



UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS
ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS

“MOVIMIENTO DE COCCINÉLIDOS EN PAISAJES
EXPERIMENTALES DE ALFALFA RODEADOS POR
DISTINTOS TIPOS DE BORDE”

ALLISON ANDREA FERNÁNDEZ HERRERA

Memoria para optar al Título
Profesional de Médico Veterinario

Departamento de Ciencias Biológicas
Animales

PROFESOR GUÍA : AUDREY GREZ

PROFESOR CONSEJERO: RIGOBERTO SOLIS

PROFESOR CONSEJERO: GABRIELA LANKIN

SANTIAGO, CHILE, 2012

ÍNDICE

Resumen.....	i
Abstract.....	ii
Introducción.....	1
Revisión bibliográfica.....	3
Objetivos general y específicos.....	13
Materiales y métodos.....	14
Resultados.....	20
Discusión.....	32
Conclusiones.....	39
Bibliografía.....	41

AGRADECIMIENTOS

Primero que nada debo agradecerle a mis padres por su apoyo incondicional, consejos y cariño que siempre me han dado. También le agradezco enormemente a Yendery Cerda por toda su ayuda, apoyo y buena disposición para ayudarme siempre. Además le agradezco por su ayuda en los trabajos de terreno para hacer mi tesis a Elizabeth Gazzano, Brisy Arancibia, Yendery Cerda, Constanza Torres, Marcelo Ramírez, Tania Zaviezo, Audrey Grez y a mi hermanita Savka Fernández.

Otras personas importantes en el desarrollo de esta Memoria de Título fueron Audrey Grez por su gran paciencia como profesora Guía de este trabajo, a Rigoberto Solís por su apoyo y ayuda, y a Tania Zaviezo por toda su ayuda. Además de la ayuda que me dio mi hermano Esteban Fernández que me enseñó a hacer los gráficos y a mi cuñada Marcela Vázquez que me ayudó a traducir el abstract. Este estudio fue financiado por el proyecto FONDECYT 1070412.

RESUMEN

Los coccinélidos son depredadores de áfidos e importantes enemigos naturales para el control biológico de estas plagas en los cultivos. Su eficacia depende de cuán rápido llegan a los cultivos y de su permanencia dentro de ellos, lo cual es mediado por su movimiento dentro del cultivo, en el entorno y entre el cultivo y su entorno. Los cultivos rodeados por vegetación arbórea y/o diversa sostienen una fauna de enemigos naturales más abundante que cultivos rodeados por vegetación estructuralmente similar o menos diversa. La alfalfa (*Medicago sativa* L.) es un cultivo que alberga una gran cantidad de insectos, entre ellos los áfidos, los que son depredados principalmente por coccinélidos. En Chile central las especies de coccinélidos más abundantes en alfalfa son *Eriopis connexa* (Germar) e *Hippodamia variegata* (Goeze), la primera nativa y la segunda introducida al país para el control de áfidos. La presencia de coccinélidos en alfalfa está condicionada a una dinámica permanente de emigraciones y colonizaciones. En esta Memoria de Título se estudiaron los patrones de movimiento de *E. connexa* e *H. variegata* en parches experimentales de alfalfa, suelo desnudo, malezas y una mezcla de árboles con malezas y zarzamora. Además, se estimó la probabilidad de movimiento desde la alfalfa hacia estos hábitats y viceversa. Los resultados indican que ambas especies tienen una mayor longitud de pasos (1 paso = distancia recorrida en 30 s), desplazamiento total, desplazamiento neto, velocidad y menores ángulos de giro en suelo desnudo. Donde hubo variación por especie fue en la proporción de tiempo en movimiento y tiempo que demoraron en iniciar el vuelo. *Hippodamia variegata* tuvo una mayor proporción de tiempo en movimiento en alfalfa, proporción que fue menor en suelo desnudo y malezas. En cambio *E. connexa* tiene una proporción de tiempo en movimiento mayor en suelo desnudo y menor en alfalfa. El tiempo que demoró en iniciar el vuelo *H. variegata* fue mayor en troncos con malezas y menor en suelo desnudo, en tanto en *E. connexa* éste

fue mayor en alfalfa y menor en suelo desnudo, permaneciendo mayor tiempo en suelo desnudo que *H. variegata* (35 v/s 15 s). La dimensión fractal tendió a ser mayor para ambas especies en alfalfa comparado con los otros 3 hábitats, aunque los valores no superaron 1,5.

En cuanto a la permeabilidad o probabilidad de cruzar el borde, *H. variegata* no discriminó entre alfalfa y troncos, maleza y alfalfa, y troncos con malezas y alfalfa, en cambio *E. connexa* prefirió la alfalfa y no discriminó sólo entre maleza y alfalfa. Se concluye que el movimiento de individuos es modulado por el paisaje agrícola, existiendo hábitats de borde que rodean los cultivos que favorecen su colonización.

ABSTRACT

Coccinellids are predators of aphids and important natural enemies for biological control of these pests in crops. Its effectiveness depends on how early they colonize crops and how long they stay there, which is mediated by their movement within the crop, the surroundings and between the crop and its surroundings. Crops surrounded by woody and / or diverse vegetation support fauna of natural enemies more abundant than crops surrounded by structurally similar or less diverse vegetation. Alfalfa (*Medicago sativa* L.) is a crop that harbors many insects, including aphids, which are preyed upon mainly by coccinellids. In central Chile, the most abundant coccinellid species in alfalfa are *Eriopis connexa* (Germar) and *Hippodamia variegata* (Goeze), first one native and the second one introduced to the country for aphids control. Being the presence of coccinellids in alfalfa is conditioned on a permanent dynamic of emigration and colonization. In this work the movement patterns of *E. connexa* and *H. variegata* were studied in experimental patches of alfalfa, bare soil, weeds, and trees with a mixture of weeds and blackberries. In addition, the probability of movement from alfalfa to these habitats and vice versa was studied. The results show that both species had a greater length of steps, total displacement, net displacement, velocity and lower turning angles on bare soil. Species differed in the proportion of time moving and the time to take flight. *Hippodamia variegata* had a greater proportion of time moving in alfalfa, and lower in bare soil and weeds. In contrast *E. connexa* had a higher proportion of time moving on bare soil and lowest in alfalfa. The time *H. variegata* took to start flight was longer in weeds and shorter on bare soil, whereas for *E. connexa* this was longer in alfalfa and shorter in bare soil, but *E. connexa* remained longer on bare soil than *H. variegata*. The fractal dimension tends to be higher for both species in alfalfa, although values did not exceed 1.5.

Regarding permeability or probability of crossing the border, *H. variegata* did not discriminate between alfalfa and trees, weeds and alfalfa, and alfalfa with weeds and trees. In contrast, *E. connexa* preferred alfalfa and did not discriminate only between weeds and alfalfa. It is concluded that the movement of individuals is modulated by the agricultural landscape, where exist edge habitats that surround the crops that favor its colonization.

INTRODUCCIÓN

Los coccinélidos (Coleoptera: Coccinellidae) son depredadores de áfidos (Hemiptera: Aphididae), y son considerados importantes enemigos naturales para el control biológico de estas plagas que atacan los cultivos (Grez *et al.*, 2008). Se estima que un coccinélido adulto puede consumir más de mil áfidos durante el verano y, dado que una hembra puede tener muchas crías, ellos son considerados insecticidas naturales (González, 2006).

Su eficacia en controlar las plagas depende, entre otros aspectos, de cuán temprano llegan a los cultivos y de su permanencia dentro de ellos, lo que puede estar mediado por su movimiento dentro del cultivo, en el entorno, y entre el cultivo y su entorno (Haynes y Cronin, 2006). La naturaleza del entorno o bordes de los cultivos es variable. Éste puede consistir en setos vivos compuestos por vegetación arbustiva silvestre, malezas o árboles, otros cultivos o suelos desnudos (Tscharntke *et al.*, 2007; Grez *et al.*, 2010). Se ha descrito que cultivos rodeados por vegetación arbórea y/o diversa sostienen una fauna de enemigos naturales más abundante que cultivos rodeados por vegetación estructuralmente similar o menos diversa (Goodwin y Fahrig, 2002). Ello por cuanto bordes más diversos ofrecen una mayor variedad de recursos complementarios que aseguran la sobrevivencia y reproducción de los enemigos naturales y su permanente colonización a los cultivos (Grez y Prado, 2000; Goodwin y Fahrig, 2002). Además, éstos ofrecen refugios temporales en los momentos en que los cultivos son cosechados (Rand *et al.*, 2006). Por ello, para entender los mecanismos que determinan la permanencia y colonización de los enemigos naturales en los cultivos, es necesario conocer su conducta de movimiento en cultivos y en los hábitats de borde, aspecto que se abordó en esta Memoria de Título.

La alfalfa (*Medicago sativa* Linnaeus) es un cultivo que alberga una gran cantidad de insectos, entre ellos los áfidos, los que son depredados principalmente por coccinélidos (Zaviezo *et al.*, 2004). En Chile central las especies de coccinélidos más abundantes en alfalfa son *Eriopis connexa* (Germar) e *Hippodamia variegata* (Goeze), la primera nativa y la segunda introducida al país para el control de áfidos (Grez *et al.*, 2004; 2005; 2008; Viera, 2009). Los cultivos de alfalfa, si bien duran 5 años, entran en receso en invierno, época en que los insectos los abandonan para ir a hibernar en otros hábitats (Torres, 2009). Luego en primavera vuelven a colonizarlos. Además, en la época de crecimiento (desde primavera hasta inicios de otoño) este cultivo sufre varias cosechas, lo que también genera la emigración de estos enemigos naturales a las cortezas de los árboles, malezas u otros hábitat aledaños que les proporcionen las condiciones necesarias para su sobrevivencia en este período y faciliten la pronta re-colonización del cultivo (Zaviezo *et al.*, 2004; 2006). En consecuencia, la presencia de coccinélidos en alfalfa está condicionada a una dinámica permanente de emigraciones y colonizaciones.

Se sabe que diferentes tipos de borde afectan la abundancia de coccinélidos en los cultivos de alfalfa (Gardiner *et al.*, 2009; Grez *et al.*, 2010), pero se desconoce si esto ocurre en particular para *E. connexa* e *H. variegata* y si esto está mediado por su conducta de movimiento.

En esta Memoria de Título se estudiaron los patrones de movimiento de *E. connexa* e *H. variegata* en parches experimentales de alfalfa, suelo desnudo, malezas y una mezcla de árboles con malezas y zarzamora. Además, se estimó la probabilidad de movimiento desde la alfalfa hacia estos hábitats y viceversa.

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

La habilidad individual de los organismos para moverse en el paisaje determina, en parte, la distribución espacial de la población y ello es importante, pues puede modular interacciones ecológicas tanto intra como inter específicas. Además, modula la persistencia de los individuos dentro de un paisaje. Por ejemplo, la dinámica depredador-presa puede depender del movimiento de presas y depredadores entre los parches de hábitat dentro de un paisaje (Kareiva, 1987). También la persistencia de las poblaciones en función de la pérdida de hábitat y de la fragmentación pueden ser modulados por el movimiento de los individuos en el paisaje (Jackson, 2009). Específicamente, el movimiento de los organismos afecta la elección de alimento, la selección de hábitat o la migración de los organismos hacia nuevos hábitats, la dinámica de las poblaciones, la coexistencia, por tanto el movimiento de individuos, es ecológicamente importante a toda escala espacial y temporal (Champman y Dytham, 2007; Grez *et al.*, 2008).

