Smith & N. Islam. 2006. Insect community composition and trophic guild structure in decaying logs from eastern Canadian pine-dominated forests. *Forest Ecology and Management*, 225:190-199.
- Schiegg K. 2000. Are there saproxylic beetle species characteristic of high dead wood connectivity? *Ecography*, 23:579-587.
- Simonetti J.A., A.A. Grez & C.F. Estades. 2013. Providing habitat for native mammals through understory enhancement in forestry plantations. *Conservation Biology*, 27:1117-1121.
- Stokland J.N., J. Siitonen & B.J. Jonsson (Eds.), 2012. Biodiversity in dead wood. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 509 pp.
- Tscharntke T., J. Tylianaskis, T.Rand, R.K. Didham, L. Fahrig, P. Batary, J. Bengtsson, Y. Clough, T.Crist, C. Dormann, R.Ewers, R.Holt, A.Holzschuh, A.Klein, C. Kremen, D.Landis, B.Laurance,

- D.Lindenmayer, C. Scherber, N. Sodhi, I. Steffan-Dewenter, C. Thies, W. vander Putten, C. Westphal, J. Freund & D. Kleijn. 2012. Landscape modulation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87:661-685.
- Ulyshen M.D. 2013. Strengthening the case for saproxylic arthropod conservation: a call for ecosystem services research. *Insect Conservation and Diversity*, 6:93-395.
- Ulyshen M.D. & T.L. Wagner. 2013. Quantifying arthropod contributions to wood decay. *Methods in Ecology and Evolution*, 4:345-352.
- Ulyshen, M.D. 2016. Wood decomposition as influenced by invertebrates. *Biological Review*, 91:70-85.
- Vodka, S. & L. Cizek. 2013. The effects of edge-interior and understorey-canopy gradients on the distribution of saproxylic beetles in a temperate lowland forest. *Forest Ecology and Management*, 304:33-41.
- Webb A., C.M. Buddle, P.Drapeau & M. Saint-Germain. 2008. Use of remnant boreal forest habitats by saproxylic beetle assemblages in even-aged managed landscapes. *Biological Conservation*, 815-826.
- Wiens J.A. 2002. Central concepts and issues of landscape ecology. Pp. 3–21. En: Gutzwiller K.J. *Applying Landscape Ecology in Biological Conservation*, (ed.). Springer, New York.

## CONCLUSIONES GENERALES

Este estudio provee evidencia que en paisajes de bosque nativo fragmentado rodeado por plantaciones forestales de exóticas, los desechos forestales disponibles en las plantaciones, principalmente en las de pino, mantienen al igual que la madera nativa un ensamble rico y abundante de coleópteros saproxílicos, pero composicionalmente diferente. Además los patrones de riqueza, abundancia, composición taxonómica y estructura trófica de los ensambles coleópteros saproxílicos en respuesta a la posición y descomposición de la madera muerta son similares tanto en el bosque nativo y plantaciones de pino como en las de eucaliptus. En todos los hábitats la riqueza y abundancia incrementan con la descomposición, dominando los xilófagos en los estados tempranos de descomposición y los polífagos, saprófagos, depredadores, micófagos, saproxilófagos y xilomicófagos en los estados intermedios y tardíos.

A escala de paisaje, la diversidad entre hábitats ( $\beta_2$ ) fue la que más contribuyó a la diversidad del paisaje ( $\gamma$ ) del total y de los principales gremios de coleópteros saproxílicos (i.e., depredadores, micófagos, saproxilófagos, xilófagos y xilomicófagos) y fue principalmente explicada por el recambio de especies entre el bosque nativo y los hábitats forestales exóticos, mientras que los patrones de abundancia y diversidad del total y depredadores, saproxilófagos y xilomicófagos son principalmente modulados por la reducida área de bosque nativo y la cantidad de algunos tipos madera muerta.



En este estudio enfatizo que para conservar la diversidad de coleópteros saproxílicos en paisajes de bosque fragmentado rodeado por plantaciones forestales de exóticas no solo es necesario mejorar la cantidad y calidad de la madera muerta en las plantaciones, sino también mantener los remanentes de bosque nativo y mejorar su conectancia, así como la de las plantaciones de pino adultas en todo momento, especialmente durante la post cosecha y juventud de las plantaciones.

