



UNIVERSIDAD DE CHILE - FACULTAD DE CIENCIAS - ESCUELA DE PREGRADO

**“EFECTOS DE LA COMPOSICIÓN Y CONFIGURACIÓN DEL
PAISAJE, A DIFERENTES ESCALAS ESPACIALES, SOBRE LA
DIVERSIDAD TAXONÓMICA Y FUNCIONAL DE
COMUNIDADES DE COCCINÉLIDOS Y POBLACIONES DE
ÁFIDOS EN ALFALFALES DE LA REGIÓN METROPOLITANA”**

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Bióloga con mención en Medio Ambiente.

Fernanda Belén Bravo Sayes

Directora del seminario de título: Audrey A. Grez Villarroel

Noviembre, 2021
Santiago, Chile



INFORME DE APROBACIÓN DE SEMINARIO DE TÍTULO

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias, de la Universidad de Chile que el Seminario de Título, presentad por la Srta. Fernanda Belén Bravo Sayes

“Efectos de la composición y configuración del paisaje, a diferentes escalas espaciales, sobre la diversidad taxonómica y funcional de comunidades de coccinélidos y poblaciones de áfidos en alfalfaes de la Región Metropolitana”

Ha sido aprobado por la comisión de evaluación, en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al título de Bióloga con mención en Medio Ambiente.

Mg. Audrey Grez Villarroel

Directora Seminario de título

Dr. Claudio Veloso Iriarte

Presidente Comisión

Dr. Rodrigo Vásquez

Evaluador

Santiago de Chile, noviembre de 2021.

Biografía



Fernanda Belén Bravo Sayes nació el 10 de junio de 1997 en Santiago, Chile. Hija única que creció rodeada del amor de sus padres y mascotas. Desde temprana edad se sintió atraída por la naturaleza y las problemáticas del medioambiente. Más tarde, en 2015 esta preocupación la llevaría a elegirla carrera de Biología Ambiental. Con el paso del tiempo en la carrera se fue fortaleciendo aún más su amor, valor y respeto hacia la naturaleza de Chile y el mundo. Su meta a futuro es poder contribuir en la educación y valoración de la flora y fauna de Chile.

Dedicatoria

A mis padres que me han acompañado, apoyado y amado toda la vida.

A mi compañero que ha estado incondicionalmente junto a mí, entregándome amor, apoyo y contención, haciéndome sentir siempre única y especial.

A mi Valentín y a mis demás angelitos que me han acompañado y entregado amor incondicionalmente, entregándome momentos hermosos que llevaré por siempre en mi corazón.

Agradecimientos

Agradezco a mi tutora Audrey por la enseñanza, guía y paciencia en la elaboración de mi proyecto de tesis, además por permitirme ser parte del LEAF. A Elizabeth Gazzano por toda su ayuda y apoyo en los terrenos, los cuales fueron muy bonitos y amenos con su compañía. A mis compañeros del LEAF, en especial a Alonso por estar siempre presente cuando necesite ayuda. Agradezco a mis amigos y por sobre todo a mi familia, Juan Pablo y mis angelitos que estuvieron siempre conmigo apoyándome incondicionalmente en todo este proceso.

Este Seminario de Título fue financiado por el proyecto FONDECYT 1180533.

Índice de contenidos

Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Objetivos	8
Materiales y Métodos	8
Resultados	16
Discusión	27
Conclusiones	34
Referencias	35
Anexos	46

Índice de tablas

Tabla 1. Métricas utilizadas para caracterización de heterogeneidad y composición de paisajes.	12
Tabla 2. Abundancia de especies de coccinélidos recolectados en 20 campos de alfalfa al sur de la Región Metropolitana desde octubre de 2020 a marzo de 2021, y rasgos de las especies según Grez et al. (2021).	19
Tabla 3. Análisis de varianza (ANDEVA) para variables de paisaje paramétricas y Kruskal-Wallis para variables no paramétricas en 3 radios de estudio (1500, 1000 y 500 m). Se muestra el promedio y error estándar para cada métrica en cada radio. Se utilizó la prueba de comparaciones múltiples de “Tukey” para variables paramétricas y significativas (Tukey, 1953); “Test de Dunn” para variables no paramétricas significativas (Dunn, 1964). Datos obtenidos mediante el software Infostat 2016 (Di Rienzo et al., 2016). SHDI: índice de diversidad de Shannon; SHEI: índice de equitatividad de Shannon; np: número de parches; ed: densidad de bordes (ha); msi: forma media del parche; mps: tamaño medio del parche (ha). En negrita se muestran aquellos resultados significativos.	21
Tabla 4. Índices de diversidad taxonómica y funcional de coccinélidos obtenidos para los 20 alfalfales Shannon_H: índice diversidad de Shannon; Chao-1: riqueza de especies; FD: riqueza funcional; FDiv: divergencia funcional.	22
Tabla 5. Estadísticas de selección de modelos lineales generalizados (GLM) para evaluar la abundancia de áfidos en función de la diversidad taxonómica y funcional de coccinélidos. En negrita se muestra el mejor modelo con AICc mínimo. Shannon_H: índice diversidad de Shannon; FD: riqueza funcional; FDiv: Divergencia funcional.	25
Tabla 6. Resultados del Modelo Lineal Generalizado (GLM) que mejor explica la relación entre la diversidad taxonómica (Shannon_H) y funcional (FD y FDiv) de coccinélidos con la abundancia de áfidos. Los pares de variables relacionadas con “:”, indican la interacción entre ambas variables.	25