Factores que modulan el movimiento de los organismos.

El movimiento es definido como una habilidad o una conducta propia de los individuos que consiste en el desplazamiento de los organismos de un lado a otro (Goodwin y Fahrig, 2002; Romero *et al.*, 2010) y puede ser afectado por múltiples factores. Por una parte, el movimiento depende de los atributos de los organismos, como tamaño corporal o presencia de alas, el estado fisiológico o el sexo de los individuos o una mezcla de estas variables. Por otra parte, el movimiento depende de la estructura del parche de hábitat y del paisaje, (i.e., conjunto de parches de hábitat de distinta calidad, incluidos parches de suelo desnudo), que puede ser más o menos complejo, ofreciendo barreras para el desplazamiento o facilitándolo (Crist *et al.*, 1992; Grez y Villagrán, 2000). El movimiento también depende de la disponibilidad de recursos (alimento o refugios) o de depredadores

habitando un determinado parche o paisaje (Jackson *et al.*, 2009). Así, la habilidad para moverse resulta de la interacción entre atributos intrínsecos y extrínsecos a los organismos, incluyendo la variabilidad de los tipos de parche de hábitat que componen este paisaje (Grez y Villagrán, 2000, Goodwin y Fahrig, 2002).

Un ejemplo de variabilidad en el movimiento según sexo es el descrito para *Carabus hortensis* Linnaeus (Coleoptera: Carabidae) que habita bosques en Polonia, donde las hembras luego de alimentarse disminuyen su tasa de movimiento, lo que no ocurre en los machos (Szaszko *et al.*, 2004).

En cuánto a la disponibilidad de recursos, parches ricos en ellos favorecen conductas de movimiento que llevan al individuo a inmigrar más a ese tipo de parches y a permanecer por más tiempo dentro de ellos. Este es el caso de lo observado en hembras del tenebriónido *Tribolium castaneum* Herbst (Coleoptera: Tenebrionidae), las que luego de liberadas fuera de parches con diferente disponibilidad de recursos (i.e., alimento y refugio), se mueven más hacia los parches que contienen ambos recursos que a parches desprovistos de éstos, permaneciendo por más tiempo en ellos (Romero *et al.*, 2010).

También, bajo condiciones de escasez de recursos, caracoles de mayor tamaño de la especie *Tarebia granifera* Lamarck (Mesogastropoda: Thiaridae) se mueven más rápido que caracoles pequeños, aun cuando esta diferencia desaparece en presencia de una cantidad de recursos mayor (Snider y Gilliam, 2008).

En cuanto a la complejidad estructural del parche de hábitat, parches complejos (e.g., alto número de tallos por unidad de área) interfieren en el movimiento de los individuos en comparación con parches estructuralmente simples (e.g., sin vegetación). Así por ejemplo, los escarabajos tenebriónidos *Eleodes obsoleta* Say se mueven más rápido por el suelo desnudo que en parches herbáceos (Wiens *et al.*, 1997). También la complejidad

estructural del parche, independientemente de la abundancia de presas, puede afectar el movimiento de los coccinélidos (Grez y Villagrán, 2000).

La probabilidad de mortalidad dentro de un parche también modula el movimiento de los individuos. Parches en los cuales existe un alto riesgo de mortalidad (e.g, condiciones ambientales estresantes, alta presión de depredación o de competidores) llevan a los individuos a modificar sus patrones de movimiento para evitar tales riesgos. En este caso se adoptan estrategias tales como moverse rápidamente para abandonar el parche en la búsqueda de sitios más seguros o por el contrario quedarse inmóvil en alguna grieta u otro tipo de refugio. Esto se ha observado en la langosta americana *Homarus americanus* Roberts (Decapoda: Nephropidae) cuyos individuos alteran su movimiento en respuesta a las señales de sus depredadores y no de sus congéneres, existiendo una correlación inversamente proporcional entre el movimiento de las langostas y la presencia de depredadores, lo que no ocurre al aumentar la densidad de sus congéneres (Hovel y Wahle, 2010). También en zorros se ha observado que al estar cerca de depredadores su movimiento se hace más tortuoso pues giran y se van al verlos (Whittington *et al.*, 2004).

Los bordes entre parches de un paisaje heterogéneo también afectan el movimiento de los individuos. Al enfrentarse a un borde entre dos tipos de parches de hábitat, el individuo debe tomar la decisión de hacia dónde dirigirse, permanecer en el mismo parche o moverse al vecino (Goodwin y Fahrig 2002). La conducta de movimiento de los organismos en los bordes depende de la permeabilidad de este último, entendida como la probabilidad de cruzar el borde desde el parche a la matriz circundante o viceversa (Haynes y Cronin, 2006). Si un parche de hábitat está delimitado por un borde abrupto, que es considerado poco permeable, los individuos al llegar a él suelen aumentar la frecuencia de giros y reducir su velocidad de desplazamiento lo que se traduce en una menor emigración. Por el contrario, si un parche tiene bordes menos abruptos los

individuos lo cruzan sin mayor problema y la emigración es mayor (Haynes y Cronin, 2006).

Representación del movimiento de individuos.

Una forma de representar y medir el movimiento de organismos es a través del trazado de su trayectoria, la que se construye por medio del seguimiento de individuos a intervalos regulares de tiempo y la unión de las distancias recorridas entre cada intervalo (Turchin, 1998; Goodwin y Fahrig, 2002; Shorthouse, 2003; Knecht *et al.*, 2007). Con estos datos es posible obtener distintos parámetros como desplazamiento, tiempo que demora en realizar ese desplazamiento, velocidad de desplazamiento, ángulos de giro entre cada paso (1 paso = distancia que recorre en 30s), largo promedio de los pasos (promedio de las distancias recorridas cada 30s), porcentaje de los pasos en que no hubo movimiento (30s en que no hubo desplazamientos y se quedaron detenidos) y vuelos. Un ejemplo de ello se encuentra en Goodwin y Fahrig (2002), quienes estudiaron el efecto de la estructura del hábitat sobre el movimiento del crisomélido *Trirhabda boreales* Blake (Coleoptera: Chrysomelidae). Para ello colocaron individualmente un crisomélido en tres hábitats con diferente estructura y cantidad de recursos, los siguieron y cada 30 s se marcó su posición con una estaca numerada. Luego estas trayectorias fueron dibujadas y se calcularon las variables de desplazamiento indicadas anteriormente. Con ello se pudo demostrar que las trayectorias eran más lineales en los parches con menor complejidad estructural y menor disponibilidad de alimento que en los parches con mayor complejidad. Además, ellos anotaron las actividades que en cada paso (distancia recorrida en 30 seg = 1 paso) realizaban los insectos (caminar, descansar, volar, alimentarse) y evaluaron la probabilidad de que este insecto cruzara el borde entre dos tipos de parches. Para ello, los liberaron individualmente en la cercanía del borde de un tipo de parche y luego los dejaron moverse hasta que alcanzaran diez centímetros hacia el interior del parche de

liberación o del parche vecino. En otro trabajo realizado en Canadá, Shorthouse (2003), estudió el movimiento de la araña *Pardosa moesta* Banks (Araneae: Lycosidae) en parches de bosque, bosque cortado y en los bordes de ambos hábitats, encontrando que el desplazamiento de los individuos y la longitud de las trayectorias eran similares entre los hábitats.

La geometría fractal permite determinar cuantitativamente cuan tortuosa o compleja es una trayectoria a través de la dimensión fractal (Haynes y Cronin, 2006). La dimensión fractal va desde 1 a 2, con los valores cercanos a 1 indicando un movimiento lineal y los valores cercanos a 2 un movimiento más tortuoso. En peces Medakas (*Oryzias latipes* Temminck y Schlegel), Korea, se estudió cómo cambiaban sus patrones de movimiento de acuerdo a señales químicas y a tóxicos a los que eran expuestos, y para analizar estas variaciones en sus trayectorias de movimiento se utilizó la dimensión fractal (Nams, 2005), la que disminuyó considerablemente después de los tratamientos. Esta es una herramienta considerada confiable para verificar cambios en el movimiento de organismos como estos peces (Ji *et al.*, 2006).

La estructura del paisaje agrícola y movimiento de insectos

Los paisajes agrícolas están compuestos por cultivos diversos en cuanto a su forma, composición y tamaño, y estos a su vez están rodeados por distintos hábitat, los cuales pueden modular la conducta de inmigración y emigración, a nivel poblacional, y de movimiento, a nivel individual, de los organismos que habitan los cultivos, entre ellos los insectos plaga y sus depredadores. La intensificación de la agricultura ha llevado a simplificar los paisajes agrícolas, perdiéndose muchas de las estructuras que facilitan la pronta llegada de enemigos naturales a los cultivos (Grez *et al.*, 2005; 2008). Conocer los factores que determinan el movimiento de enemigos naturales en el paisaje agrícola,

entre ellos la estructura del hábitat, es fundamental para el control biológico de insectos plaga (Phoofolo *et al.*, 2010).

La alfalfa, principal cultivo forrajero de la zona central en Chile

La alfalfa (*Medicago sativa* L.) es uno de los principales cultivos forrajeros en Chile (Soto, 2000). En ella existe una gran diversidad de insectos, incluyendo especies de herbívoros como los áfidos, los que pueden causar la detención del crecimiento de las plantas de alfalfa al extraer savia o transmitir enfermedades virales, deprimiendo la productividad y generando pérdidas económicas (Gerding y Devotto, 2000). Sin embargo, estas pérdidas se ven disminuidas por la presencia de una abundante fauna de depredadores de áfidos o insectos afidófagos (Zaviezo *et al.*, 2004). Entre ellos destacan por su abundancia y diversidad los coccinélidos, existiendo en Chile central cerca de quince especies, nativas e introducidas, que se desarrollan en diferentes etapas de la estación de crecimiento de la alfalfa. Las especies más abundantes son *Eriopsis connexa* (Germar) e *Hippodamia variegata* (Goeze) (Zaviezo *et al.*, 2004, Grez *et al.*, 2010) (Fig.1). La primera es una especie neotropical, que en Chile se encuentra distribuida desde Arica a Llanquihue, en Isla de Pascua e Isla Robinson Crusoe, en tanto, *Hippodamia variegata* es una especie de origen paleártico, introducida a Chile en 1975 para el control biológico de áfidos (Grez y Prado, 2000) y actualmente se encuentra presente desde Arica a Cautín (Grez, 1997, González, 2008). La primera especie posee élitros con diseño cuadriculado cuyas líneas son negras y su interior es anaranjado a rojizo, miden entre 4,3 a 5,8mm. La segunda especie posee élitros de colores anaranjados a rojizos, con puntos negros y su tamaño es de 4,2 a 5,0mm (González, 2006). Ambas especies abundan en la alfalfa en los meses de primavera y verano (Zaviezo *et al.*, 2004) y en condiciones de laboratorio pueden consumir aproximadamente entre 6 y 12 áfidos al día (Grez *et al.*, 2007).



Figura 1. *Hippodamia variegata* (izquierda) y *Eriopis connexa* (derecha).

En el sur de Chile, los coccinélidos tienen mayor afinidad por el estrato herbáceo que arbóreo y arbustivo, asociándose a alfalfa, cardo blanco, cardo negro, cardo de Canadá, arveja, hinojo y zanahoria silvestre (Rebolledo *et al.*, 2007). Observaciones en los últimos veinte años en distintos tipos de vegetación, como cultivos de crucíferas, alfalfa y malezas en la Zona Central de Chile han evidenciado una creciente frecuencia relativa de *H. variegata* en relación a *E. connexa* (A. Grez, comunicación personal). Ello podría deberse a atributos de historia de vida que han hecho de *H. variegata* una especie con ventajas por sobre la especie nativa. El movimiento puede ser uno de estos atributos.