# ANEXOS



Cupedidae	<i>Prolixocarpus latrellii</i> (Solier, 1849)	28	Pd	15	1	0	0	4	0	20	6	2	1	1	17	1	28	10	1	1	0	1	0	12	16	13
Elatenidae	<i>Alyma lawlerae</i> Arias, 2004	29	Pd	8	32	33	0	12	11	96	1	10	19	1	15	12	58	0	34	25	0	3	7	16	87	
Elatenidae	<i>Alyma pallipes</i> (Solier, 1851)	30	Pd	3	5	7	0	3	7	25	0	4	1	0	0	0	5	0	4	1	0	10	0	3	7	15
Elatenidae	<i>Alyma shapiloi</i> Arias, 2004	31	Pd	0	5	10	1	5	6	27	0	6	6	0	0	0	12	0	4	10	0	9	5	5	28	
Elatenidae	<i>Deromecus melanurus</i> Fleutiaux, 1907	32	Pd	1	2	0	0	0	0	3	0	0	1	0	0	0	1	0	0	4	0	1	0	14		
Elatenidae	<i>Gabyrella attenuata</i> (Solier, 1851)	33	Pd	0	1	1	0	0	1	3	0	0	1	0	0	0	1	0	0	5	3	0	0	8		
Elatenidae	<i>Deromecus filicomis</i> Solier, 1851	34	Pd	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Elatenidae	<i>Deromecus</i> sp. 1	35	Pd	3	5	3	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	3		
Elatenidae	<i>Lyyrella suturalis</i> (Candèze, 1865)	36	Pd	1	11	14	0	6	3	35	0	4	6	1	5	4	20	3	5	13	0	7	9	37		
Elatenidae	<i>Mecothorax valparaisensis</i> Arias, 2007	37	Pd	6	1	3	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2		
Elatenidae	<i>Mecothorax</i> sp. 1	38	Pd	0	2	1	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	6	15	0	0	0	24		
Elatenidae	<i>Pseudoderomecus fairmairei</i> (Candèze, 1878)	39	Pd	0	1	3	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	4		
Elatenidae	<i>Pseudoderomecus</i> sp. 1	40	Pd	1	13	2	0	0	0	16	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	4		
Elatenidae	<i>Dilobitarvus viticolis</i> (Fairmaire & Germain, 1860b)	41	Pd	3	17	21	1	16	4	62	0	6	9	0	10	3	28	0	4	6	0	7	8	25		
Elatenidae	<i>Anaspasis parallela</i> (Solier, 1851)	42	Pd	1	15	34	1	6	13	70	0	0	0	0	0	0	0	0	11	11	0	7	6	35		
Histenidae	<i>Phelister vibius</i> Marsaul, 1861	43	Pd	7	32	13	1	15	12	80	0	8	22	0	0	0	30	0	22	18	0	6	8	54		
Staphylinidae	<i>Sciacharis</i> sp. 1	44	Pd	5	16	6	0	0	1	28	0	0	0	0	4	0	4	14	20	6	0	0	0	40		
Staphylinidae	<i>Sciacharis</i> sp. 2	45	Pd	2	2	6	1	2	0	13	0	0	0	0	0	0	0	3	10	1	0	0	0	14		
Staphylinidae	<i>Sciacharis</i> sp. 3	46	Pd	2	1	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	12	6	0	0	2	23		
Staphylinidae	<i>Sciacharis</i> sp. 4	47	Pd	1	0	2	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	3		
Staphylinidae	<i>Sciacharis</i> sp. 5	48	Pd	5	0	2	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1		
Staphylinidae	<i>Blepharhymenus</i> sp. 1	49	Pd	4	5	10	0	1	1	21	0	0	7	0	0	0	10	2	10	11	0	0	0	23		
Staphylinidae	<i>Oxypoda andigena</i> (Schneppeltz, 1972b)	50	Pd	15	14	0	0	1	0	30	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	2		
Staphylinidae	<i>Dasymera cordilleræ</i> (Fauvel, 1866a)	51	Pd	4	1	4	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	4		
Staphylinidae	<i>Phloeopora newtoni</i> (Paca, 1999g)	52	Pd	3	14	1	0	5	0	23	0	0	0	0	0	0	0	2	15	23	0	0	0	40		
Staphylinidae	<i>Spaniöda pseudospectrum</i> Pace, 1999g	53	Pd	13	44	54	0	7	13	131	0	10	29	0	12	11	62	4	26	40	0	0	6	76		
Staphylinidae	<i>Spaniöda spectrum</i> (Fauvel, 1866a)	54	Pd	1	4	9	0	0	2	16	2	0	3	0	0	5	0	0	20	22	0	0	0	42		
Staphylinidae	<i>Tomocoryphusa pecaorum</i> (Paca, 1987)	55	Pd	11	6	18	0	8	21	64	1	17	15	0	17	10	60	1	0	3	0	0	0	4		
Staphylinidae	<i>Anocales virilis</i> Pace, 1999g	56	Pd	11	16	21	2	6	9	65	0	8	12	0	6	13	39	3	19	14	0	4	8	48		
Staphylinidae	<i>Gastrothopalus elegans</i> Solier, 1849	57	Pd	0	7	9	0	0	0	16	0	0	0	0	0	0	0	0	6	1	0	0	0	16		
Staphylinidae	<i>Teratanytoma newtoni</i> Pace, 1999g	58	Pd	1	1	1	0	8	1	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Staphylinidae	<i>Ahmeta obscuripennis</i> (Solier, 1849)	59	Pd	15	46	28	0	10	6	105	0	3	3	0	4	2	12	1	38	53	0	6	0	98		
Staphylinidae	<i>Leptoglossula arucana</i> Pace, 1999g	60	Pd	50	67	50	4	18	20	209	1	25	50	0	14	20	110	5	33	32	0	0	0	70		
Staphylinidae	<i>Ischnothina newtoni</i> Pace, 1999g	61	Pd	1	0	4	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	3		
Staphylinidae	<i>Leptusa parallela</i> (Fairmaire & Germain, 1862)	62	Pd	22	4	16	3	2	7	54	0	21	20	0	11	4	56	2	5	14	0	0	0	21		
Staphylinidae	<i>Plesiomacra hispidula</i> (Fauvel, 1866a)	63	Pd	15	66	27	0	25	18	151	0	21	47	0	17	21	106	4	28	80	0	8	22	142		

Staphylinidae	64	Pd	1	2	1	0	0	0	4	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18	
Staphylinidae	65	Pd	1	1	3	0	0	0	5	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	
Staphylinidae	66	Pd	2	12	6	0	7	9	36	0	5	11	0	6	9	31	0	7	9	0	6	10	32	0	0	0	32	
Staphylinidae	67	Pd	3	2	15	0	3	7	30	0	11	26	0	0	0	37	0	3	17	0	0	0	20	0	0	0	20	
Staphylinidae	68	Pd	15	6	0	0	13	4	38	13	23	0	0	17	0	53	0	14	1	0	2	14	31	0	0	0	31	
Staphylinidae	69	Pd	0	0	0	1	8	9	18	1	34	0	0	11	10	56	0	3	2	0	0	0	5	0	0	0	5	
Staphylinidae	70	Pd	0	1	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	
Staphylinidae	71	Pd	2	1	1	0	8	14	26	3	24	0	0	13	0	40	0	4	5	0	0	0	9	0	0	0	9	
Staphylinidae	72	Pd	3	6	6	0	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0	3	3	2	0	0	0	8	0	0	0	8	
Staphylinidae	73	Pd	2	6	10	0	0	0	18	0	1	1	0	0	0	2	12	5	3	0	0	0	20	0	0	0	20	
Staphylinidae	74	Pd	0	10	17	0	6	6	39	0	9	19	0	5	12	45	0	20	31	0	8	10	69	0	0	0	69	
Staphylinidae	75	Pd	0	0	1	1	2	5	9	0	0	3	0	1	2	6	0	5	9	0	0	4	18	0	0	0	18	
Staphylinidae	76	Pd	0	6	10	1	7	9	33	0	11	12	0	7	9	39	0	22	16	0	2	8	48	0	0	0	48	
Staphylinidae	77	Pd	2	6	8	0	6	7	29	0	5	14	0	2	7	28	0	6	16	0	6	8	36	0	0	0	36	
Staphylinidae	78	Pd	0	4	5	0	1	1	11	0	0	0	0	0	0	0	0	9	4	0	0	13	0	0	0	13		
Staphylinidae	79	Pd	5	1	11	0	2	1	20	0	0	8	0	0	0	8	0	2	0	0	0	2	0	0	0	0	2	
Staphylinidae	80	Pd	1	17	13	7	9	17	64	0	1	11	0	7	11	30	1	44	62	0	0	0	107	0	0	0	107	
Staphylinidae	81	Pd	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	3	
Staphylinidae	82	Pd	8	22	19	0	1	9	59	0	1	32	0	13	22	68	0	5	3	0	0	0	8	0	0	0	8	
Staphylinidae	83	Pd	0	5	5	0	2	0	12	0	0	1	0	0	0	1	4	23	21	0	0	0	48	0	0	0	48	
Staphylinidae	84	Pd	0	4	9	0	0	0	13	0	0	1	0	0	3	4	0	2	0	0	0	2	0	0	0	2	2	
Staphylinidae	85	Pd	35	38	26	0	0	3	102	0	0	0	0	0	0	0	9	6	0	0	3	12	30	0	0	0	30	
Staphylinidae	86	Pd	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	
Staphylinidae	87	Pd	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	
Staphylinidae	88	Pd	3	7	10	0	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	
Staphylinidae	89	Pd	0	1	3	0	0	2	3	0	3	10	0	1	9	23	0	30	42	0	0	2	74	0	0	0	74	
Staphylinidae	90	Pd	0	1	3	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	8	4	0	0	12	0	0	0	12	12	
Staphylinidae	91	Pd	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	3	1	0	0	5	0	0	0	5	5	
Staphylinidae	92	Pd	1	2	1	0	0	0	4	0	1	2	0	0	0	3	0	1	3	0	0	0	4	0	0	0	4	4
Staphylinidae	93	Pd	6	4	5	0	0	0	15	0	1	1	0	0	2	1	4	4	0	4	0	4	17	0	0	0	17	17
Staphylinidae	94	Pd	1	3	1	0	9	2	16	0	4	5	0	2	0	11	0	3	5	0	0	6	14	0	0	0	14	14
Staphylinidae	95	Pd	8	5	6	0	0	0	19	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	2	2
Staphylinidae	96	Pd	0	2	0	7	12	24	45	0	7	24	3	2	16	52	0	51	36	0	2	0	89	0	0	0	89	