Índice de figuras

- Figura 1.** Vista de Google Earth Pro que muestra la ubicación de los 20 alfalfaes muestreados, al sur de Santiago, Chile. Fuente: Google Earth Pro. 9
- Figura 2.** Porcentaje de uso y cobertura de suelo para cada alfalfal para cada radio **A) 1500 m, B) 1000 m y C) 500 m.** 20
- Figura 3.** Relación entre variables de paisaje medidas a escalas de **A) 1500 m, B) 1000 m y C) 500 m** con la diversidad taxonómica y funcional de coccinélidos. Se muestra el resultado de la regresión de mínimos cuadrados parciales (PLS) entre las variables predictoras (círculos amarillos) para la composición (13 tipos de cobertura) y heterogeneidad configuracional (mps, msi, np y ed) y composicional (SHDI y SHEI) de los paisajes circundantes de los alfalfaes con las variables respuesta (puntos rojos) de diversidad taxonómica (Chao-1 y Shannon_H) y funcional (FD y FDiv) de coccinélidos. Los puntos azules representan cada alfalfal. 24
- Figura 4.** Correlación entre las interacciones de las variables taxonómicas y funcionales (Shannon_H, FD, FDiv) con la abundancia de áfidos obtenidas mediante el Modelo Lineal Generalizado (GLM). Gráfico generado utilizando el software R Core Team (2021). RStudio: Integrated Development Environment for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>. 26
- Figura 5.** Asociación estimada entre la riqueza de especies (Chao-1) y la riqueza funcional (FD) para 20 alfalfaes al sur de la Región Metropolitana. Gráfico generado utilizando el software R Core Team (2021). RStudio: Integrated Development Environment for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com> 27

Resumen

Los coccinélidos (Coleoptera: Coccinellidae) son capaces de controlar de manera eficiente las poblaciones de áfidos (Hemiptera: Aphididae). Por ende, se consideran enemigos naturales importantes para la prestación del servicio de control de plagas en ecosistemas agrícolas. Una mayor diversidad taxonómica se ha asociado de forma positiva con el control de plagas, pero esto puede variar según las relaciones que se den entre enemigos naturales, ya sea antagónicas, de complementariedad o redundancia. Recientemente, se ha sugerido estimar la diversidad funcional de los ensambles de enemigos naturales, ya que entrega información más detallada y confiable sobre los servicios ecosistémicos como el control de plagas. Esta diversidad mide características físicas o de comportamiento que representan la diversidad de funciones de las especies. La diversidad taxonómica y funcional de enemigos naturales en un cultivo puede depender de la composición y heterogeneidad del paisaje, a distintas escalas espaciales. Así, distintos tipos de paisajes pueden actuar como filtros para determinadas especies y/o rasgos. Además, la diversidad taxonómica y funcional se relacionan de forma positiva si hay baja redundancia. Esto indica que cada especie tiene una combinación única de rasgos y puede mejorar el servicio de control de plagas. El objetivo general de este trabajo fue evaluar los efectos de la composición y configuración del paisaje, a diferentes escalas espaciales, sobre la diversidad taxonómica y funcional de comunidades de coccinélidos y poblaciones de áfidos en alfalfales de la Región Metropolitana. Los resultados indican que la asociación entre la composición y la heterogeneidad composicional del paisaje con la diversidad taxonómica y funcional de coccinélidos fueron más relevantes que la heterogeneidad configuracional. La composición del paisaje fue relevante a 1000 y 1500 m, mientras que la heterogeneidad composicional adquirió importancia a 500 m. Por otra parte, la asociación entre la diversidad taxonómica y funcional de coccinélidos se relacionó positiva y significativamente con la abundancia de áfidos y, además, se encontró una relación fuerte y positiva entre la diversidad de especies y la diversidad funcional. Este trabajo resalta la importancia de conservar comunidades ricas y diversas de coccinélidos, tanto taxonómica como funcionalmente que incluya a las especies nativas, mediante

prácticas que promuevan y mantengan las coberturas naturales o seminaturales alrededor de los alfalfaes.

Abstract

Coccinellids (Coleoptera: Coccinellidae) are able to efficiently control aphid populations (Hemiptera: Aphididae). Therefore, they are considered important natural enemies for the provision of pest control service in agricultural ecosystems. Higher taxonomic diversity has been positively associated with pest control, but this may vary depending on the relationship between natural enemies, whether antagonistic, complementary or redundant. Recently, it has been suggested to estimate the functional diversity of natural enemy assemblages, since it provides more detailed and reliable information on ecosystem services such as pest control. This diversity measures physical or behavioral characteristics that represent the diversity of functions of species. Taxonomic and functional diversity of natural enemies in a crop can depend on the composition and heterogeneity of the landscape, at different spatial scales. So, different types of landscapes may act as filters for certain species and/or traits. Furthermore, taxonomic and functional diversity are positively related if there is low redundancy. This indicates that each species has a unique combination of traits that can improve pest control service. The general objective of this work was to evaluate the effects of the composition and configuration of surrounding landscape, at different spatial scales, on taxonomic and functional diversity of coccinellid communities and aphid populations in alfalfa crops of the Metropolitan Region. Results indicate that the association between the composition and compositional heterogeneity of landscapes with the taxonomic and functional diversity of coccinellids was more relevant than the configurational heterogeneity. The composition of landscape was relevant at 1000 and 1500 m, while compositional heterogeneity became important at 500 m. On the other hand, the association between the taxonomic and functional diversity of coccinellids was positively and significantly related to the abundance of aphids and in addition, a strong and positive relationship was found between the species diversity and functional diversity. This work highlights the importance of conserving rich and diverse

coccinellid communities, both taxonomically and functionally, including native species, through practices that promote and maintain natural or semi-natural covers around alfalfa crops.