Movimiento de *E. connexa* e *H. variegata*, en función de la estructura del paisaje, de parches de hábitat y sus bordes

En un trabajo en laboratorio de Grez y Villagrán (2000) se analizó si la heterogeneidad estructural de paisajes artificiales afectaba diferencialmente el tiempo de permanencia y las distancias recorridas por unidad de tiempo por adultos de *E. connexa* e *H. variegata*. Se simularon tres tipos de paisajes circulares con un grado creciente de heterogeneidad en función de la distribución uniforme o aleatoria de mondadientes. Los coccinélidos se liberaron individualmente en el centro de cada paisaje y se filmaron sus movimientos

hasta por 300 s o hasta el abandono del círculo por parte del insecto. Ambas especies permanecieron significativamente menos tiempo en el control (paisaje sin mondadientes) respecto a los otros dos tratamientos (mondadientes distribuidos de manera aleatoria o uniforme). Entre estos últimos no hubo diferencias significativas aun cuando sí existió una tendencia a salir más rápido de los paisajes uniformes. Tanto en el paisaje uniforme como aleatorio, *H. variegata* tomó más tiempo en abandonar el parche experimental que *E. connexa*. Esto se debió a que *H. variegata* se movió significativamente más lento que *E. connexa*, sugiriendo que esta última tendría una mayor potencialidad para recorrer y evaluar el paisaje que *H. variegata*. Sin embargo, Grez *et al.* (2011), mostraron que *H. variegata* permanecía moviéndose por más tiempo en tallos de alfalfa con áfidos que *E. connexa*.

El cambio en la estructura del paisaje provocado por la pérdida y fragmentación del hábitat, también altera la dispersión de *E. connexa* e *H. variegata* a nivel poblacional, modificando su abundancia dentro de parches de alfalfa. En un experimento de campo, en alfalfales con distintos grados de fragmentación (4 a 6 fragmentos), estas especies alcanzaron una mayor abundancia en los fragmentos o parches de alfalfa que en el suelo desnudo, demostrándose para ambas especies que una proporción significativamente mayor de individuos se movió desde el suelo desnudo a la alfalfa que al contrario (Díaz, 2006).

Otro estudio similar de Grez *et al.* (2005), pero en paisajes de alfalfa, diferentes de los anteriores (no en los mismos paisajes anteriores) también demostró que cambios en la complejidad estructural del paisaje (fragmentación y pérdida de hábitat) afectaba el movimiento de *E. connexa*. Al igual que en Díaz (2006), un número mayor de individuos se movió desde el suelo desnudo a los fragmentos de alfalfa y no al contrario. Los individuos tendieron a moverse más entre fragmentos cuando ellos estaban menos

aislados (2 versus 6m), y cuando hubo un mayor grado de fragmentación (16 versus 4 fragmentos); además tendieron a permanecer más en paisajes menos fragmentados, independientemente de la distancia entre fragmentos (Grez *et al.*, 2005).

A nivel de parche de hábitat, tanto la forma del parche (cultivo) y el tipo de hábitat de borde que lo rodea afectan la abundancia, inmigración y emigración de estas dos especies de coccinélidos (*E. connexa* e *H. variegata*). En parches experimentales de brócoli que variaban en su geometría (cuadrados versus alargados) y en el cultivo que los rodeaba (brócoli versus alfalfa), estos coccinélidos fueron más abundantes en los parches de brócoli cuadrados rodeados por puerro, donde inmigraban más y emigraban menos, sugiriendo que el movimiento de estos individuos hacia y desde los parches de hábitat podría ser un mecanismo que explique sus abundancias allí (Grez y Prado, 2000). En este trabajo, eso sí, no se distinguió el movimiento de cada una de estas especies por separado.

En cultivos comerciales de gran tamaño (no pequeños ni experimentales como los utilizados en los experimentos precedentes), el tipo de borde adyacente también afectó la inmigración y emigración de coccinélidos, estimadas a partir de trampas bi-direccionales ubicadas en los bordes. En general, independientemente del tipo de borde, *H. variegata* se movió más entre los hábitats de borde y la alfalfa, que las demás especies de coccinélidos existentes en la Comuna de Pirque, Región Metropolitana. Por su parte *E. connexa*, inmigró más a alfalfa adyacentes a cultivos bajos en comparación con alfalfa adyacentes a eucaliptus, aunque esto varió según la época del año (Grez *et al.*, 2010).

La mayor parte de los estudios mencionados analizan las respuestas poblacionales de *E. connexa* e *H. variegata* a la estructura del paisaje, parche de hábitat o bordes,

careciéndose de estudios de seguimiento a nivel individual que den luces de mecanismos más precisos que expliquen el movimiento de estos organismos en ambientes heterogéneos. Esto es precisamente el aporte de esta Memoria de título.

OBJETIVO GENERAL

Determinar el movimiento de *E. connexa* e *H. variegata* al interior de parches de hábitat que difieren en su estructura, así como también el movimiento de estos coccinélidos entre estos parches.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 1.- Describir el movimiento de *H. variegata* y *E. connexa* en diferentes parches de hábitat: suelo desnudo, alfalfa, malezas, y mezcla de árboles con malezas.
- 2.- Estimar la probabilidad de *H. variegata* y *E. connexa* de cruzar desde la alfalfa al hábitat de borde (suelo desnudo, malezas y una mezcla de árboles con malezas) y viceversa.

MATERIALES Y MÉTODOS

Lugar y sistema de estudio

El estudio se desarrolló en la Estación Experimental Pirque de la Universidad Católica en la Región Metropolitana, Santiago de Chile (33°38'5.1"S, 70°34'24.2"O), en paisajes experimentales fragmentados de alfalfa que difirieron en el hábitat colindante. Estos paisajes fueron generados en otoño y cada uno de ellos estuvo constituido por tres parches rectangulares de alfalfa de 10 x 5,6 m, uno central y dos paralelos separados por 5,6 m de uno de los siguientes tipos de hábitat (Fig. 2):

1. Vegetación constituida por malezas. Se conservaron las malezas que crecieron naturalmente en el parche colindante y adicionalmente se trasplantaron y sembraron cardos al voleo (Fig. 2a).
2. Vegetación constituida por una mezcla de acacias (*Robinia pseudoacacia* Linneo), troncos, zarzamoras y malezas. Los árboles de acacia fueron adquiridos en un vivero y trasplantados en otoño en un número aproximado de 16 y 19 por parche. Los troncos y zarzas se recolectaron en la misma zona, las malezas crecieron naturalmente. Además se agregó cardos como en el tipo de parches anterior (Fig. 2b).
3. Sin vegetación. Esto correspondió a suelo desnudo, que se mantuvo así, ya sea labrando la tierra o aplicando herbicidas (Fig. 2c).



Figura 2. Paisajes y bordes donde se llevaron a cabo los estudios. (a) borde alfalfa-malezas; (b) borde alfalfa-troncos con malezas y (c) borde alfalfa-suelo desnudo.

Los tipos de hábitat fueron seleccionados en función de su probable uso diferencial por parte de ambas especies de coccinélidos. La maleza es frecuentemente utilizada por *H. variegata*, no así tanto por *E. connexa*, posiblemente porque *H. variegata* es más generalista que *E. connexa*, consumiendo una variedad mayor de áfidos presentes en las malezas (A. Grez, comunicación personal). La mezcla de árboles de acacias, troncos, zarzamora y malezas es un borde común en Pirque. Alfalfaes cercanos a este tipo de borde reciben poblaciones más abundantes de algunas especies de coccinélidos (Torres, 2009), los cuales, además, utilizan estos árboles y troncos para hibernar. La acacia soporta poblaciones del áfido *Aphis craccivora* Koch presente también en la alfalfa, el cual consumen ambas especies de coccinélidos. El suelo desnudo, en tanto, es muy poco visitado por estos insectos (Grez *et al.*, 2005; 2008), aun cuando las observaciones preliminares indican que es más frecuente ver caminando a *E. connexa* que a *H. variegata* por este tipo de sustrato.

Movimiento en los diferentes tipos de hábitat

El movimiento de individuos de las dos especies de coccinélidos se estudió en los cuatro tipos de hábitat: alfalfa y los tres hábitats colindantes mencionados. Para esto, se liberó en el centro de cada parche un individuo marcado con corrector líquido blanco en un élitro y luego cada 30s se marcó su posición con una estaca numerada, lo que constituyó un “paso”. Luego de 5 minutos, las estacas fueron unidas de manera correlativa con un cordel (Fig. 3). A continuación se reconstruyó la trayectoria observada en un papel anotando y calculando los siguientes datos (Turchin, 1998; Goodwin y Fahrig, 2002):

a) Desplazamiento total, consiste en la distancia total recorrida, suma de todos los pasos recorridos.

b) Desplazamiento efectivo o neto, consiste en la distancia recorrida en línea recta desde el comienzo al final de la trayectoria.

c) Velocidad de desplazamiento, el desplazamiento total/tiempo total.

d) Ángulos de giro entre cada paso, son los ángulos externos que se forman cuando el insecto cambia de dirección. Luego se calculó el promedio de los ángulos de giro de la trayectoria.

e) Largo promedio de los pasos, es la distancia recorrida en 30 s.

f) Tiempo que estuvo en movimiento.

g) Tiempo que inicia el vuelo (si lo hace).



Figura 3. Ejemplo de medición de una trayectoria de un coccinélido en malezas.

Las observaciones se realizaron entre Noviembre del 2009 y Enero del 2010, entre las 10 y 13 horas. En cada fecha se incluyeron observaciones para ambas especies, en todos los hábitats.

Los individuos utilizados fueron colectados previamente y mantenidos por al menos 12h en condiciones controladas sin alimento, en un refrigerador para disminuir su actividad. La unidad experimental consistió en un individuo, de la cual se realizaron 20 repeticiones en cada tipo de hábitat, es decir un total de 80 individuos por especie.

Las variables de la trayectoria descritas arriba fueron transformadas a $\log_{10}(x + 1)$, excepto la proporción de tiempo en movimiento, que se transformó a $\arccoseno \sqrt{x}$. Los análisis de tiempo que demoraron en iniciar el vuelo y promedio de ángulos de giro se realizaron con los datos sin transformar. Todas las variables se analizaron mediante Análisis de Varianza (ANDEVA) Uni-variado, con el programa Statistica.7 (Statsoft Inc., 2001) con el tipo de hábitat como variable independiente, el que fue realizado para ambas especies por separado. Las medias fueron separadas según Tukey ($p < 0,05$) (Zar, 1996) cuando correspondió. Además, las trayectorias fueron sometidas a un análisis de *Box-Counting Dimension* con el programa Benoit 1.2 (Kenkel y Walker, 1996), para determinar su dimensión fractal. Cualquier trayectoria con una dimensión fractal mayor a 1,5 fue considerada tortuosa o compleja (Nams, 1996; 2005). Para determinarla se dibuja la trayectoria del movimiento del individuo, la que luego es ampliada, escaneada y pasada a negativo con el accesorio de Windows Paint, resultando una imagen de tamaño semejante. Luego el análisis de la dimensión fractal se realiza con el programa Box-counting dimensión y el paquete computacional Benoit 1.2 (Kenkel y Walker, 1996), el cual escanea la imagen que ha sido guardada previamente como mapa de bits, realizando un algoritmo que va cortando la imagen en cuadrados (Liebovitch y Toth, 1989). Por ello las imágenes deben ser de tamaños similares para que el recuento de

cuadrados dé como resultado una recta con una pendiente que va entre 1 y 2, la cual es la dimensión fractal (Foroutan-Pour *et al.*, 2000).