Ptinidae	<i>Hadrobregmus spinolae</i> Solier, 1849	167	XI	6	2	0	2	0	2	0	0	0	10	10	6	0	0	5	0	0	0	0	11	0	0	0	6	0	0	6	0	0	25
Ptinidae	<i>Hadrobregmus</i> sp. 1	168	XI	15	0	0	12	2	0	0	0	29	22	1	0	0	9	2	0	0	0	34	12	1	1	11	0	0	0	0	0	25	
Ptinidae	<i>Hadrobregmus</i> sp. 2	169	XI	1	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	3	2	0	0	0	5	0	0	0	0	0	7	
Ptinidae	<i>Stichtopychus</i> sp. 1	170	XI	9	0	0	6	0	0	0	15	5	0	0	0	6	0	1	0	0	12	20	8	0	10	5	0	0	0	0	0	43	
Ptinidae	<i>Calymmadenus sublineatus</i> Pic, 1904	171	XI	4	0	0	16	0	0	0	20	9	0	0	0	3	0	0	0	0	12	2	0	0	0	5	0	0	0	0	0	7	
Ptinidae	<i>Calymmadenus sericeus</i> Pic, 1923	172	XI	0	0	0	6	0	0	6	8	0	0	0	6	0	0	0	0	0	14	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	3	
Ptinidae	<i>Xyltinus</i> sp. 1	173	XI	3	0	0	3	0	0	0	6	4	0	0	2	0	0	0	0	0	6	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	
Cerambycidae	<i>Acanthodera cummingi</i> Hope, 1833	174	Sx	0	43	86	0	10	10	10	149	0	15	22	0	9	7	53	0	0	0	0	0	92	67	0	11	21	191	191	191		
Curculionidae	<i>Gayus elegans</i> (Blanchard, 1851)	175	Sx	1	4	3	1	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	3	3	3		
Curculionidae	<i>Lembodes albofignatus</i> Chevrolat, 1879	176	Sx	7	9	14	19	8	5	62	4	4	4	5	1	3	0	17	11	5	9	0	0	0	0	4	5	18	52	52	52		
Curculionidae	" <i>Acalles</i> " sp. 1	177	Sx	2	0	4	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Curculionidae	" <i>Acalles</i> " sp. 2	178	Sx	8	15	10	0	0	0	33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	31	0	0	0	0	0	0	48	
Curculionidae	" <i>Acalles</i> " sp. 3	179	Sx	1	6	3	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	1	1	1	0	0	1	12	12	12	
Curculionidae	" <i>Acalles</i> " sp. 4	180	Sx	0	1	0	3	0	0	4	6	4	4	4	0	0	1	15	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	2	2	
Curculionidae	" <i>Acalles</i> " sp. 5	181	Sx	4	4	1	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	1	16	10	0	0	10	0	0	11	8	0	4	4	4	4	
Curculionidae	" <i>Acalles</i> " sp. 6	182	Sx	1	0	1	1	0	0	3	6	5	4	0	0	0	0	17	0	0	0	1	0	0	2	0	1	4	7	7	7	7	
Curculionidae	" <i>Acalles</i> " sp. 7	183	Sx	6	18	2	0	4	0	30	0	0	0	0	1	0	1	40	39	11	4	4	4	4	22	14	4	94	94	94	94		
Curculionidae	" <i>Acalles</i> " sp. 8	184	Sx	14	9	13	0	7	1	44	3	4	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	2	0	0	0	0	32	
Curculionidae	" <i>Acalles</i> " sp. 9	185	Sx	0	1	2	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Curculionidae	" <i>Acalles</i> " sp. 10	186	Sx	0	1	2	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Curculionidae	" <i>Acalles</i> " sp. 11	187	Sx	5	7	12	0	0	0	24	0	1	0	0	0	1	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	2	
Curculionidae	" <i>Acalles</i> " sp. 12	188	Sx	1	2	0	0	0	1	4	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	2	
Curculionidae	" <i>Acalles</i> " sp. 13	189	Sx	1	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	2	2	0	1	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0	2	
Curculionidae	" <i>Acalles</i> " sp. 14	190	Sx	18	17	26	0	0	0	61	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	4	
Curculionidae	" <i>Acalles</i> " sp. 15	191	Sx	0	1	1	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Curculionidae	" <i>Acalles</i> " sp. 16	192	Sx	0	1	9	0	4	0	14	2	2	1	5	18	8	36	0	1	5	0	1	5	0	1	1	0	0	0	0	0	2	
Curculionidae	" <i>Acalles</i> " sp. 17	193	Sx	3	5	0	0	0	0	8	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	5	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	6
Curculionidae	" <i>Acalles</i> " sp. 18	194	Sx	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	2	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2
Curculionidae	" <i>Acalles</i> " sp. 19	195	Sx	15	24	26	10	9	7	91	0	4	2	0	0	1	1	0	7	39	33	33	25	25	19	23	5	144	144	144	144		
Curculionidae	" <i>Acalles</i> " sp. 20	196	Sx	1	1	0	0	7	1	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	
Curculionidae	" <i>Acalles</i> " sp. 21	197	Sx	0	1	0	0	8	0	9	0	0	0	2	1	0	3	4	0	0	3	6	4	2	5	2	1	1	1	1	1	20	
Curculionidae	" <i>Acalles</i> " sp. 22	198	Sx	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Curculionidae	" <i>Acalles</i> " sp. 23	199	Sx	2	8	8	0	0	0	18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	3	
Curculionidae	" <i>Acalles</i> " sp. 24	200	Sx	44	39	21	0	6	1	111	14	49	23	1	21	4	112	85	58	58	62	62	0	0	0	0	0	0	1	206	206	206	
Curculionidae	" <i>Acalles</i> " sp. 25	201	Sx	5	13	8	0	0	0	26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lucanidae	<i>Enchilus vitatus</i> (Eschscholtz, 1822)	202	Sx	27	27	3	0	12	6	75	0	25	1	1	17	8	52	8	12	12	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Lucanidae	<i>Enchilus brevicollis</i> Benesh, 1956	203	Sx	16	35	8	0	9	7	75	0	14	2	0	11	1	28	8	44	44	4	4	4	4	0	0	0	0	0	0	0	0	68