Introducción

La intensificación de la agricultura y la pérdida de hábitat amenazan la biodiversidad y los servicios ecosistémicos que esta entrega (Foley 2005; Vanbergen & Bohan 2020). Uno de los servicios importantes corresponde al control biológico de plagas que ejercen los enemigos naturales, el cual ha sido valorado en 4,5 USD mil millones anuales sólo en los Estados Unidos (Losey & Vaughan, 2006; Letourneau et al., 2009; Power, 2010). Este servicio puede ser afectado por la estructura de los paisajes que rodean los cultivos, modulando la abundancia y diversidad de enemigos naturales de plagas. La estructura de paisajes se define, por un lado, por su composición, que hace referencia al número y proporción de diferentes tipos de hábitat o usos de suelo, y por otro, por su configuración, que se relaciona con la disposición espacial de los parches con distintos usos de suelo (Fahrig et al., 2011). En general, una mayor proporción de hábitats semi-naturales tiene efectos positivos sobre la abundancia y diversidad de los enemigos naturales. Por su parte, una mayor heterogeneidad configuracional del paisaje se ha asociado con una mayor diversidad y abundancia de enemigos naturales (Rondoni et al., 2021; Zhang et al., 2020). También se ha encontrado que los enemigos naturales pueden ser más influenciados por un componente del paisaje que por otro. En un paisaje de Corea del Sur, por ejemplo, el efecto del aumento de la complejidad configuracional fue positivo y mayor que el de la composición sobre la abundancia y riqueza de enemigos naturales, como parasitoides, sírfidos y avispas, excepto para algunos taxones como arañas y carábidos, para los cuales no hubo efecto (Martin et al., 2016). De forma contraria, también se han encontrado mayores efectos de la composición que de la configuración sobre enemigos naturales de plagas (Plečáš et al., 2014), pero en lo que la mayor parte de los estudios coinciden es que, los enemigos naturales de plagas de herbívoros en cultivos son afectados por el paisaje que rodea estos cultivos. Adicionalmente, los componentes del paisaje pueden generar cambios en el control biológico, vía sus efectos en los enemigos naturales. De hecho, se

ha considerado que la estructura de paisajes (composición y configuración) puede ser un importante impulsor del control de plagas (Martin et al., 2019; Haan et al., 2020). Por lo general, una mayor supresión de plagas ocurre en campos de cultivo rodeados por una mayor proporción de hábitats no agrícolas o semi-naturales. Además, la configuración del paisaje también tiene efectos sobre el control de plagas, ya que los enemigos naturales pueden moverse entre distintos hábitats a través de los bordes. Por ello, la densidad de los setos vivos arbóreos que rodean los cultivos o la disposición espacial de otros hábitats en el paisaje pueden afectar el control biológico, independiente de la cantidad de hábitat presente (Zhang et al., 2020).

La mayoría de las veces, la información sobre la respuesta de los enemigos naturales a la composición y configuración del paisaje se encuentra en términos de entidades taxonómicas, en donde la riqueza de especies y la abundancia de las poblaciones son componentes esenciales de su biodiversidad (Wong et al., 2018). En la práctica, la riqueza de especies ha recibido la mayor atención, y la diversidad de enemigos naturales se ha utilizado como un indicador de la prestación de servicios de control de plagas (Snyder, 2019). Así, en general, una mayor diversidad de enemigos naturales se ha asociado a un control de plagas más eficiente. Por ejemplo, Cardinale et al. (2003) encontraron que, al aumentar la riqueza de enemigos naturales, la densidad poblacional de su presa, el pulgón del guisante (*Acyrtosiphon pisum*), fue menor que cuando se tenía a cada especie de enemigo natural por sí sola. Pero, también se han demostrado efectos negativos en el control biológico al aumentar la riqueza de enemigos naturales. En un meta-análisis de Letourneau et al. (2009), si bien el 69,5% de las comparaciones mostró un mayor nivel de supresión de herbívoros con una mayor riqueza de enemigos naturales, un 30% mostró que la supresión se vio atenuada en escenarios de mayor riqueza de enemigos naturales. Por ende, el efecto de la riqueza puede variar dependiendo de las interacciones que se dan entre los enemigos naturales, desde efectos positivos, por complementariedad, negativos, por depredación dentro del gremio, o neutros, por redundancia entre las especies (Straub & Snyder, 2006; Straub et al., 2008).

Más recientemente, se ha propuesto el uso de la diversidad funcional para comprender de mejor forma el funcionamiento ecosistémico. Esta se basa en medir la diversidad de rasgos

funcionales, los cuales son componentes del fenotipo de un organismo que influyen en la coexistencia y función del ecosistema (Cadotte et al., 2011). Estos rasgos comprenden cualquier característica morfológica, conductual, fenológica o fisiológica de las especies (Petchey & Gaston, 2006; Violle et al., 2007). Dentro de los rasgos más utilizados para determinar la diversidad funcional en enemigos naturales están el tamaño corporal, la dieta, la capacidad de dispersión, la fenología y la especialización del hábitat (Schuldt et al., 2014; Rusch et al., 2015; Redhead et al., 2020). El tamaño corporal puede predecir múltiples procesos ecológicos y se correlaciona con patrones de distribución, capacidad de dispersión, tasa de crecimiento, capacidad de alimentación y fecundidad (Rigal et al., 2018; Liere et al., 2019). En cuanto a la dieta, esta indica el grupo de presas esencial que consumen las especies para su supervivencia y reproducción, pudiendo haber hábitos de alimentación generalistas o especializados (Rusch et al., 2015; Liere et al., 2019). La capacidad de dispersión influye en la colonización de hábitats adecuados y en la utilización de paisajes fragmentados, lo cual es relevante para conocer la capacidad de un ecosistema para preservar organismos de poca movilidad (Woodcock et al., 2013). Se ha mencionado que estos rasgos (tamaño corporal, dieta y dispersión) median las respuestas de enemigos naturales al paisaje y que muestran relaciones significativas con el uso de la tierra (Minor et al., 2017; Redhead et al., 2020). Respecto a la fenología, enemigos naturales que difieren en esta pueden ejercer un control complementario de plagas, por ejemplo, dominando algunos en primavera y otros en el verano, manteniendo así la supresión de plagas en el tiempo (Straub et al., 2008). La especialización de hábitat representa el nicho espacial de las especies, indicando si son especialistas o generalistas de distintos tipos de hábitats. Esto puede ser determinante a la hora de que las especies colonizan un cultivo, ya que la complejidad del paisaje puede afectar diferencialmente a especialistas y generalistas (Chaplin-Kramer et al., 2011).