Probabilidad de cruzar el borde

Para estimar la probabilidad de cruzar el borde de ambas especies de coccinélidos hacia los distintos tipos de hábitat (permeabilidad), se liberó un individuo en un parche de hábitat a 10 cm del borde. Se permitió su movimiento libremente por 10 minutos o hasta que se encontrara a 20 cm del borde, ya sea dentro del parche o en la vegetación contigua. Se anotó su posición al término del período de observación, y el tiempo que demoró en cruzar el borde (cuando lo hizo). Esto se realizó para las seis combinaciones de hábitat: alfalfa-suelo desnudo, alfalfa-maleza, alfalfa-troncos con malezas, suelo desnudo-alfalfa, maleza-alfalfa y troncos con malezas-alfalfa. Cada individuo se observó sólo una vez y se repitió para 20 insectos de cada especie de coccinélido, para cada una de las combinaciones de vegetación. Estos experimentos se realizaron al mismo tiempo que los de movimiento y en las mismas condiciones.

La probabilidad de cruzar el borde para *E. connexa* e *H. variegata* en las distintas combinatorias de tipos de borde se analizó con la prueba de χ^2 , teniendo como hipótesis nula que las especies no responden al borde, es decir, presentan igual probabilidad de cruzar que permanecer en el hábitat inicial.

RESULTADOS

Movimiento en los diferentes tipos de hábitats

Trayectoria de *H. variegata*

En la Tabla 1 se muestran los resultados de los análisis estadísticos para el efecto del tipo de hábitat sobre las variables de movimiento estimadas a partir de las trayectorias de *H. variegata* en los distintos hábitats estudiados. La longitud promedio de los pasos de *H. variegata* varió significativamente con el hábitat ($p=0,007$) siendo mayor en el suelo desnudo que en alfalfa y troncos con malezas. Esta variable alcanzó valores intermedios en malezas (Fig. 4A). El desplazamiento total y neto de *H. variegata* fue similar en los cuatro hábitats estudiados ($p=0,1$ y $p=0,07$) (Fig. 4B y 4C).

La velocidad de movimiento de *H. variegata* fue significativamente mayor en suelo desnudo con respecto a los otros tres hábitats de estudio ($p=0,0002$; Fig. 5A). Por su parte la proporción de tiempo en movimiento fue mayor en alfalfa que en suelo desnudo y malezas, con una proporción intermedia en el hábitat de troncos con malezas ($p=0,0031$; Fig. 5B). Finalmente, el tiempo en que *H. variegata* inició el vuelo en los distintos hábitats varió significativamente ($p=0,01$), demorándose más en emprender vuelo en troncos con malezas, iniciándolo más prontamente en el suelo desnudo. En alfalfa y malezas se obtuvieron valores intermedios (Fig. 5C).

La dimensión fractal de la trayectoria de *H. variegata* varió significativamente con el hábitat ($p=0,004$). Si bien esta fue siempre menor a 1,5, la mayor dimensión fractal se alcanzó en alfalfa y malezas, en tanto la menor se obtuvo en el hábitat de troncos con malezas. En el suelo desnudo se observaron valores intermedios (Fig. 6A). Esto indica que la trayectoria es más tortuosa en alfalfa y más lineal en troncos con malezas.

Los ángulos promedio de giro de *H. variegata* variaron según hábitats ($p=0,03$), alcanzando los mayores valores en malezas y alfalfa, con valores intermedios en troncos con malezas, y el menor valor en suelo desnudo (Fig. 6B).

Tabla 1. Resultados de los Test ANDEVA para el efecto del tipo de hábitat sobre las variables de movimiento de *H. variegata* según sus trayectorias.

<i>Variable</i>	<i>GI</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Log longitud de pasos	3	4,32	0,0070
Log desplazamiento total	3	2,01	0,1180
Log desplazamiento neto	3	2,40	0,0700
Log velocidad	3	7,55	0,0002
Arcoseno (Proporción tiempo en movimiento)	3	5,03	0,0031
Tiempo que demoró en iniciar el vuelo	3	4,26	0,0108
Promedio ángulos de giro	3	3,11	0,0308
Dimensión fractal	3	4,99	0,0039

Hippodamia variegata

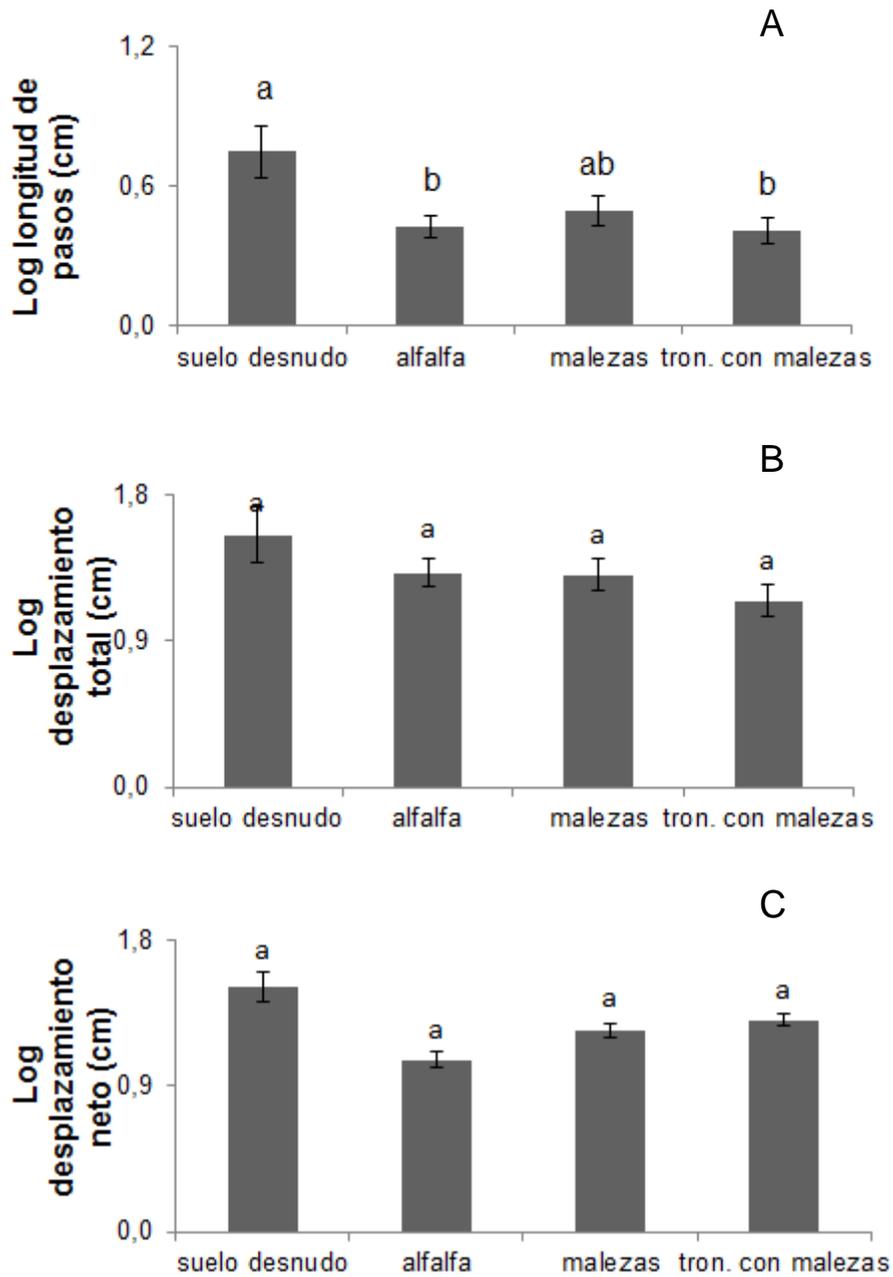


Figura 4. Parámetros de movimiento de las trayectorias de *H. variegata* en los distintos hábitats estudiados. (A) log longitud de pasos (cm); (B) log desplazamiento total (cm); (C) log desplazamiento neto (cm). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas entre las medias según ANDFVA *v* Tukey ($\alpha=0.05$).

Hippodamia variegata

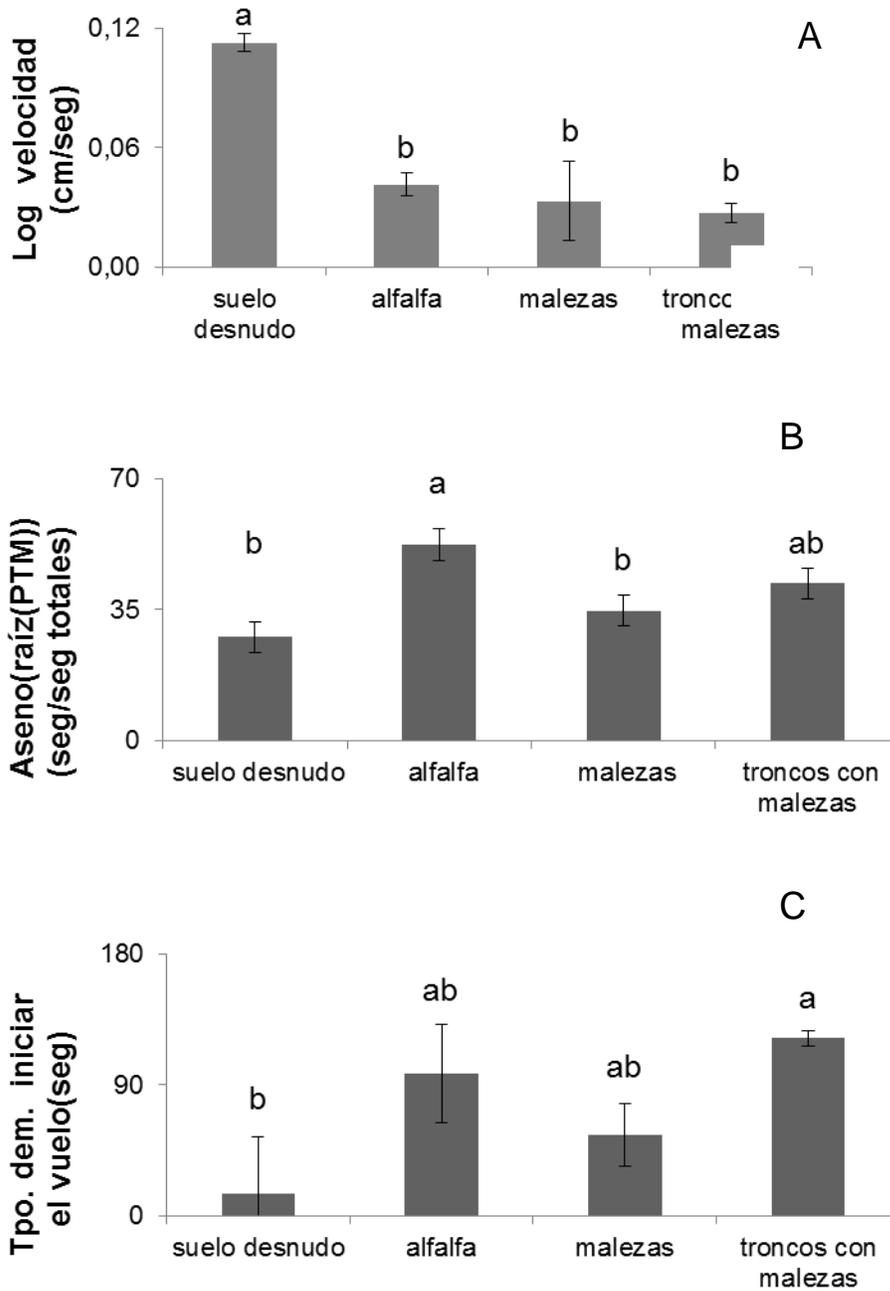


Figura 5. Parámetros de movimiento de las trayectorias de *H. variegata* relacionados al tiempo en los distintos hábitats estudiados. (A) Logaritmo velocidad (cm/seg); (B) Arcoseno (raíz de P.T.M.(proporción tiempo en movimiento)) (seg/seg totales); (C) Tiempo que demoró en iniciar el vuelo (seg). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas entre las medias según ANDEVA v Tukey ($\alpha=0.05$).