	Pinidae	<i>Ascutoleca unistrata</i> White, 1974	239	Xm	1	8	17	11	5	0	42	0	12	4	0	9	4	29	0	2	1	17	4	2	26	
	Pinidae	<i>Ascutoleca aff. pubiventris</i> Lesne, 1912	240	Xm	2	2	6	10	1	0	21	0	0	0	0	2	2	4	0	6	3	0	0	0	9	
	Pinidae	<i>Byrrhodes bimaculatus</i> (Philippi, 1864)	241	Xm	0	1	5	7	16	21	50	1	21	11	1	15	13	62	4	2	0	1	17	9	33	
	Pinidae	<i>Caenocara humeralis</i> White, 1974	242	Xm	2	0	4	0	4	13	23	0	9	7	0	1	2	19	0	0	4	0	5	6	15	
	Pinidae	<i>Caenocara nigrum</i> (Philippi, 1864)	243	Xm	1	17	22	1	1	7	49	0	3	3	1	1	1	9	15	18	11	0	3	2	49	
	Pinidae	<i>Pinus sp. 1</i>	244	Xm	3	7	3	0	0	0	13	0	2	7	0	6	9	24	0	4	2	0	5	8	19	
	Pinidae	<i>Pinus sp. 2</i>	245	Xm	1	32	26	0	0	3	62	0	1	1	0	4	4	10	0	8	7	0	0	4	19	
	Pinidae	<i>Pinus sp. 3</i>	246	Xm	3	10	18	0	0	1	32	0	0	0	0	1	1	5	10	6	12	0	5	1	34	
	Pinidae	<i>Pinus sp. 4</i>	247	Xm	6	12	7	0	0	2	27	0	1	3	0	0	3	7	7	1	2	5	0	4	12	
	Salpingidae	<i>Vincenzellus frigidus</i> (Fairmaire & Germain 1883)	248	Xm	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0	3	5	13
	Scrapitidae	<i>Nemacerus inaequalis</i> Solier, 1849	249	Xm	1	3	3	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	1	4
	Sphindidae	<i>Protosphindus bellus</i> Burakowski & Slijinski, 1987	250	Xm	35	27	27	0	17	0	106	11	17	9	0	8	8	53	59	80	94	0	18	53	304	
	Sphindidae	<i>Protosphindus chilensis</i> Sen Gupta & Crowson, 1979	251	Xm	40	32	34	0	22	0	128	26	63	22	0	14	15	140	37	98	91	0	22	25	273	
	Tenebrionidae	<i>Heliofugus impressus cribrocephalus</i> Freude, 1960	252	Xm	61	88	31	11	50	29	270	65	63	18	10	34	29	219	153	117	9	0	44	13	336	
	Tenebrionidae	<i>Heliofugus impressus impressus</i> Guénin, 1834	253	Xm	2	0	0	0	1	1	4	0	0	4	0	0	2	6	3	8	10	0	6	1	28	
	Tenebrionidae	<i>Heliofugus sp. 1</i>	254	Xm	2	2	0	0	2	1	7	1	1	1	0	2	1	6	9	5	0	0	0	0	14	
	Zopheridae	<i>Synchlita sp. 1</i>	255	Xm	5	4	6	0	2	1	18	1	0	1	0	2	1	5	1	1	0	1	0	0	2	
	Zopheridae	<i>Pristodermus flexuosus</i> (Solier, 1849)	256	Xm	30	25	10	2	8	2	77	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	4	
	Zopheridae	<i>Notocoxelus angustata</i> (Solier, 1851)	257	Xm	63	71	77	1	43	35	290	82	45	3	8	46	46	230	141	266	25	0	44	18	494	
	Zopheridae	<i>Notocoxelus sp. 1</i>	258	Xm	20	29	18	10	11	11	99	19	22	6	1	11	10	69	51	59	12	0	36	14	172	
	Zopheridae	<i>Pycnomerus germaini</i> Pope, 1955	259	Xm	5	3	3	0	2	0	13	0	0	1	0	4	4	9	0	0	1	0	0	0	1	
	Total abundance		1601	2827	2715	264	915	990	9312	490	1172	1195	135	930	843	4765	1346	2875	2538	234	831	909	8733			
	Total richness		188	210	209	60	128	135	251	52	112	128	37	111	108	178	107	189	207	34	103	109	247			

**Tabla 2.** Riqueza y abundancia de coleópteros saproxílicos encontradas en los distintos tipos de madera muerta disponibles en el bosque nativo, plantaciones de eucaliptus y pino. Gremios. Pl: polífagos, Sp: saprófagos, Pd: depredadores, Mc: micófagos, Sx: sáproxilófagos, Xl: xilófagos, Xm: xilomícófagos. Bn: Bosque nativo, Ppa: Plantaciones de pino adultas, Ppj: Plantaciones de pino jóvenes, Ppc: Plantaciones de pino cosechadas, Pea: Plantaciones de eucaliptus adultas.

Familia	Especie	Gremios	Bn	Ppa	Pea	Ppj	Ppc	Total
Anthicidae	<i>Anthicus melanurus</i> Fairmaire & Germain, 1863	Pl	10	0	0	0	0	10
Anthicidae	<i>Anthicus</i> sp. 1	Pl	1	24	7	0	0	32
Anthicidae	<i>Ischropalpus testaceoguttatus</i> (Fairmaire & Germain, 1863)	Pl	0	4	0	23	3	30
Anthicidae	<i>Protoanthicus marziae</i> Moore & Vidal, 2006	Pl	37	49	8	3	0	97
Anthicidae	"Tomoderus" sp. 1	Pl	88	106	39	5	4	242
Dermestidae	<i>Trogoderma variegatum</i> (Solier, 1849)	Pl	10	0	1	0	0	11
Dermestidae	<i>Trogoderma vicinum</i> (Solier, 1849)	Pl	5	5	0	0	1	11
Dermestidae	<i>Trogoderma</i> sp. 1	Pl	12	20	1	0	0	33
Trogossitidae	<i>Acalanthis quedrignatus</i> Erichson, 1842	Pl	4	0	0	0	0	4
Adenidae	<i>Dasytomorphus</i> sp. 1	Sp	7	6	3	0	1	17
Archeocrypticidae	<i>Enneboeus patagonicus</i> (Kaszab, 1964)	Sp	28	59	1	1	1	90
Tenebrionidae	<i>Apocrypha</i> sp. 1	Sp	18	16	34	3	0	71
Tenebrionidae	<i>Hexagonochilus tuberculatus</i> Germain, 1855	Sp	23	23	62	4	4	116
Tenebrionidae	<i>Nycternus abdominalis</i> Eschscholtz, 1829	Sp	0	1	14	0	0	15
Tenebrionidae	<i>Scotobius</i> sp. 1	Sp	2	0	0	1	0	3
Tenebrionidae	<i>Gyrasidia fernandoi</i> Flores y Vidal, 2007	Sp	24	2	0	0	3	29
Carabidae	<i>Apterodromites</i> sp. 1	Dp	6	17	1	0	0	24
Carabidae	<i>Axinopalpus humeralis</i> (Solier, 1849)	Dp	0	0	3	0	0	3
Carabidae	<i>Axinopalpus</i> sp. 1	Dp	6	4	0	0	0	10
Carabidae	<i>Ceroglossus chilensis fallaciosus</i> Kraatz, 1880	Dp	183	203	121	0	0	507
Carabidae	<i>Chaodoirina nigrofasciata</i> (Solier, 1849)	Dp	4	0	0	0	2	6