Los efectos de los componentes del paisaje sobre la diversidad taxonómica y funcional de los enemigos naturales en los cultivos pueden depender de la escala espacial (local o de paisaje). Un meta-análisis mostró que enemigos naturales en sistemas agrícolas son afectados por la escala local y del paisaje circundante de diferentes maneras, dependiendo del grupo taxonómico (Gonthier et al., 2014). También se ha propuesto que los efectos de

la fragmentación y la cantidad de hábitat disponible sobre los enemigos naturales ocurren a distintas escalas espaciales. Se espera que los efectos de la fragmentación del hábitat ocurran a pequeña escala, ya que estos influirán en la reproducción y disponibilidad de recursos de alimentación de los enemigos naturales, mientras que la diversidad de hábitat disponible tendrá efectos a mayores escalas, ya que influirá en el éxito de la capacidad de dispersión (Miguet et al., 2016). Asimismo, se ha mencionado que la escala a la cual responden los enemigos naturales puede depender del grado de especialización en la dieta, con enemigos naturales generalistas respondiendo a la complejidad del paisaje a una escala mayor que enemigos naturales especialistas (Chaplin-Kramer et al., 2011). De igual forma, la diversidad funcional de enemigos naturales en un cultivo puede depender del paisaje que lo rodea, a distintas escalas espaciales (Schirmel et al., 2016). En Alemania, por ejemplo, Gallé et al. (2018) encontraron una mayor diversidad funcional de carábidos en campos de trigo más pequeños a escala de paisaje (3,3 y 3,7 ha respecto de 21,7 y 18,3 ha), y con mayor heterogeneidad configuracional. Sin embargo, a pesar de que algunas investigaciones estudian los efectos de los componentes del paisaje sobre la biodiversidad a diferentes escalas, la información que se tiene sobre la respuesta de las comunidades de enemigos naturales aún es limitada, especialmente en relación a la diversidad funcional. De hecho, se ha señalado que los rasgos funcionales pueden ser más sensibles a los cambios en la escala del paisaje que los índices de diversidad alfa, como la riqueza de especies (Gallé et al., 2018).

La relación entre la diversidad funcional y de especies es importante para entender los mecanismos que actúan en distintas comunidades (Micheli & Halpern, 2005). La fuerza y la forma que tiene la relación entre la diversidad taxonómica y funcional de las especies informará sobre el grado de redundancia ecológica dentro de las comunidades (Micheli & Halpern, 2005). Según la hipótesis del aseguramiento del servicio, una mayor redundancia significa que diferentes especies que coexisten tienen efectos ecológicos similares, por lo que remover especies no afectaría la diversidad funcional ni el funcionamiento del ecosistema, ya que las especies funcionalmente equivalentes pueden estabilizar los procesos del ecosistema, compensando la función de las especies perdidas (Feit et al., 2019). Por ende, una mayor redundancia implica que la diversidad funcional permanecerá

constante a cambios en la diversidad de taxonómica. Por otro lado, una baja redundancia funcional existe cuando cada especie presente en una comunidad tiene una combinación única de rasgos. Por lo tanto, a medida que aumenta la diversidad taxonómica también lo hará la diversidad funcional (Flynn et al., 2009; Garibaldi et al., 2015). En este caso, la pérdida de especies puede generar fuertes descensos en la diversidad funcional provocando resultados inciertos en el funcionamiento del ecosistema, dependiendo de qué especies se pierden primero (Le Provost et al., 2020). El análisis de la relación entre la diversidad taxonómica y funcional en insectos ha sido explorado en polinizadores (Garibaldi et al., 2015), pero muy poco en enemigos naturales de plagas, a excepción de los trabajos de Ibarra et al. (2021) que analizaron el efecto de los filtros socio-ecológicos sobre la diversidad funcional de escarabajos en los Andes del centro-sur de Chile y Bihn et al. (2010) que estudiaron la diversidad funcional de hormigas en bosques tropicales secundarios de Brasil.

Uno de los grupos de insectos de gran importancia ecológica y económica son los coccinélidos (Coleoptera: Coccinellidae) ya que, al tener un hábito carnívoro, son capaces de depredar plagas y ejercer un control eficiente de sus poblaciones (González, 2006; Costamagna & Landis 2007; Lierte et al., 2019). Chile tiene 120 especies, 87% de las cuales son nativas (Rondoni et al., 2021). La mayor parte de coccinélidos se concentra en la zona central, en donde se desarrolla gran parte de la agricultura. Ellos son particularmente abundantes y diversos en cultivos de alfalfa (*Medicago sativa*), representando al menos el 50% de la actividad depredadora sobre áfidos (Hemiptera: Aphididae) (Ximenez-Embun et al., 2014; Molina 2021). Trabajos previos en esta región han mostrado que aquellos alfalfaes con una mayor abundancia de coccinélidos nativos tienen un mejor control biológico de áfidos (Grez et al., 2013). Sin embargo, en Chile se han introducido varias especies de coccinélidos exóticos para el control biológico, como *Hippodamia convergens* Guerin-Meneville, *Hippodamia variegata* (Goeze), esta última hoy dominando los ensamblajes (Grez et al., 2021; Rondoni et al., 2021). También en Chile invadió *Harmonia axyridis* (Pallas), la que tuvo un efecto negativo sobre la abundancia y riqueza de especies nativas en alfalfa, influyendo en la estructura de las comunidades (Zaviezo et al., 2019). Además, tanto especies nativas como exóticas presentes en Chile

central varían en rasgos, como el tamaño corporal, la fenología y la especialización del hábitat (Grez et al., 2019; Grez et al., 2021).