Hippodamia variegata

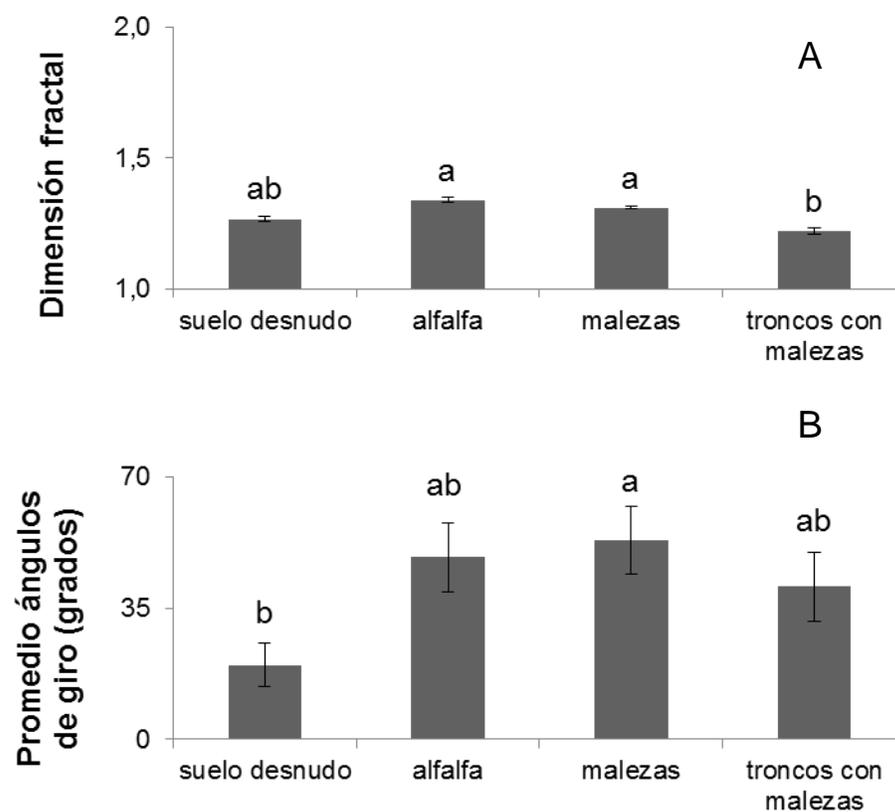


Figura 6. (A) Dimensión fractal de la trayectoria de *H. variegata* en los distintos hábitats estudiados y (B) Ángulos de giro promedio (grados). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas según ANDEVA y Tukey ($\alpha=0,05$).

Trayectoria de *E. connexa*

En la Tabla 2 se muestran los resultados de los análisis estadísticos para el efecto del tipo de hábitat sobre las variables de movimiento estimadas a partir de las trayectorias de *E. connexa* en los distintos hábitats estudiados. La longitud de pasos de *E. connexa* fue significativamente mayor en suelo desnudo, menor en malezas e intermedias en alfalfa y troncos con malezas ($p=0,04$; Fig. 7A). Por su parte el desplazamiento total fue significativamente mayor el suelo desnudo que en los demás hábitats ($p=0,0009$; Fig. 7B). El desplazamiento neto siguió la misma tendencia, pero en este caso las diferencias entre hábitats no fueron significativas ($p=0,06$; Fig. 7C).

La velocidad de *E. connexa* fue significativamente mayor en suelo desnudo que en los tres hábitats ($p=0,0003$; Fig. 8A), mientras la proporción de tiempo en movimiento fue significativamente mayor en suelo desnudo y troncos con malezas, en comparación con alfalfa, que fue el hábitat donde *E. connexa* se movió menos frecuentemente, moviéndose una proporción de tiempo intermedia en el hábitat de malezas ($p=0,003$; Fig. 8B).

Eriopis connexa demoró más tiempo en iniciar vuelo desde el hábitat de alfalfa y menor en suelo desnudo y malezas ($p=0,0016$; Fig. 8C) en tanto en el hábitat de troncos con malezas no difirió de ninguno de los anteriores.

La dimensión fractal de *E. connexa* no varió significativamente con el hábitat aunque tendió a ser mayor en alfalfa ($p=0,08$; Fig. 9A). Los ángulos de giro promedio fueron significativamente mayores en alfalfa y malezas, siendo menores en suelo desnudo y con valores intermedios en troncos con malezas ($p=0,03$; Fig. 9B).

Tabla 2. Resultado de los ANDEVAs para el efecto del tipo de hábitat sobre las variables de movimiento de *E. connexa* según sus trayectorias.

<i>Variable</i>	<i>gl</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Log longitud de pasos	3	2,9	0,0400
Log desplazamiento total	3	2,6	0,0009
Log desplazamiento neto	3	6,0	0,0600
Log velocidad	3	6,9	0,0003
Arcoseno (Proporción tiempo en movimiento)	3	8,1	0,0031
Tiempo que demoró en iniciar el vuelo	3	6,8	0,0016
Promedio ángulos de giro	3	5,4	0,0300
Dimensión fractal	3	2,4	0,0769

Eriopsis connexa

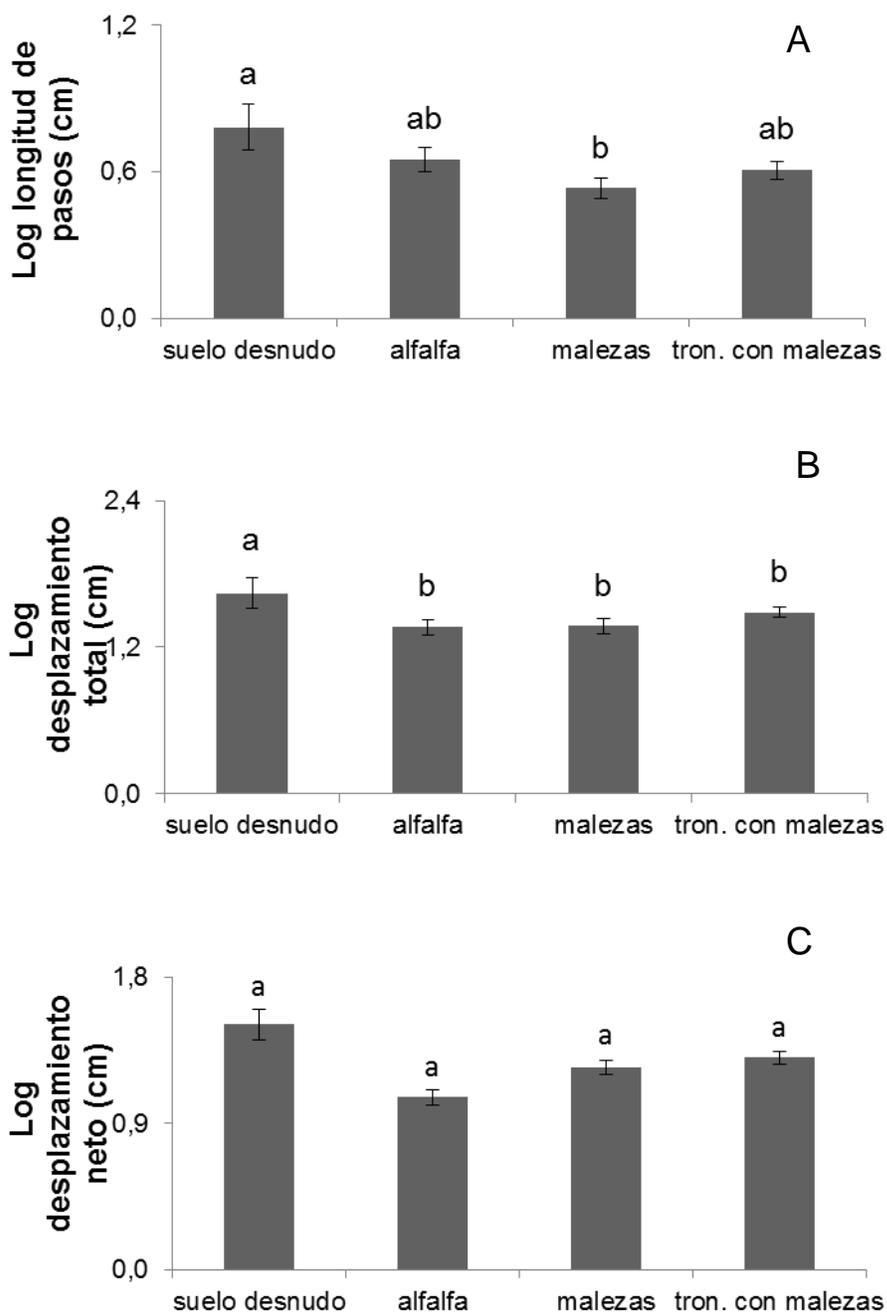


Figura 7. Parámetros de movimiento de *E. connexa* en los distintos hábitats estudiados. (A) Logaritmo longitud de pasos (cm); (B) Logaritmo desplazamiento total (cm); y (C) Logaritmo desplazamiento neto (cm). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas entre las medidas según ANDEVA y Tukey ($\alpha=0,05$).