Carabidae	<i>Cyanotarsus andinus</i> (Germain, 1855)	Dp	385	387	150	81	2	1005
Carabidae	<i>Falsodromius erythropus</i> (Solier, 1849)	Dp	0	1	2	0	0	3
Carabidae	<i>Melius gigas</i> Straneo, 1951	Dp	0	0	0	1	0	1
Carabidae	<i>Melius</i> sp. 1	Dp	1	0	0	1	0	2
Carabidae	<i>Melius</i> sp. 2	Dp	1	0	0	0	0	1
Carabidae	<i>Mimodromites nigrotesticatus</i> (Solier, 1849)	Dp	419	160	24	0	2	605
Carabidae	<i>Mimodromites opacicollis</i> Chaudoir, 1876	Dp	1	7	0	0	2	10
Carabidae	<i>Nemaglossa brevis</i> Solier, 1849	Dp	5	0	0	0	0	5
Carabidae	<i>Ogmopleura</i> sp. 1	Dp	24	48	6	0	0	78
Carabidae	<i>Parhyppates chalybicolor</i> (Chaudoir, 1835)	Dp	11	8	0	0	0	19
Carabidae	<i>Parhyppates extenuatus</i> (Tschitscherfne, 1900)	Dp	4	11	0	0	0	15
Carabidae	<i>Parhyppates rufipalpis</i> (Curtis, 1839)	Dp	4	5	0	0	0	9
Carabidae	<i>Parhyppates</i> sp. 1	Dp	0	3	2	0	0	5
Carabidae	<i>Tetragonoderus virtidis</i> Dejéan, 1831	Dp	4	7	18	10	3	42
Carabidae	<i>Trechisibus</i> sp. 1	Dp	9	0	11	1	0	21
Carabidae	<i>Tritannatus stratala</i> (Fabricius, 1775)	Dp	2	0	0	0	0	2
Cleridae	<i>Neogyponyx impressus</i> (Spinola, 1849)	Dp	0	4	0	7	4	15
Cupedidae	<i>Prolixocupes latreillei</i> (Solier, 1849)	Dp	0	3	6	0	0	9
Elaenidae	<i>Agristes</i> sp. 1	Dp	4	0	0	2	0	6
Elaenidae	<i>Agristes</i> sp. 2	Dp	15	0	0	0	0	15
Elaenidae	<i>Alyma lawlerae</i> Arias, 2004	Dp	59	58	7	1	6	131
Elaenidae	<i>Alyma pallipes</i> (Solier, 1851)	Dp	50	33	7	0	0	90
Elaenidae	<i>Alyma shapiro'i</i> Arias, 2004	Dp	6	16	0	1	0	23
Elaenidae	<i>Anaspasis parallela</i> (Solier, 1851)	Dp	0	1	0	0	0	1
Elaenidae	<i>Aphricus</i> sp. 1	Dp	3	0	0	1	0	4
Elaenidae	<i>Cardiophorinae</i> Gn sp. 1	Dp	3	0	0	0	0	3
Elaenidae	<i>Deromecus filicomis</i> Solier, 1851	Dp	8	0	1	0	0	9
Elaenidae	<i>Deromecus melanurus</i> Fleutiaux, 1907	Dp	1	2	0	0	0	3

Eliateridae	<i>Deromecus</i> sp.1	Dp	1	0	0	2	0	0	3
Eliateridae	<i>Dilobitarsus vitticollis</i> (Fairmaire & Germain, 1860b)	Dp	10	9	4	3	4	4	30
Eliateridae	<i>Gabyella attenuata</i> (Solier, 1851)	Dp	1	2	0	3	1	7	7
Eliateridae	<i>Lynyella suturalis</i> (Candèze, 1865)	Dp	1	3	0	0	0	4	4
Eliateridae	<i>Mecothorax</i> sp.1	Dp	7	10	38	3	5	63	63
Eliateridae	<i>Mecothorax valparensis</i> Arias, 2007	Dp	3	0	0	0	0	3	3
Eliateridae	<i>Pomachilius</i> sp.1	Dp	8	0	0	0	0	8	8
Eliateridae	<i>Pseudoderomecus fairmairei</i> (Candèze, 1878)	Dp	1	1	1	0	2	5	5
Eliateridae	<i>Pseudoderomecus</i> sp.1	Dp	4	36	35	0	0	75	75
Eliateridae	<i>Eliateridae</i> Gn sp.2	Dp	2	2	0	0	0	4	4
Eliateridae	<i>Eliateridae</i> Gn sp.3	Dp	2	1	0	0	2	5	5
Eliateridae	<i>Eliateridae</i> Gn sp.4	Dp	5	0	0	0	0	5	5
Eliateridae	<i>Eliateridae</i> Gn sp.5	Dp	2	0	0	0	0	2	2
Histeridae	<i>Phelystier vibius</i> Marseul, 1861	Dp	2	3	0	0	0	5	5
Phengodidae	<i>Mastinocerus</i>	Dp	1	0	1	0	0	2	2
Phengodidae	<i>Mastinocerus nigriceps</i> Wittmer, 1963	Dp	1	27	9	0	4	41	41
Phengodidae	<i>Mastinocerus</i> sp.1	Dp	9	11	0	0	0	20	20
Phengodidae	<i>Mastinomorphus obscurior</i> Wittmer, 1986	Dp	35	1	0	0	0	36	36
Staphylinidae	<i>Achillia</i> sp.1	Dp	3	0	0	0	0	3	3
Staphylinidae	<i>Achillia</i> sp.2	Dp	0	1	6	0	0	7	7
Staphylinidae	<i>Achillia</i> sp.3	Dp	5	0	0	0	0	5	5
Staphylinidae	<i>Achillia</i> sp.4	Dp	16	5	3	0	0	24	24
Staphylinidae	<i>Achillia</i> sp.5	Dp	1	6	1	0	0	8	8
Staphylinidae	<i>Aleocharinae</i> Gn sp.1	Dp	18	23	20	0	4	65	65
Staphylinidae	<i>Aleocharinae</i> Gn sp.2	Dp	5	11	2	3	0	21	21
Staphylinidae	<i>Aleocharinae</i> Gn sp.3	Dp	89	72	10	14	12	197	197
Staphylinidae	<i>Aleocharinae</i> Gn sp.4	Dp	2	0	0	0	0	2	2
Staphylinidae	<i>Aleocharinae</i> Gn sp.5	Dp	26	3	1	0	0	30	30
Staphylinidae	<i>Aleocharinae</i> Gn sp.7	Dp							