Estudios anteriores han mostrado efectos positivos de la heterogeneidad del paisaje a escalas de 1000 m sobre la abundancia y diversidad de coccinélidos en cultivos de alfalfa (Grez et al., 2014a). De igual forma, bajo esta misma escala, los rasgos de las comunidades de coccinélidos son afectados por la composición y configuración del paisaje (Grez et al., 2019). Sin embargo, a nivel mundial, los estudios sobre diversidad funcional de coccinélidos son escasos, con sólo dos trabajos, el de Redhead et al. (2020), que estudia los efectos de la intensidad de la agricultura sobre rasgos funcionales de coccinélidos y carábidos, y el de Grez et al. (2021), donde evalúan la contribución de coccinélidos nativos a la diversidad funcional de las comunidades de estos enemigos naturales de áfidos. Adicionalmente, no hay estudios que comparen el efecto del paisaje, a distintas escalas espaciales, sobre la diversidad taxonómica y funcional de las comunidades de coccinélidos. Por ello, el objetivo de este seminario de título fue evaluar los efectos de la composición y configuración del paisaje, a diferentes escalas espaciales, sobre la diversidad taxonómica y funcional de comunidades de coccinélidos y poblaciones de áfidos en alfalfa de la Región Metropolitana. Específicamente, los objetivos fueron (1) evaluar la asociación entre la diversidad taxonómica y funcional de coccinélidos en alfalfa con la composición y la heterogeneidad composicional y configuracional de los paisajes circundantes a distintas escalas espaciales; (2) determinar la asociación entre la diversidad taxonómica y funcional de coccinélidos en alfalfa con la abundancia de áfidos en el cultivo; y (3) estimar si las especies coccinélidos son redundantes en cuanto a su aporte a la diversidad funcional.

Materiales y Métodos

Área de estudio

Se seleccionaron 20 campos de alfalfa al sur de la Región Metropolitana, distribuidos en las comunas de Melipilla, El Monte, Talagante, Calera de Tango, San Bernardo, La Pintana y Pirque (Fig. 1). Los alfalfaes tenían un tamaño entre 1 y 5 ha con prácticas de

manejo similares y sin el uso de pesticidas. Además, los alfalfes se encontraban separados por al menos 3 km entre sí para evitar superposición de los paisajes circundantes.

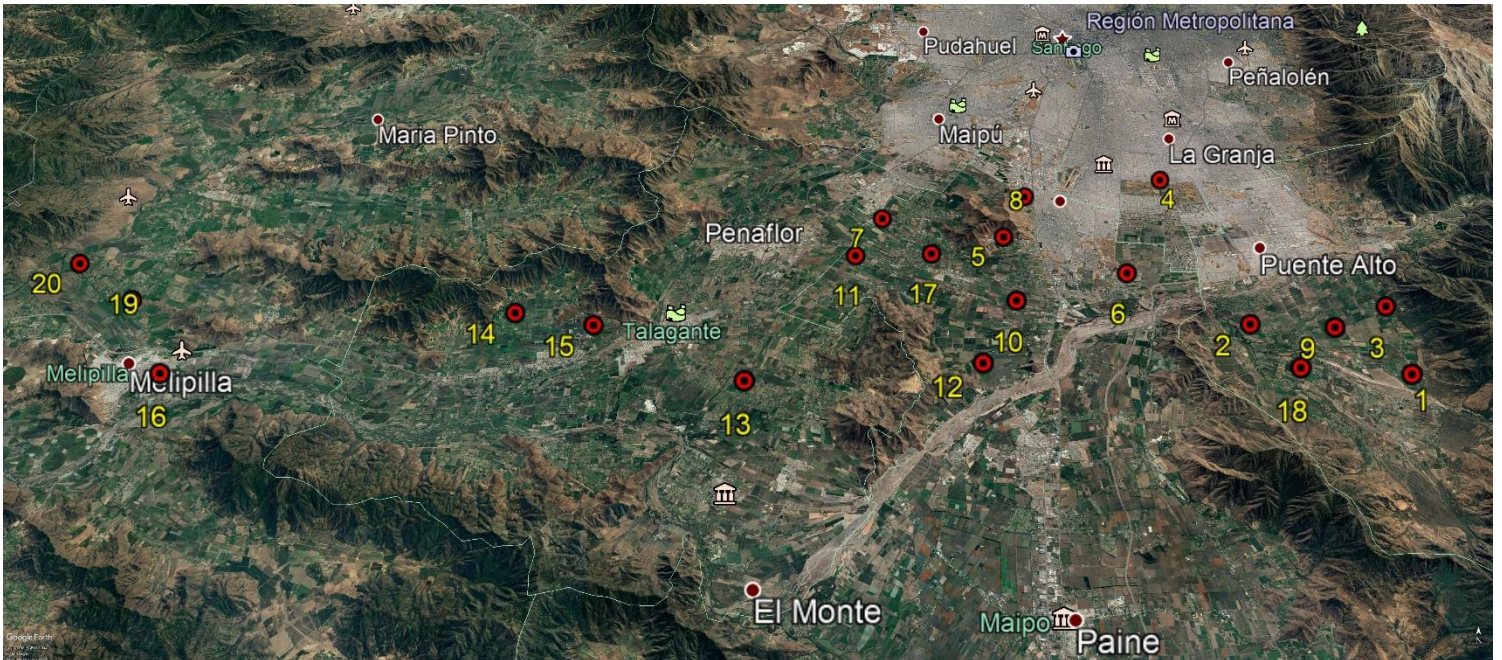


Figura 1. Vista de Google Earth Pro que muestra la ubicación de los 20 alfalfales muestreados, al sur de Santiago, Chile. Fuente: Google Earth Pro.