Eriopis connexa

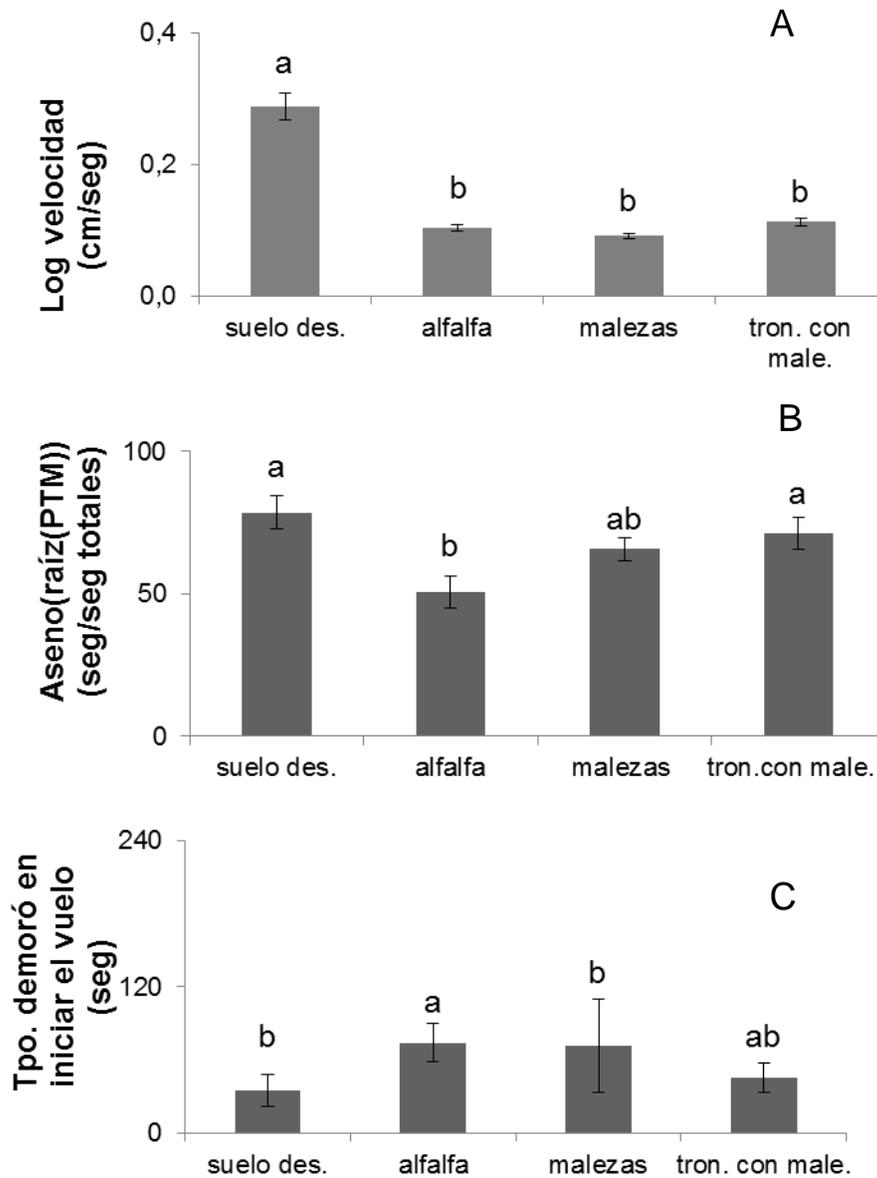


Figura 8. Parámetros de movimiento de *E. connexa* relacionados con el tiempo en los distintos hábitats estudiados. (A) Logaritmo velocidad (cm/seg); (B) Aseno (raíz (Proporción de tiempo en movimiento)) (seg / seg totales)); (C) Tiempo que demoró en iniciar el vuelo (seg). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas entre las medias según ANDEVA y Tukey ($\alpha=0,05$).

Eriopis connexa

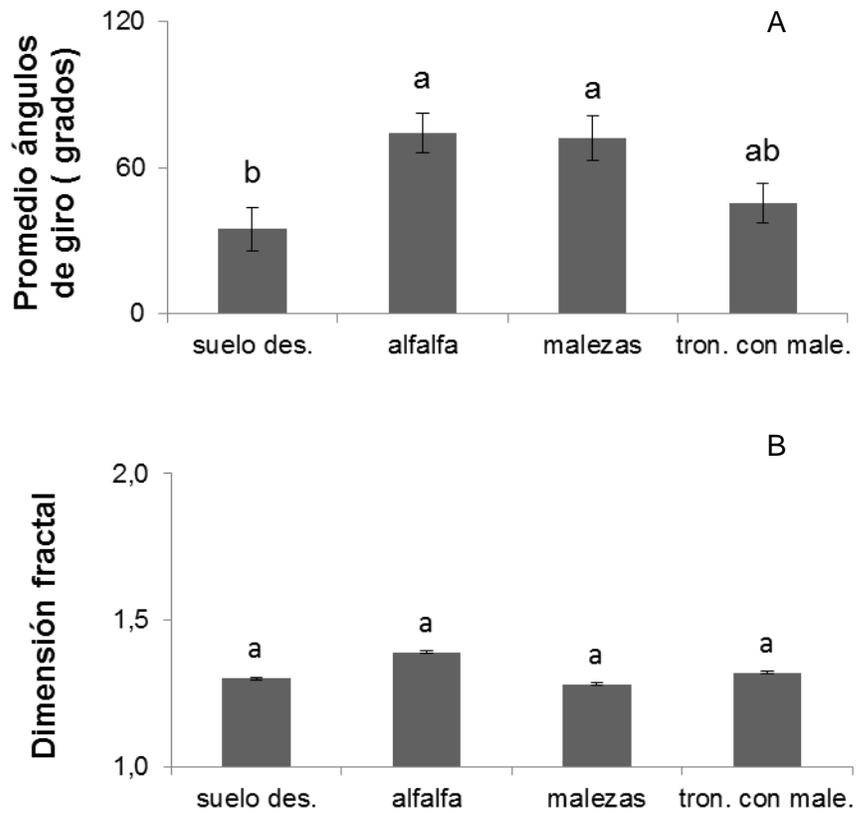


Figura 9. (A) Dimensión fractal de la trayectoria de *E. connexa* en los distintos hábitats estudiados. **(B)** Ángulos de giro promedio (grados). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas según ANDEVA y Tukey ($\alpha=0,05$)

Probabilidad de cruzar el borde

En la Tabla 3 se presenta el número de *H. variegata* y *E. connexa* que permanecieron y cruzaron los bordes para las distintas combinaciones de hábitat. Ningún individuo de ninguna de las dos especies cruzó desde la alfalfa al suelo desnudo, permaneciendo en la alfalfa e incluso caminando hacia el interior del parche de alfalfa. Al enfrentarse los individuos de ambas especies al borde de maleza desde la alfalfa, ellos prefirieron quedarse en la alfalfa, con sólo alrededor de un 25% de los individuos cruzando hacia la maleza. Algo similar ocurrió en *E. connexa* cuando se enfrentaba al borde de troncos, con una alta probabilidad de permanecer en alfalfa (80% de los individuos). Por su parte *H. variegata* no mostró preferencia entre estos dos hábitats, con una proporción similar que permanece en la alfalfa o que cruza hacia los troncos.

En cuanto a la probabilidad de cruzar el borde desde cualquiera de los tres hábitat (suelo desnudo, maleza, troncos) hacia la alfalfa, se observó que una gran proporción de individuos de ambas especies cruzaron desde el suelo desnudo hacia la alfalfa, aunque más individuos de *E. connexa* que de *H. variegata* (5 vs 3) se quedaron en el suelo desnudo, permaneciendo detenidos en una grieta o fisura. Ninguna de las dos especies presentó una preferencia por permanecer o cruzar desde la maleza hacia la alfalfa, con entre 60 y 65% de los individuos permaneciendo en la maleza. Cuando las especies se enfrentaron al borde de alfalfa desde los troncos, se observó que *E. connexa* prefirió cruzar hacia la alfalfa que permanecer en el hábitat de troncos (80%), en cambio *H. variegata* no presentó una preferencia por permanecer en troncos o cruzar hacia la alfalfa.

Tabla 3. Número de individuos (n=20 c/sp) de A) *H. variegata* que permanecen y B) *E. connexa* que permanecen y cruzan el borde para las distintas combinaciones de hábitat.

A) *H. variegata*

Desde	Hacia	Permanecen	Cruzan	Chi ²	P
Alfalfa	Suelo	20	0	20,0	<0,0001
	Maleza	16	4	7,2	0,0073
	Troncos	14	6	3,2	0,0736
Suelo	Alfalfa	3	17	9,8	0,0017
Maleza	Alfalfa	12	8	0,8	0,3711
Troncos	Alfalfa	9	11	0,2	0,6547

B) *E. connexa*

Desde	Hacia	Permanecen	Cruzan	Chi ²	P
Alfalfa	Suelo	20	0	20,0	<0,0001
	Maleza	15	5	5,0	0,0253
	Troncos	16	4	7,2	0,0073
Suelo	Alfalfa	5	15	5,0	0,0253
Maleza	Alfalfa	13	7	1,8	0,1797
Troncos	Alfalfa	4	16	7,2	0,0073

DISCUSIÓN

Movimiento de coccinélidos en diferentes tipos de hábitat

La eficacia de los coccinélidos para controlar plagas en los cultivos depende, entre otros aspectos, de su capacidad de movimiento y permanencia dentro de ellos. En esta Memoria de Título se evaluó si el movimiento de las dos especies de coccinélidos más abundantes en Chile central, variaba entre ellas y según el hábitat.

Los resultados mostraron que efectivamente el tipo de hábitat afecta el movimiento de *E. connexa* e *H. variegata*, particularmente, cuando se comparan hábitats muy disímiles. En suelo desnudo, ambas especies tuvieron una mayor longitud de pasos, caminaron a una mayor velocidad, iniciaron vuelo más prontamente y tuvieron menores ángulos de giro que en los hábitats con vegetación. Un comportamiento similar se ha observado en un estudio realizado en cabras (*Capra hircus* Linnaeus) donde se midió la longitud de pasos y ángulos de giro en dos hábitats distintos, uno con alta densidad estructural y otro con baja densidad estructural, donde se encontró que la longitud de pasos fue mayor y los ángulos de giro fueron de menor tamaño en el hábitat donde había una menor densidad estructural del terreno (Knecht *et al*, 2007).

Esta conducta favorece que los individuos abandonen rápidamente lugares desprovistos de vegetación, carentes de recursos alimenticios y con condiciones microclimáticas estresantes como es el suelo desnudo (Crist *et al.*, 1992; Grez y Villagrán 2000; Grez *et al.*, 2005; 2008; Haynes y Cronin, 2006). Ello ha sido observado en el escarabajo tenebriónido *Eleodes obsoleta* Say cuyo movimiento fue estudiado en mosaicos experimentales de pasto y suelo desnudo. En el suelo desnudo, la distancia recorrida por

unidad de tiempo de este escarabajo fue significativamente mayor que en los parches de pasto, lo que le permitió abandonar este hábitat rápidamente (Wiens *et al.*, 1992).

Al comparar el movimiento de ambas especies entre los hábitat con vegetación (i.e., alfalfa, malezas, y troncos con malezas), para ninguna de las dos especies hubo diferencias significativas en la mayoría de las variables medidas (i.e., longitud de pasos, desplazamiento total y neto, velocidad de movimiento y ángulos de giro) en los distintos hábitats. En el experimento de Grez y Villagrán (2000), en que se simularon mediante mondadientes parches de hábitat con distinta heterogeneidad espacial, *E. connexa* tendió a comportarse de la misma forma que en este estudio, es decir, no distinguió entre los dos parches de hábitat que diferían en estructura (i.e., mondadientes distribuidos aleatoria y uniformemente). En cambio, *H. variegata* sí diferenció significativamente entre un parche y otro, abandonando más rápidamente el hábitat con mondadientes distribuidos uniformemente que el con mondadientes distribuidos aleatoriamente, siendo esta última especie más sensible a la complejidad estructural del hábitat, lo cual no fue observado en el presente estudio.