Staphylinidae	Aleocharinae Gn sp. 8	Dp	5	0	0	0	0	0	0	5
Staphylinidae	Aleocharinae Gn sp. 9	Dp	3	0	0	0	0	0	0	3
Staphylinidae	Aleocharinae Gn sp. 10	Dp	0	0	0	0	1	2	3	3
Staphylinidae	Aleocharinae Gn sp. 12	Dp	7	47	2	3	3	3	62	62
Staphylinidae	Aleocharinae Gn sp. 13	Dp	4	0	0	0	0	0	4	4
Staphylinidae	Aleocharinae Gn sp. 14	Dp	4	4	1	0	0	0	9	9
Staphylinidae	Aleocharinae Gn sp. 15	Dp	5	0	0	0	0	0	5	5
Staphylinidae	Aleocharinae Gn sp. 16	Dp	1	1	0	0	0	0	2	2
Staphylinidae	Aleocharinae Gn sp. 17	Dp	7	0	0	0	0	0	7	7
Staphylinidae	<i>Allioptelinus negriceps</i> (Fauvel, 1867b)	Dp	17	2	0	0	0	0	19	19
Staphylinidae	<i>Amocæta</i> sp. 1	Dp	17	0	0	0	0	0	17	17
Staphylinidae	<i>Amocæta virilis</i> Pace, 1999g	Dp	88	62	17	0	3	3	170	170
Staphylinidae	<i>Atheta</i> sp. 1	Dp	956	642	260	21	18	1896	1896	1896
Staphylinidae	<i>Atheta</i> sp. 2	Dp	13	2	1	0	2	18	18	18
Staphylinidae	<i>Auxenocerus</i> sp. 1	Dp	16	13	14	6	5	54	54	54
Staphylinidae	<i>Biblioplectopsis chilensis</i> Jeannel, 1962a	Dp	16	3	0	0	0	19	19	19
Staphylinidae	<i>Bledius</i> sp. 1	Dp	5	0	0	0	0	5	5	5
Staphylinidae	<i>Blepharhymenus</i> sp. 1	Dp	3	0	0	0	0	3	3	3
Staphylinidae	<i>Bryoporus</i> sp. 1	Dp	8	11	2	0	0	21	21	21
Staphylinidae	<i>Caligna</i> sp. 1	Dp	4	0	0	0	0	4	4	4
Staphylinidae	<i>Carpelinius</i> sp. 1	Dp	3	0	0	0	0	3	3	3
Staphylinidae	<i>Chelocolpus</i> sp. 1	Dp	5	7	0	0	0	12	12	12
Staphylinidae	<i>Chrestomera</i> sp. 1	Dp	86	11	2	3	2	104	104	104
Staphylinidae	<i>Dalmiastes</i> sp. 1	Dp	9	10	7	0	0	26	26	26
Staphylinidae	<i>Dasymera cordilleræ</i> (Fauvel, 1866a)	Dp	19	9	1	1	0	30	30	30
Staphylinidae	<i>Echastor depressus</i> (Solier, 1849)	Dp	0	3	0	0	0	3	3	3
Staphylinidae	<i>Endeius punctipennis</i> (Solier, 1849)	Dp	0	2	0	1	0	3	3	3
Staphylinidae	<i>Gastrothropalus elegans</i> Solier, 1849	Dp	34	3	0	0	0	37	37	37



Staphylinidae	<i>Paractium</i> sp. 2	Dp	1	1	0	0	0	0	1	3
Staphylinidae	<i>Paractium</i> sp. 3	Dp	0	2	0	0	0	0	0	2
Staphylinidae	<i>Paractium</i> sp. 1	Dp	1	8	0	0	0	0	0	9
Staphylinidae	<i>Paracnini</i> Gn sp. 1	Dp	0	1	0	0	0	0	0	1
Staphylinidae	<i>Philonthellus fulvicollis</i> Fairmaire & Germain, 1862)	Dp	10	2	0	0	3	0	0	15
Staphylinidae	<i>Phloeopora newtoni</i> (Pace, 1999g)	Dp	80	12	27	0	0	0	0	119
Staphylinidae	<i>Platylectus</i> sp. 1	Dp	6	0	0	0	0	0	0	6
Staphylinidae	<i>Plesiomalida hispidula</i> (Fauvel, 1866a)	Dp	1900	712	460	57	12	3141		
Staphylinidae	<i>Polylobus bicolor</i> (Solier, 1849)	Dp	56	2	0	0	0	0	0	58
Staphylinidae	<i>Polylobus</i> sp. 1	Dp	21	3	0	0	0	0	0	24
Staphylinidae	<i>Polylobus</i> sp. 2	Dp	9	4	0	0	0	0	0	13
Staphylinidae	<i>Pselaphinae</i> Gn sp. 1	Dp	13	0	0	0	0	0	0	13
Staphylinidae	<i>Pitropsis</i> sp. 1	Dp	0	2	0	0	0	0	0	2
Staphylinidae	<i>Pitropsis</i> sp. 2	Dp	0	6	0	0	0	0	0	6
Staphylinidae	<i>Sciacharis</i> sp. 1	Dp	7	20	9	0	0	0	0	36
Staphylinidae	<i>Sciacharis</i> sp. 2	Dp	10	10	2	0	0	0	0	22
Staphylinidae	<i>Sciacharis</i> sp. 3	Dp	15	9	3	1	2	30		
Staphylinidae	<i>Sciacharis</i> sp. 4	Dp	5	0	1	0	0	6		
Staphylinidae	<i>Sciacharis</i> sp. 5	Dp	2	1	0	0	1	4		
Staphylinidae	<i>Sciacharis</i> sp. 6	Dp	0	0	1	0	0	1		
Staphylinidae	<i>Sciacharis</i> sp. 7	Dp	11	0	0	0	0	0	0	11
Staphylinidae	<i>Sepedophilus apiciventris</i> (Fairmaire & Germain, 1862)	Dp	23	40	12	7	14	96		
Staphylinidae	<i>Sepedophilus</i> sp. 1	Dp	2	52	14	0	1	69		
Staphylinidae	<i>Sepedophilus</i> sp. 2	Dp	6	4	0	4	0	14		
Staphylinidae	<i>Spaniada pseudospectrum</i> Pace, 1999g	Dp	752	1	9	0	0	762		
Staphylinidae	<i>Spaniada spectrum</i> (Fauvel, 1866a)	Dp	34	0	3	0	0	37		
Staphylinidae	<i>Teratanytoma newtonini</i> Pace, 1999g	Dp	0	7	3	4	0	14		
Staphylinidae	<i>Thinodromus</i> sp. 1	Dp	5	10	0	3	10	28		



Staphylinidae	<i>Thinodromus</i> sp.2	Dp	58	72	0	9	0	139
Staphylinidae	<i>Tomocoryphusa pacaorum</i> (Pace, 1987)	Dp	240	11	6	3	0	260
Staphylinidae	Xantolinini Gn sp.1	Dp	0	1	0	0	0	1
Corylophidae	* <i>Arthrolips</i> * sp.1	Mc	38	56	19	0	0	113
Corylophidae	* <i>Holopsis</i> * sp.1	Mc	9	0	2	0	0	11
Corylophidae	<i>Orthoperus</i> sp.1	Mc	7	26	0	0	4	37
Corylophidae	<i>Sericoderus</i> sp.1	Mc	123	62	31	1	0	217
Corylophidae	<i>Sericoderus</i> sp.2	Mc	1	20	0	0	0	21
Cryptophagidae	<i>Atomaria lewisi</i> Reitter, 1877	Mc	0	0	0	0	1	1
Cryptophagidae	<i>Chilofis formosa</i> Reitter, 1875	Mc	127	36	2	5	0	170
Cryptophagidae	<i>Chilofis</i> sp.1	Mc	43	1	0	0	0	44
Cryptophagidae	<i>Micrambina</i> sp.1	Mc	4	7	4	1	7	23
Cryptophagidae	<i>Micrambina</i> sp.2	Mc	3	8	4	0	1	16
Cryptophagidae	<i>Picrotus</i> sp.1	Mc	4	7	1	0	0	12
Endomychidae	<i>Chileanus taica</i> Tomaszewska, 2012	Mc	4	2	4	0	0	10
Erotylidae	<i>Loberus</i> sp.1	Mc	3	12	0	3	0	18
Erotylidae	<i>Neoxestus lucile</i> Skelley & Cekalovic, 2001	Mc	3	3	0	0	1	7
Erotylidae	<i>Stengita nodifera</i> Reitter, 1875	Mc	2	0	0	0	0	2
Erotylidae	<i>Xalpiria valdiviana</i> (Philippi & Philippi 1864)	Mc	31	5	3	2	0	41
Lathridiidae	<i>Aridius heteronotus</i> Belon (Belon, 1891)	Mc	150	32	7	4	1	194
Lathridiidae	<i>Aridius malouinensis</i> (Champion 1818)	Mc	79	21	1	0	6	107
Lathridiidae	<i>Aridius nodifer</i> Westwood, 1830	Mc	92	76	7	100	63	338
Lathridiidae	<i>Aridius</i> sp.1	Mc	1	13	1	0	0	15
Lathridiidae	<i>Aridius subfasciatus</i> (Reitter, 1877)	Mc	10	15	0	0	2	27
Lathridiidae	<i>Cartodere constriata</i> (Gyllenhal, 1827)	Mc	5	6	0	0	0	11
Lathridiidae	<i>Dicastris</i> sp.1	Mc	6	60	13	4	0	83
Lathridiidae	<i>Enicmus transversithorax</i> Dajoz 1967	Mc	266	537	171	30	8	1012
Lathridiidae	<i>Latridius</i> sp.1	Mc	5	61	9	12	3	90