Caracterización del paisaje que rodea cada alfalfal

La caracterización de la heterogeneidad y composición de los paisajes circundantes, a radios de 500, 1000 y 1500m desde cada alfalfal fue provista por el proyecto FONDECYT 1180533. Para la fotointerpretación de los 20 alfalfales y sus paisajes circundantes, se utilizaron imágenes de Google Earth Pro 2019 e imágenes satelitales de Sentinel 2 con resolución media (hasta 10m en ciertas bandas) obtenidas de la plataforma Earth Explorer USGS en las fechas 24 y 11 de noviembre del 2020 con 0% de nubosidad. Las escalas fueron elegidas ya que trabajos previos han demostrado ser significativas para los coccinélidos (Gardiner et al., 2009; Grez et al., 2019). Las medidas de cuantificación de configuración y composición de paisaje de los alfalfales para cada escala espacial fueron

calculadas mediante el software FRAGSTATS (McGarigal et al., 2002). Las métricas de configuración del paisaje utilizadas fueron el tamaño promedio de parches (mps) (medida promedio de todos los parches en el paisaje), la forma promedio de parches (msi) (complejidad de la forma de todos los parches del paisaje), el número de parches (np) (medida de la extensión de cada subdivisión de los parches en el paisaje) y la densidad de bordes (ed) (cantidad de borde de cada parche) (Tabla 1). Para caracterizar la composición del paisaje, se midió la proporción del área cubierta por 13 categorías de uso de suelo más comunes en el paisaje agrícola de la zona: campos de alfalfa, frutales, viñedos, humedales (áreas saturadas de agua), matorral esclerófilo, cultivos anuales, arboledas (pequeños parches de árboles plantados), ripio, áreas urbanas y semiurbanas, terrenos abandonados, caminos y setos (hileras de árboles y arbustos que bordean los cultivos) (Grez et al., 2013). Se calculó el índice de equitatividad de Shannon (SHEI) y el índice de Diversidad de Shannon (SHDI) (Tabla 1) para el paisaje circundante a cada alfalfal.

Muestreo de insectos

Los coccinélidos fueron muestreados en cada alfalfal en 10 fechas, aproximadamente cada 14 días, entre octubre de 2020 y marzo de 2021. Los muestreos se realizaron cuando la alfalfa tenía al menos 20 cm de altura, entre las 10 am y 3 pm, que es cuando los coccinélidos están más activos forrajeando en el follaje (Ximenez-Embunet al., 2014). Larvas y adultos se colectaron pasando una red entomológica en el follaje, método que es considerado uno de los más eficientes para estimar la densidad de coccinélidos en sustratos herbáceos (Michelset al., 1997). En cada fecha y cada alfalfal, se pasó la red 200 veces, en cuatro áreas separadas dentro del cultivo (50 redadas por área). La suma de los coccinélidos recolectados en las 200 redadas constituyó la muestra para ese cultivo en esa fecha. Los áfidos fueron muestreados colectando 3 ramillas de alfalfa en 5 puntos separados dentro de cada alfalfal. El total de las 15 ramillas corresponden a una muestra para cada alfalfal en cada fecha.

Tanto coccinélidos como áfidos se identificaron a nivel de especie. Los coccinélidos se identificaron según González (2006) y los áfidos según Imwinkelried & Trumper (2013)

Los ejemplares fueron almacenados en el Laboratorio de Ecología de Ambientes Fragmentados de la Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias de la Universidad de Chile.

Tabla 1. Métricas utilizadas para caracterización de heterogeneidad y composición de paisajes.

Ámbito	Métrica	Descripción
Configuración	Tamaño promedio de parches (mps)	Unidad: Hectáreas. mps > 0 Es igual a la suma de las áreas (m ²) de todos los parches, dividido por el número de parches, *10000. Estandarizado por ha.
	Forma promedio de parches (msi)	MSI ≥ 1 msi=1 cuando todos los parches de la clase son circulares o cuadrados, y aumenta sin límite cuando las formas de los parches se hacen más irregulares.
	Número de parches (np)	NP ≥ 1. Corresponde al número de parches contenidos en el paisaje o clase.
	Densidad de Bordes (ed)	Unidad: Hectáreas $ED = \frac{E}{A} (10,000)$ Donde: E = Largo total del borde (m) del paisaje A = Área total del paisaje (m ²). Es igual a cero cuando no hay bordes de clase en el paisaje, es decir cuando todo el paisaje y su borde consiste de la misma clase. Estandarizado por ha.
Composición	Índice de Diversidad de Shannon (SHDI)	$SHDI = - \sum_{i=1}^n (P_i \ln P_i)$ SHDI es el negativo de la suma de la abundancia proporcional de cada clase, multiplicado por esa proporción SHDI ≥ 0 Es igual a cero cuando el paisaje contiene solo un parche (sin diversidad), y tiende a 0 cuando la distribución del área ocupada por las distintas clases se hace desiguales. SHDI aumenta a medida que el número de las clases aumentan, y/o la proporción de la distribución de las clases se hace más equitativa.
	Índice de Equitatividad de Shannon (SHEI)	$SHEI = \frac{\sum_{i=1}^n (P_i \ln P_i)}{\ln m}$ 0 ≤ SHEI ≤ 1 donde: Pi= Proporción del paisaje ocupado por la clase i m= número de clases presentes en el paisaje, excluyendo el borde del paisaje. Será igual a 0 cuando una categoría ocupe todo el espacio y aumentará cuando aumente la equitatividad, hasta uno, cuando todas las clases estén en la misma proporción.