Donde sí se observaron diferencias en las variables de movimiento entre ambas especies y entre los hábitats estudiados, fue en la proporción del tiempo en movimiento y en el tiempo que demoraron en iniciar el vuelo. Para *H. variegata*, la proporción del tiempo en movimiento fue menor en malezas y mayor en alfalfa, en tanto *E. connexa* tuvo una proporción de tiempo en movimiento menor en alfalfa y mayor en troncos con malezas. Por otra parte, para *H. variegata* el tiempo en iniciar el vuelo fue similar en los tres hábitats, mientras que para *E. connexa* fue menor en malezas y mayor en alfalfa. Estas variaciones pueden estar relacionadas con el uso que cada especie hace de estos hábitats y de sus recursos. Así, la mayor proporción de tiempo en movimiento de *H. variegata* en la alfalfa respecto a la maleza podría indicar que los recursos que esta

especie consume son menos abundantes en alfalfa que en malezas y por ello en el primer hábitat debe asignar más tiempo en su búsqueda. Lo contrario ocurriría con *E. connexa*, la que en alfalfa no sólo asignaría una menor proporción de su tiempo a la búsqueda de presas, donde sus recursos serían más abundantes, sino que además demoraría en abandonar este hábitat dado que tarda más en iniciar el vuelo¹. Por lo anterior, es posible que *H. variegata*, una especie exótica que está ampliando su distribución y abundancia en el país (Grez *et al.*, en prensa) lo haga justamente por ser más generalista en el uso de los recursos que *E. connexa*. De hecho, las malezas albergan una mayor variedad de recursos, no sólo de áfidos como el pulgón de las crucíferas, *Brevicoryne brassicae* (L.), sino además de polen, otro recurso muy utilizado por coccinélidos. Sin embargo, esto debe ser probado ya que aún se desconoce la dieta de *E. connexa* e *H. variegata*.

Al comparar el movimiento de las dos especies de coccinélidos dentro de cada hábitat se observa que la proporción del tiempo en movimiento en alfalfa de *H. variegata* y *E. connexa* fue similar y cercana al 50%. Ello no es consistente con lo descrito por Grez *et al.* (2011), quienes encontraron que el tiempo en movimiento de *H. variegata* en ramas de alfalfa con áfidos era significativamente mayor que el de *E. connexa*. Sin embargo, este estudio se hizo en condiciones de laboratorio, lo que pudo haber afectado la conducta de estas dos especies.

¹ Es necesario hacer notar, sin embargo, que un menor tiempo en iniciar el vuelo no significa necesariamente el abandono más rápido del hábitat puesto que los coccinélidos tienen vuelos cortos y largos (Turchin, 1998), los primeros dentro de un mismo hábitat en la búsqueda de recursos como ocurrió en algunas ocasiones en alfalfa, malezas y troncos con malezas, los segundos a grandes distancias en la búsqueda de nuevos hábitats. En este estudio no diferenciamos entre ambos tipos de vuelo.

Por otra parte, la proporción del tiempo en movimiento de *H. variegata* en suelo desnudo fue muy bajo (~ 25%) en comparación con el de *E. connexa* (~ 80%). En general, en este hábitat *E. connexa* fue capaz de caminar por períodos más largos hasta abandonar el parche, en cambio *H. variegata* se refugiaba en grietas en el suelo, quedándose quieta o emprendiendo el vuelo rápidamente. Esta conducta podría estar relacionada con el tamaño corporal de ambas especies, donde *Eriopis connexa* es significativamente más grande que *H. variegata* ($5,45 \pm 0,09$ mm de longitud vs. $4,74 \pm 0,08$ mm, respectivamente; $F_{1,50} = 57,59$, $P < 0,001$). Se ha descrito que las especies de mayor tamaño (i.e., menor superficie/volumen) están menos expuestas a condiciones adversas que aquellas más pequeñas (Crist *et al.*, 1992; Snider y Gilliam, 2008). Por ello, *E. connexa* sería más tolerante a mantenerse en movimiento y caminar sobre un ambiente estresante, como es el suelo desnudo, que *H. variegata*.

La dimensión fractal es una buena estimación de la linealidad o tortuosidad de las trayectorias de movimiento de los individuos (Nams, 1996; Haynes y Cronin, 2006). Esperábamos que la dimensión fractal hubiese sido mayor en los hábitats con vegetación, que son estructuralmente más complejos y además albergan más recursos, lo que resultaría en trayectorias menos lineales en comparación con el suelo desnudo. Nuestros resultados muestran que la dimensión fractal de las trayectorias de ambas especies de coccinélidos no superó el valor 1,5 que es considerado el valor umbral para establecer que una trayectoria es tortuosa o compleja (Nams, 1996, 2005). Además, sólo en *H. variegata* la dimensión fractal varió significativamente entre hábitats (en *E. connexa* las diferencias entre hábitat fueron marginalmente no significativas, $p = 0,06$). Para *H. variegata* las trayectorias fueron más tortuosas en alfalfa y malezas y más lineales en troncos con malezas e intermedias en suelo desnudo, ésta última probablemente porque se quedaban detenidas en una grieta o volaban y luego continuaban su camino. En un

estudio sobre el movimiento de tres especies de *Eleodes* (*E. extricata*, *E. obsoleta* y *E. hispilabris*) (Coleoptera: Carabidae) en parches de vegetación con distinta complejidad estructural, la dimensión fractal tampoco superó el valor 1,5, sin embargo se vio una tendencia, especialmente en *E. extricata*, a tener una mayor dimensión fractal en el hábitat de arbustos (i.e., hábitat con una mayor complejidad estructural), mientras que en suelo desnudo (i.e., hábitat con menor complejidad estructural) tendió a ser menor (Crist *et al.*, 1992). En esta Memoria de Título, la mayor dimensión fractal observada en alfalfa y malezas podría más bien relacionarse con la oferta de recursos que con la complejidad del hábitat pues el hábitat de troncos con malezas también es estructuralmente complejo y sin embargo allí se obtuvieron las trayectorias más lineales (i.e., con menor dimensión fractal). Sería necesario hacer estudios que permitan separar los efectos de la complejidad estructural y de la oferta de recursos para poner a prueba esta hipótesis.

Probabilidad de cruzar el borde

Otra de las preguntas abordadas en esta Memoria de Título fue si la probabilidad de cruzar un borde entre dos hábitats diferentes por parte de *E. connexa* e *H. variegata* variaba en función de los tipos de hábitat vecinos y según la especie. Nuestros resultados confirman esto aunque en general ambas especies se comportan de manera similar, sólo diferenciándose al ponerlas en el hábitat de troncos con malezas frente a alfalfa. Cuando los individuos de ambas especies se ponen en suelo desnudo adyacente a alfalfa, el 75% u 85% (*E. connexa* e *H. variegata*, respectivamente) cruzan el borde y aquellos individuos que no lo hacen vuelan a otros paisajes o se quedan en grietas. Al ponerlos en la situación inversa, prefieren quedarse en la alfalfa en un 100% y no cruzan al suelo desnudo, como lo ocurrido con *E. connexa* en Grez *et al.* (2005) y con ambas especies en Grez *et al.* (2008). Estos resultados, junto con los obtenidos en los seguimientos de las trayectorias individuales, refuerzan la hipótesis que el suelo desnudo resulta ser un hábitat

inhóspito para ambas especies estudiadas y que el borde alfalfa-suelo desnudo es impermeable para estos coccinélidos, como lo es el borde espartina y marisma para el hemíptero *Prokelisia crocea* (Haynes y Cronin, 2006).

Por otra parte, al poner ambas especies de coccinélidos en la alfalfa cerca del límite con la maleza, ambas especies prefieren quedarse en la alfalfa, pero al ponerlas en la maleza frente a alfalfa ellas no discriminan, quedándose en la maleza una proporción similar de individuos a los que cruzan el borde, al menos en el tiempo que duró la observación. Esto sugiere que la alfalfa es un mejor hábitat que las malezas para ambas especies, pero que la maleza sigue siendo una buena alternativa para estas especies, probablemente con recursos complementarios. En el borde alfalfa-troncos con malezas ocurre algo diferente. Cuando los individuos de ambas especies son colocados en alfalfa ellos prefieren permanecer en este hábitat que cruzar hacia los troncos con malezas, nuevamente sugiriendo que la alfalfa es el hábitat preferido para ambas especies. Sin embargo, al colocarlos en troncos con malezas sólo *E. connexa* prefiere cruzar hacia la alfalfa, no así *H. variegata*. Esto sugiere que *H. variegata* es más tolerante al hábitat de troncos con malezas que *E. connexa*.

Posiblemente esta diferencia en las respuestas de *E. connexa* y *H. variegata* en esta última combinación de hábitats se deba a la cantidad de recursos disponibles que ofrece cada hábitat a cada una de estas especies, como ha sido observado en hembras del tenebriónido *Tribolium castaneum* Herbst (Coleoptera: Tenebrionidae), las que luego de liberadas fuera de parches con diferente disponibilidad de recursos (i.e., alimento y refugio), se mueven más hacia los parches que contienen ambos recursos que a parches desprovistos de éstos, permaneciendo por más tiempo en ellos (Romero *et al.*, 2010). Estos resultados sugieren que *H. variegata* es más generalista en el uso de hábitats (y de recursos posiblemente) que *E. connexa*, y como ya se mencionó, podría ser una de las

causas de su gran abundancia relativa alcanzada en los últimos años (Grez *et al.*, en prensa).

En un estudio paralelo a esta Memoria de Título, donde se evaluó el efecto del tipo de hábitat que rodeaba parches de alfalfa sobre la abundancia poblacional de estas dos especies de coccinélidos en alfalfa se encontró una mayor abundancia de *H. variegata* en parches de alfalfa rodeados por suelo desnudo (Arancibia, 2011). Esto podría ser un efecto directo del tipo de borde sobre el movimiento de esta especie, con el suelo desnudo favoreciendo su inmigración a la alfalfa, que es justamente lo que se demostró en esta Memoria de Título. Sin embargo, la abundancia de estos coccinélidos en alfalfa estaría mediada por mecanismos más complejos que sólo el movimiento, puesto que a pesar que *E. connexa* tuvo patrones de movimiento en general similares a *H. variegata*, esta especie no varió sus abundancias en alfalfa en función del tipo de hábitat de borde, como si lo hizo *H. variegata* (Arancibia, 2011).

En conclusión, el movimiento de coccinélidos depende del tipo de hábitat y de la especie, siendo el suelo desnudo donde dominan movimientos que favorecen su abandono por parte de los coccinélidos y la alfalfa el hábitat donde dominan movimientos que permiten su mayor permanencia allí. Las diferencias a nivel de especie dependerían del uso diferencial de recursos en estos hábitats, lo cual debe estudiarse con mayor detalle en futuras investigaciones.

CONCLUSIONES

- El tipo de hábitat afecta el movimiento de *E. connexa* e *H. variegata*, particularmente cuando se comparan hábitats muy disímiles estructuralmente, como suelo desnudo con aquellos con vegetación. En suelo desnudo, ambas especies tuvieron una mayor longitud de pasos, caminaron a una mayor velocidad, iniciaron vuelo más prontamente y tuvieron menores ángulos de giro que en los hábitats con vegetación.
- Dentro de los hábitat con vegetación, para ninguna de las dos especies hubo diferencias significativas en la mayoría de las variables de movimiento medidas, salvo en la proporción del tiempo en movimiento y en el tiempo que demoraron en iniciar el vuelo, lo que también varió entre especies.
- La dimensión fractal de las trayectorias de ambas especies de coccinélidos en todos los hábitats estudiados no superó el valor 1,5, sugiriendo trayectorias poco complejas. Sólo en *H. variegata* la dimensión fractal varió significativamente entre hábitats, siendo más tortuosas en alfalfa y malezas.
- La probabilidad de cruzar el borde varió según el tipo de hábitats vecinos y el lugar de origen. Al ser liberados en alfalfa, más del 70% permaneció en ese hábitat. En tanto al ser liberados en suelo desnudo menos del 15% permaneció allí. Los otros hábitats presentaron porcentajes intermedios de permanencia, por lo que la alfalfa y el suelo desnudo serían los mejores y peores hábitats para estas especies, respectivamente.
- Al analizar la probabilidad de cruzar el borde a nivel de especie, ambas especies se comportan de manera similar, salvo al liberarlas en troncos con malezas. En este caso *H. variegata* es más tolerante al hábitat de troncos con malezas que *E. connexa*.