Lathridiidae	<i>Melanophthalma pilosa</i> Rucker, 1978	Mc	74	31	4	0	4	4	113
Lathridiidae	<i>Melanophthalma seminigra</i> Balon, 1885	Mc	12	2	0	4	0	18	
Lathridiidae	<i>Melanophthalma</i> sp. 1	Mc	8	0	0	0	0	8	
Lathridiidae	<i>Metophthalmus</i> sp. 1	Mc	5	6	0	0	0	11	
Lathridiidae	<i>Metophthalmus</i> sp. 2	Mc	0	1	1	8	0	10	
Leiociidae	<i>Agyrtodes ovatus</i> Portevin, 1907a	Mc	54	19	0	1	0	74	
Leiociidae	<i>Colan valdivianum</i> Szymczakowski, 1970a	Mc	594	85	32	22	0	733	
Leiociidae	<i>Dasypletas gracilis</i> Portevin, 1907a	Mc	1275	350	34	18	4	1681	
Leiociidae	<i>Euramadus chilensis</i> Portevin, 1914b	Mc	33	11	0	5	0	49	
Leiociidae	<i>Eupelates transversostigmosus</i> (Faimaire & Germain, 1859)	Mc	145	133	5	3	6	292	
Leiociidae	<i>Hydrodiaetus brunneus</i> Jeannel, 1962b	Mc	464	111	6	6	0	587	
Leiociidae	<i>Metahydrobius forticornis</i> (Champion, 1918)	Mc	4	10	0	0	0	14	
Leiociidae	<i>Metahydrobius</i> sp. 1	Mc	79	4	0	0	0	83	
Leiociidae	<i>Metahydrobius</i> sp. 2	Mc	132	4	10	8	0	154	
Leiociidae	<i>Nemadolus</i> sp. 1	Mc	245	40	42	2	0	329	
Leiociidae	<i>Nemadopsis</i> sp. 1	Mc	379	137	1	0	0	517	
Leiociidae	<i>Nemadopsis</i> sp. 2	Mc	43	10	0	0	0	53	
Leiociidae	<i>Nemadopsis stenosoma</i> Szymczakowski, 1971b	Mc	134	44	4	12	0	194	
Leiociidae	<i>Neocamilaris</i> sp. 1	Mc	10	3	1	2	0	16	
Leiociidae	<i>Neohydrobius</i> sp. 1	Mc	148	144	30	6	0	328	
Leiociidae	<i>Neohydrobius</i> sp. 2	Mc	57	32	15	1	0	105	
Leiociidae	<i>Newtonopsis thayerae</i> Salgado Costas, 2005	Mc	3	0	0	0	0	3	
Leiociidae	<i>Ragytodina tuberculosa</i> Jeannel, 1957e	Mc	47	0	0	0	0	47	
Leiociidae	<i>Sogdini</i> Gn sp. 1	Mc	27	3	0	0	0	30	
Leiociidae	<i>Sogdini</i> Gn sp. 2	Mc	247	87	64	9	1	408	
Leiociidae	<i>Sogdini</i> Gn sp. 3	Mc	121	33	3	33	1	191	
Mycetophagidae	<i>Litarus</i> sp. 1	Mc	7	1	0	0	0	8	
Mycetophagidae	<i>Mycetophagus chilensis</i> (Philippi & Philippi, 1864)	Mc	441	856	319	9	0	1625	



Curculionidae	* <i>Acalles</i> * Gn sp.5	Sx	11	2	0	0	0	0	0	13
Curculionidae	* <i>Acalles</i> * Gn sp.6	Sx	2	0	1	0	0	0	0	3
Curculionidae	* <i>Acalles</i> * Gn sp.7	Sx	5	12	17	0	0	0	0	34
Curculionidae	* <i>Acalles</i> * Gn sp.8	Sx	2	0	0	0	0	0	0	2
Curculionidae	* <i>Acalles</i> * Gn sp.9	Sx	1	3	2	0	0	0	0	6
Curculionidae	* <i>Acalles</i> * Gn sp.10	Sx	1	2	0	0	0	0	0	3
Curculionidae	* <i>Acalles</i> * Gn sp.12	Sx	4	4	2	0	0	0	0	10
Curculionidae	* <i>Acalles</i> * Gn sp.13	Sx	1	5	0	1	1	1	1	8
Curculionidae	* <i>Acalles</i> * Gn sp.14	Sx	2	3	3	1	0	0	0	9
Curculionidae	* <i>Acalles</i> * Gn sp.15	Sx	1	1	0	0	0	0	0	2
Curculionidae	* <i>Acalles</i> * Gn sp.16	Sx	6	2	0	0	0	0	0	8
Curculionidae	* <i>Acalles</i> * Gn sp.17	Sx	4	2	0	0	0	0	0	6
Curculionidae	* <i>Acalles</i> * Gn sp.18	Sx	2	5	1	0	0	0	0	8
Curculionidae	* <i>Acalles</i> * Gn sp.19	Sx	9	13	9	0	0	0	0	31
Curculionidae	* <i>Acalles</i> * Gn sp.20	Sx	0	0	1	0	0	0	1	1
Curculionidae	* <i>Acalles</i> * Gn sp.21	Sx	0	0	1	0	0	1	1	2
Curculionidae	* <i>Acalles</i> * Gn sp.22	Sx	2	1	4	0	0	0	0	7
Curculionidae	* <i>Acalles</i> * Gn sp.23	Sx	0	4	0	0	0	0	0	4
Curculionidae	* <i>Acalles</i> * Gn sp.24	Sx	0	2	0	0	0	0	0	2
Curculionidae	* <i>Acalles</i> * Gn sp.25	Sx	8	5	0	0	0	0	0	13
Curculionidae	<i>Gayus elegans</i> (Blanchard, 1851)	Sx	0	0	6	0	0	0	0	6
Curculionidae	<i>Lembodes albosignatus</i> Chevrolat, 1879	Sx	0	1	0	4	4	0	0	5
Curculionidae	<i>Aptenodorctus bachus</i> (Hope, 1845)	Sx	34	20	0	2	2	6	6	62
Curculionidae	<i>Chilicostomus cucullatus</i> (Blanchard, 1842)	Sx	29	28	2	4	4	0	0	63
Curculionidae	<i>Erichius brevicollis</i> Benesh, 1956	Sx	55	50	61	11	13	190	190	
Curculionidae	<i>Erichius vitatus vitatus</i> (Eschscholtz, 1822)	Sx	111	71	110	3	0	295	295	
Curculionidae	<i>Sercoides aff. convexa</i> (Germain, 1863)	Sx	1	0	0	0	0	1	1	
Curculionidae	<i>Sercoides lineolata</i> (Germain, 1863)	Sx	199	11	8	0	0	218	218	