Índices de diversidad funcional y taxonómica

Con las muestras acumuladas en la temporada (suma de las 10 fechas en que cada alfalfal fue muestreado) se obtuvo la abundancia y diversidad taxonómica de coccinélidos a través de dos índices: a) El índice Chao-1, que estima el número de especies en una comunidad considerando el número de especies raras en la muestra (Villareal et al., 2004); y b) la diversidad de Shannon (Shannon_H), que refleja la heterogeneidad de una comunidad considerando no solo el número de especies sino su representación (cuantos individuos por especies). Este índice aumenta a medida que aumenta la riqueza y los individuos se distribuyen más homogéneamente entre todas las especies (Shannon & Weaver 1949; Pla, 2006). Los índices fueron obtenidos mediante el software PAST (Hammer et al., 2001). Para obtener la diversidad funcional se consideraron los rasgos de tamaño corporal, especialización de hábitat, ubicuidad y variabilidad temporal de las distintas especies de coccinélidos, tomados de Grez et al. (2021). El tamaño corporal corresponde a la longitud de la cabeza hasta la punta del abdomen. La especialización de hábitat se representa mediante el coeficiente de variación ($CV = \text{desviación estándar} / \text{media}$) de la abundancia de cada especie en los ocho tipos de hábitat más comunes en la región de estudio, según Grez et al. (2013); un mayor CV indica que las especies son más especialistas de hábitat. La ubicuidad y la variabilidad temporal para cada especie fueron estimadas a partir de un conjunto de datos de coccinélidos muestreados en 23 campos de alfalfa en los años 2011 y 2012. La ubicuidad se calculó como la proporción de muestras en las que estuvo presente una especie dada, considerando las tres estaciones: primavera, verano y otoño. La variabilidad temporal se obtuvo con el CV de la abundancia de cada especie en seis tiempos de muestreo diferentes (primavera, verano y otoño de los años 2011 y 2012). Un mayor CV indica mayor variabilidad de las poblaciones a lo largo del tiempo. Se utilizaron dos índices de diversidad funcional que consideran múltiples rasgos (Villéger et al., 2008; Laliberté & Legendre, 2010): a) La riqueza funcional o riqueza de rasgos (FD), definida como la longitud total de la rama de un dendrograma funcional que mide el grado de complementariedad de rasgos entre especies y permite la cuantificación de ensambles con baja riqueza de especies. Mayores valores de este índice indican mayor

diversidad funcional (Petchey & Gaston, 2006; Garibaldi et al., 2015); y b) la divergencia funcional (FDiv), que representa cómo se distribuye la abundancia dentro del volumen de espacio de rasgos funcionales ocupados por las especies. Este índice tendrá valores cercanos a 0 cuando los rasgos funcionales de las especies más abundantes estén cerca del centro del espacio funcional y valores cercanos o iguales a 1 cuando las especies más abundantes tengan valores de rasgos extremos (Villéger et al., 2008). Los índices se obtuvieron mediante el software F-Diversity (Casanoves et al., 2011). Los índices de riqueza taxonómica y funcional seleccionados abarcan la presencia/ausencia de rasgos y especies, mientras que los de diversidad taxonómica y funcional, la abundancia relativa de especies y rasgos.

El análisis estadístico consideró inicialmente el análisis exploratorio de datos en que se reportó de la estadística de resumen de cada variable, es decir, conteo de observaciones (n), medidas de tendencia central (promedio, media, valor mínimo, valor máximo, Q1 y Q3), medidas de dispersión (desviación estándar) y medidas de sesgo (sesgo y curtosis). Adicionalmente, se analizó la presencia de normalidad en las variables por medio del test de Shapiro-Wilk (Shapiro & Wilk, 1965) para determinar el uso de métodos paramétricos o no paramétricos. Para analizar si había diferencias significativas en las variables de paisaje entre radios se realizó un análisis de la varianza (ANDEVA) para aquellas variables paramétricas (np, ed, SHEI y SHDI) y Kruskal-Wallis para las no paramétricas (msi y mps). Se utilizó el Test de Tukey como test a posteriori para aquellas variables paramétricas (Tukey, 1953) y Test de Dunn para las no paramétricas (Dunn, 1964).

Para evaluar la asociación entre la diversidad taxonómica y funcional de coccinélidos con la composición y la heterogeneidad composicional y configuracional de paisajes a distintas escalas (Objetivo 1), se realizó una regresión de mínimos cuadrados parciales (*Partial Least Squares*, PLS) para cada escala espacial (100, 500 y 1000 m), realizados en el programa Infostat 2016 (Di Rienzo et al., 2016). Los índices taxonómicos (Chao-1 y Shannon_H) y funcionales (FD y FDiv) de coccinélidos se consideraron como variables respuesta, en tanto las características del paisaje composición, heterogeneidad composicional y configuracional se consideraron como variables predictoras. Para este análisis, solo se consideraron los vectores de mayor magnitud en cada eje.