- El movimiento de coccinélidos depende del tipo de hábitat y de la especie, siendo el suelo desnudo donde dominan movimientos que favorecen su abandono por parte de los coccinélidos y la alfalfa el hábitat donde dominan movimientos que permiten su mayor permanencia allí. Las diferencias a nivel de especie dependerían del uso diferencial de recursos en estos hábitats, lo cual debe estudiarse con mayor detalle en futuras investigaciones.

BIBLIOGRAFÍA

- **ARANCIBIA, B. 2011.** Efectos del tipo de borde y de la presencia de depredadores homo y heteroespecíficos en la dispersión y abundancia de *Eriopsis connexa* e *Hippodamia variegata* (Coleoptera: Coccinellidae) y de sus presas los áfidos (Homoptera: Aphididae) en alfalfa. Memoria para optar al Título Profesional de Médico Veterinario, Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias, Universidad de Chile.
- **CHAPMAN, D.; DYTHAM, C. 2007.** Landscape and fine-scale movements of a leaf beetle: the importance of boundary behavior. *Oecologia* 154:55–64.
- **CRIST, T.O.; GUERTIN, S.; WIENS, J.A.; MILNE, B.T. 1992.** Animal movement in heterogeneous landscapes: an experiment with *Eleodes* beetles in short grass prairie. *Ecology* 6: 536-544.
- **DÍAZ, S. 2006.** Efectos independientes en el conjunto de la fragmentación y la pérdida de hábitat sobre la abundancia, permanencia y movimiento de los coccinélidos asociados a alfalfa (*Medicago sativa L.*). Memoria para optar al Título Profesional de Médico Veterinario, Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias, Universidad de Chile.
- **FOROUTAN-POUR, K.; DUTILLEUL, P.; SMITH, D. 2000.** Effects of plant population density and intercropping with soybean on the fractal dimension of corn plant skeletal images. *Journal of Agronomy* 184: 89-100.
- **GARDINER, M.; LANDIS, D.; GRATTON, C.; SCHMIDT, N.; O'NEIL, M.; MUELLER, E.; CHACON, J.; HEIMPEL, G.; DIFONZO, C. 2009.** Landscape composition influences patterns of native and exotic lady beetle abundance. *Diversity and Distributions* 15:554-564.

- **GERDING, M.; DEVOTTO, L., 2000.** Plagas de la alfalfa, p. 107-133. En: alfalfa en la Zona Centro Sur de Chile. Colección Libros INIA N° 4, Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Chillán-Chile.
- **GONZÁLEZ, G.F. 2006.** Los Coccinellidae de Chile. [En línea] <http://www.coccinellidae.cl/inicio.php>. [Consulta: 08-08-2011]
- **GONZÁLEZ, G.F. 2008.** Lista y distribución geográfica de especies de Coccinellidae (Insecta: Coleoptera) presentes en Chile. Boletín del Museo de Historia Natural (Chile) 57: 77-107.
- **GOODWIN, B.J.; FAHRIG, L. 2002.** Effects of landscape structure on the movement behavior of specialized goldenrod beetle, *Trirhabda borealis*. Canadian Journal Zoology 80: 24-35.
- **GREZ, A.A. 1997.** Effect of habitat subdivision on the population dynamics of herbivorous and predatory insects in central Chile. Revista Chilena de Historia Natural 70: 481-490.
- **GREZ, A.A.; PRADO, E. 2000.** Effect of plant patch shape and surrounding vegetation on the dynamics of predatory coccinellids and their prey *Brevicoryne brassicae* (Hemiptera: Aphididae). Environmental Entomology 29: 1244-1250.
- **GREZ, A.A.; VILLAGRÁN, P. 2000.** Effects of structural heterogeneity of laboratory arena on the movement patterns of adult *Eriopis connexa* and *Hippodamia variegata* (Coleoptera: Coccinellidae). European Journal of Entomology 97: 563-566.
- **GREZ, A.A.; ZAVIEZO, T.; TISCHENDORF L.; FAHRIG, L. 2004.** A transient, positive effect of habitat fragmentation on insect population densities. Oecologia 144: 444-451.

- **GREZ, A.A.; ZAVIEZO, T.; RÍOS, M. 2005.** Ladybird (Coleoptera: Coccinellidae) dispersal in experimental fragmented alfalfa landscapes. *European Journal of Entomology*. 109: 209-216.
- **GREZ, A.A.; ZAVIEZO, T.; RIVERA, P. 2007.** Foliar and ground-foraging predators of aphids associated with alfalfa crops in Chile: Are they good or bad partners. *Biocontrol Science and Technology* 17: 1071-1077.
- **GREZ A.A.; ZAVIEZO, T.; DÍAZ, S.; CAMOUSSEIGT B.; CORTÉS G. 2008.** Effects of habitat loss and fragmentation on the abundance and species richness of aphidophagous beetles and aphids in experimental alfalfa landscapes. *European Journal of Entomology* 105: 411-420.
- **GREZ, A.A.; TORRES, C.; ZAVIEZO, T.; LAVANDERO B.; RAMIREZ, M. 2010.** Migration of coccinellids to alfalfa fields varying in adjacent vegetation in central Chile. *Ciencia e Investigación Agraria* 37: 111-121.
- **GREZ, A.A.; ZAVIEZO, T.; MANCILLA A. 2011.** Effect of prey density on intraguild interactions among foliar- and ground-foraging predators of aphids associated with alfalfa crops in Chile: a laboratory assessment. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 139:1–7.
- **HAYNES, K.J.; CRONIN, J.T. 2006.** Interpatch movement and edge effects: the role of behavioral responses to the landscapes matrix. *Oikos* 113: 43-54.
- **HOVEL, K.; WAHLE, R. 2010.** Effects of habitat patchiness on American lobster movement across a gradient of predation risk and shelter competition. *Ecology* 91: 1993-2002.
- **JACKSON, H.; BAUM, K.; TRISTAN, R.; CRONIN, J. 2009.** Habitat-specific movement and edge- mediated behavior of the saprixylic insect *Odontotaenius disjunctus* (Coleoptera: Passalidae). *Environmental Entomology* 38: 1411-1422.

- **JI C. W.; LEE S. H.; KWAK I.-S.; CHA E. Y., LEE S.-K.; CHON T.S. 2006.** Computational analysis of movement behaviors of Medaka (*Oryzias latipes*) after treatments of copper by using fractal dimension and artificial neural networks. *Environmental Toxicology*: 93-107.
- **KAREIVA, P. 1987.** Habitat fragmentation and stability of predator- prey interactions. *Nature* 326: 388- 390.
- **KENKEL, N; WALKER, D. 1996.** Fractal in the biological sciences. *Coenoses* 11: 77-100.
- **KNEGT, H.; HENGEVELD, G.; LANGEVELDE, F.; BOER, W.; KIRKMAN, K. 2007.** Patch density determines movement patterns and foraging efficiency of large herbivores. *Behavioral Ecology* 18: 1065-1072.
- **LIEBOVITCH, L.; TOTH, T. 1989.** A fast algorithm to determine fractal dimensions by box counting. *Physics Letters A* 141: 389-390.
- **NAMS, V. 1996.** The VFractal: a new estimator for fractal dimension of animal movement paths. *Landscape Ecology* 11: 289-297.
- **NAMS, V. 2005.** Using animal movement paths to measure response to spatial scale. *Oecologia* 143: 179-188.
- **PHOOFOLO, M.; GILES, K.; ELLIOTT, N. 2010.** Effects of relay-intercropping sorghum with wheat, alfalfa, and cotton on lady beetle (Coleopera: Coccinellidae) abundance and species composition. *Environmental Entomology* 39: 763-774.
- **RAND, T.; TILIANAKIS J.; TSCHARNTKE, T. 2006.** Spillover edge: the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology Letters* 9: 603-614.

- **REBOLLEDO, R.; KLEIN, C.; AGUILERA, A. 2007.** Coccinellini (Col. Coccinellidae) presentes en diferentes estratos vegetacionales en la IX región de La Araucanía (Chile). *IDESIA (Chile)* 25: 63-71.
- **ROMERO, S.; CAMPBELL, J.; NECHOLS, J.; WITH, K. 2010.** Movement behavior of a red flour beetle: response to habitat cues and patch boundaries. *Environmental Entomology* 39: 919-929.
- **SHORTHOUSE, D. 2003.** Assessing individual spider movements. *Canadian Arachnologist* 4: 7-11.
- **SNIDER, S.; GILLIAM, J. 2008.** Movement ecology: size-specific behavioral response of an invasive snail to food availability. *Ecology* 89: 1961-1971.
- **SOTO, P. 2000.** Alfalfa en la zona centro sur de Chile. Instituto de Investigaciones Agropecuarias. Chillán, Chile. 265 p.
- **STATSOFT, INC. 2004.** Statistica (Data analysis software system). Version 7. www.statsoft.com.
- **SZSZKO, J.; GRYUNTAL S.; AXEL SCHWERK. 2004.** Differences in locomotory activity between male and female *Carabus hortensis* (Coleoptera: Carabidae) in a pine forest and a beech forest in relation to feeding state. *Environmental Entomology* 33: 1442-1446.
- **TORRES, C. 2009.** Migración de insectos depredadores afidófagos adultos en función del hábitat que rodea a cultivos comerciales de alfalfa. Memoria para optar al Título Profesional Médico Veterinario, Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias, Universidad de Chile.
- **TSCHARNTKE, T.; BOMMARCO, R.; CLOUGH, J.; CRIST, T.O.; KLEIJN, D.; RAND, T.A.; TYLIANAKIS, J.M.; VAN NOUHUYS, S.; VIDAL, S. 2007.**

Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biological Control* 43: 294-309.

- **TURCHIN, P. 1998.** Quantitative analysis of movement: measuring and modeling population redistribution in animals and plants. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 396p.
- **VIERA, B. 2009.** Interacción entre coccinélidos exóticos y nativos en alfalfa: ¿existe competencia interespecífica o depredación intragremio entre *Hippodamia variegata* (Goeze) y *Eriopis connexa* (Germar)? Memoria para optar al Título Profesional de Ingeniero Agrónomo. Facultad de Agronomía, Universidad de Chile. Pp. 15-27.
- **WHITTINGTON, J.; ST. CLAIR, C.; MERCER, G. 2004.** Path tortuosity and the permeability of roads and trails to wolf movement. *Ecology and Society* 9: 4. [En línea]: URL: <http://www.ecologyandsociety.org/vol9/iss1/art4> [Consulta: 08-08-2011].
- **WIENS, J.A.; SCHOOLEY, R.L; WEEKS, D. Jr. 1997.** Patchy landscapes and animal movements: do beetles percolate? *Oikos* 78: 257-264.
- **ZAR, J.H. 1996.** Biostatistical Analysis. Tercera edición. Prentice Hall, New Jersey, US. 662 p.
- **ZAVIEZO, T.; GREZ, A.A.; DONOSO, D. 2004.** Dinámica temporal de coleópteros asociados a alfalfa. *Ciencia e Investigación Agraria* 31: 29-38.
- **ZAVIEZO, T.; GREZ, A.A.; ESTADES, C. 2006.** Effects of habitat loss, habitat fragmentation, and isolation on the density, species richness, and distribution of Ladybeetles in manipulated alfalfa landscapes. *Ecological Entomology* 31: 646-656.