Sacarabaeidae	<i>Sericoides obesa</i> (Germain, 1863)	Sx	25	6	0	0	0	0	31
Sacarabaeidae	<i>Sericoides opacipennis</i> (Germain, 1863)	Sx	9	3	0	0	0	0	12
Sacarabaeidae	<i>Sericoides sylvatica</i> (Germain, 1863)	Sx	2	0	1	0	0	0	3
Sacarabaeidae	<i>Sericoides variegata</i> (Germain, 1863)	Sx	10	0	0	0	0	0	10
Scaptidae	<i>Scaptia</i> sp.1	Sx	2	0	8	0	2	2	12
Tenebrionidae	<i>Allecula penai</i> Campbell, 1975	Sx	221	164	485	30	39	39	939
Tenebrionidae	<i>Allecula pulchella</i> (Solier, 1851)	Sx	2	0	0	1	0	0	3
Tenebrionidae	<i>Archeophthora penai</i> Kaszab, 1978	Sx	33	64	105	0	0	0	202
Tenebrionidae	<i>Lacinoma penai</i> (Kaszab, 1970)	Sx	0	24	28	16	0	0	68
Tenebrionidae	<i>Oligacera nitidum</i> Solier, 1851	Sx	6	60	35	0	3	3	104
Tenebrionidae	<i>Validivium sulcatulum</i> (Fairmaire & Germain, 1860)	Sx	4	8	10	4	0	0	26
Anthribidae	Anthribidae Gn sp.1	Xm	2	0	0	0	0	0	2
Anthribidae	Anthribidae Gn sp.2	Xm	5	5	0	3	5	5	18
Byrrhidae	<i>Diplocoelus oblongus</i> (Germain, 1855)	Xm	4	0	0	0	0	0	4
Ceratocanthidae	<i>Martinozostes</i> sp.1	Xm	39	5	0	0	0	0	44
Cerylonidae	<i>Philotharmus major</i> Grouvelle, 1898	Xm	2	1	0	0	0	0	3
Ciidae	<i>Cis</i> sp.1	Xm	45	439	78	44	14	14	620
Ciidae	<i>Cis</i> sp.2	Xm	2	1	0	0	0	0	3
Ciidae	<i>Cis</i> sp.3	Xm	4	19	1	3	0	0	27
Ciidae	<i>Cis</i> sp.4	Xm	2	0	0	1	0	0	3
Ciidae	<i>Cis</i> sp.5	Xm	0	3	0	0	0	0	3
Clambidae	<i>Clambus</i> sp.1	Xm	51	91	0	2	0	0	144
Eucinetidae	<i>Noteucinetus chilensis</i> Bullians and Leschen, 2004	Xm	3	2	0	0	1	1	6
Eucnemidae	<i>Idiotarsus</i> sp.1	Xm	1	0	0	3	0	0	4
Melandyriidae	<i>Amomphopaiopus quadripagiatus</i> Fairmaire & Germain, 1860	Xm	3	0	0	0	0	0	3
Melandyriidae	<i>Lederia oviformis</i> Fairmaire & Germain, 1863	Xm	1	1	0	3	0	0	5
Melandyriidae	<i>Orchesia picta</i> Solier, 1851	Xm	0	0	1	0	0	0	1
Mordellidae	<i>Mordella</i> sp.1	Xm	8	11	8	0	0	0	27

Mycteridae	<i>Loboglossa varipennis</i> Solier, 1851	Xm	0	8	5	9	0	0	22
Ptiliidae	<i>Acrotichis</i> sp. 1	Xm	38	5	0	0	0	0	43
Ptiliidae	<i>Acrotichis</i> sp. 2	Xm	31	10	0	0	0	0	41
Ptinidae	<i>Ascutotheca</i> sp. 1	Xm	133	41	2	0	0	0	176
Ptinidae	<i>Ascutotheca</i> sp. 2	Xm	3	20	0	0	0	0	23
Ptinidae	<i>Byrrhodes bimaculatus</i> (Philippi, 1864)	Xm	10	23	3	3	3	2	41
Ptinidae	<i>Caenocara humeralis</i> White, 1974	Xm	63	45	0	0	0	0	108
Ptinidae	<i>Caenocara nigrum</i> (Philippi, 1864)	Xm	3	6	0	0	0	0	9
Ptinidae	<i>Ptinus</i> sp. 1	Xm	137	93	43	17	4	4	294
Ptinidae	<i>Ptinus</i> sp. 2	Xm	3	9	0	0	0	0	12
Ptinidae	<i>Ptinus</i> sp. 3	Xm	17	39	0	0	0	0	56
Ptinidae	<i>Ptinus</i> sp. 4	Xm	0	4	0	0	0	0	4
Salpingidae	<i>Vincenzellus frigidus</i> (Fairmaire & Germain 1863)	Xm	0	2	0	0	0	0	2
Sphindidae	<i>Protosphindus bellus</i> Burakowski & Sliński, 1987	Xm	201	433	47	19	7	7	707
Tenebrionidae	<i>Protosphindus chilensis</i> Sen Gupta & Crowson, 1979	Xm	227	487	80	29	2	2	825
Tenebrionidae	<i>Heliofugus impressus</i> Guérin, 1834	Xm	18	6	0	0	0	2	26
Tenebrionidae	<i>Heliofugus</i> sp. 1	Xm	20	14	7	1	0	0	42
Tenebrionidae	<i>Heliofugus</i> sp. 2	Xm	6	3	0	0	0	0	9
Tenebrionidae	<i>Heliofugus</i> sp. 3	Xm	1	0	0	0	2	2	3
Zopheridae	<i>Notocoxelus angustatus</i> (Solier, 1851)	Xm	36	76	174	7	4	4	297
Zopheridae	<i>Notocoxelus</i> sp. 1	Xm	52	93	266	11	7	7	429
Zopheridae	<i>Pycnomenus</i> sp. 1	Xm	0	0	0	1	0	0	1
Zopheridae	<i>Pristoderus flexuosus</i> (Solier, 1849)	Xm	0	0	2	0	2	2	4
Zopheridae	<i>Synchla</i> sp. 1	Xm	0	2	0	0	0	0	2
Total abundancia			19266	10708	4568	1299	713	36554	
Total riqueza			279	241	149	111	86	325	