Para analizar la relación entre la diversidad taxonómica y funcional de coccinélidos con la abundancia de áfidos (Objetivo 2), primero se realizaron análisis de correlación lineal para determinar los pares de variables en que existe un alto grado de asociación estadísticamente significativo, y posteriormente seleccionar una variable desde cada par, reduciendo la multicolinealidad y complejidad de modelos a probar. Como parte de este análisis exploratorio, se utilizó el análisis de componentes principales (*Principal Component Analysis*, PCA) considerando a todas las variables predictoras seleccionadas para encontrar las variables fundamentales que explican sobre el 80% de la varianza total observada. Dicho análisis se restringió a los dos primeros autovectores, que en conjunto explican el 95% de la variabilidad de los datos (Jackson 2005). Posteriormente, se construyeron Modelos Lineales Generalizados (*Generalized Linear Models*, GLM) considerando como variable dependiente la abundancia de áfidos a través de los conteos de individuos por alfalfa. Este tipo de variables se aproxima a una distribución de tipo Poisson, por lo que la función link apropiada para este modelo es el logaritmo de la variable dependiente. Por otra parte, la diversidad funcional (FD y FDiv) y taxonómica (Shannon_H) de coccinélidos se consideraron como variables explicativas o independientes. De acuerdo con esto, se probaron 11 modelos, considerando como modelo inicial aquel que considera todas las variables explicativas. Posteriormente, se utilizaron los siguientes criterios de selección para determinar el mejor modelo que explica la abundancia de áfidos en los alfalfas: (1) menor valor de AICc (*Akaike's Information Criterion* corregido, AICc), (2) $\Delta AICc < 2$ entre un modelo en particular y el modelo que presentó el menor valor de AICc (Burnham & Anderson 2002), (3) los pesos de Akaike y (4) el coeficiente de determinación (R^2). Si el modelo GLM presenta interacciones significativas, se realizarán gráficas de correlación entre las interacciones y la variable respuesta, esto por el tipo de variables utilizadas que son todas de tipo continuo y con una sola repetición de cada alfalfa. Los cálculos se realizaron en el software R (R Core Team, 2021) utilizando las librerías FactoMineR, MASS, broom, psych, tidyverse, MuMIn, plsRglm y dplyr.

Finalmente, para estimar la redundancia entre las especies de coccinélidos (Objetivo 3) se siguió la metodología de Ibarra et al. (2021). Según estos autores, una baja redundancia

funcional ocurre cuando tanto la diversidad funcional como la riqueza de especies se relacionan de manera positiva, es decir, aumentan en una relación aproximadamente 1:1. Por el contrario, una mayor redundancia funcional se considera cuando la diversidad funcional permanece constante a medida que aumenta la riqueza de especies (Flynn et al., 2009; Garibaldi et al., 2015). De acuerdo a esto, para analizar la redundancia se realizó un análisis de regresión lineal no paramétrico entre el índice Chao-1 (riqueza taxonómica) y el índice FD (riqueza funcional), mediante el software R (R Core Team, 2021) y utilizando las librerías *psych* y *mblm*.

Resultados

En los 20 alfalfaes y 10 fechas de muestreo, se recolectó un total de 18.139 coccinélidos de 10 especies, 6 nativas y 4 exóticas, incluyendo una especie endémica (*Hyperaspis sphaeridioides*). Sin embargo, los coccinélidos exóticos constituyeron más de la mitad de la abundancia total (62,55%). Las especies más comúnmente recolectadas fueron *H. variegata* (59,5%), *Eriopis chilensis* (33,2%), *Eriopis eschscholtzii* (4,1%) y *H. axyridis* (2,6%) (Tabla 2). Por su parte, se recolectaron 7.747 áfidos de 3 especies: *Acyrtosiphonpisum* (Harris) (72%), *Aphis craccivora* Koch (16%) y *Therioaphis trifolii* (Monell) (12%).

Los rasgos variaron entre las especies de coccinélidos (Tabla 2). El tamaño corporal varió entre 1,9 mm, en *Scymnus bicolor*, y 7,3 mm en *H. axyridis*; la especialización de hábitat (CV) varió entre 0,91 para *H. sphaeridioides*, especie más generalista, y 2,07 en *H. axyridis*, especialista en hábitats agrícolas. La ubicuidad varió entre 0,19 en *E. eschscholtzii*, presente en menos muestreos a lo largo del tiempo, hasta 0,99 en *H. variegata*, presente en casi todos los muestreos, excepto uno (Grez et al., 2021). La variedad temporal (CV) osciló entre 0,57 en *H. convergens*, con poblaciones similares en el transcurso de la temporada, y 1,87 en *E. chilensis*, con poblaciones más variables a lo largo del tiempo (Grez et al., 2021).

En general, a las tres escalas analizadas, los usos de suelo más comunes en los paisajes fueron los campos de alfalfa (promedio a 1500 m: 16,1%; 1000 m: 18,0%; 500 m: 24,4%),

áreas semi urbanas (14,3%; 15,9%, 16,3%) y los cultivos anuales (13,0%, 13,7%, 14,5%). Sin embargo, la representatividad de los 13 usos de suelo varió en los 20 alfalfales, en las diferentes escalas (Fig. 2). A 1500 m, en los alfalfaes 1 y 8 predominó el matorral esclerófilo; en el alfalfal 2 los terrenos abandonados y alfalfaes; en el alfalfal 4 las áreas urbanas y cultivos anuales; en los alfalfaes 7 y 14 la alfalfa; en el alfalfal 9 la alfalfa y las viñas; en los alfalfaes 10, 11 y 12 los cultivos frutales; en el alfalfal 13 las áreas semi urbanas y en los alfalfaes 15 y 19 los cultivos anuales. A 1000 m, en el alfalfal 1 y 8 predominó el matorral esclerófilo; en los alfalfaes 2, 7, 9 y 14 la alfalfa; en los alfalfaes 10, 11 y 12 los cultivos frutales; en los alfalfaes 13 y 17 las áreas semi urbanas; en el alfalfal 18 las áreas semi urbanas y en los alfalfaes 15, 19 y 20 los cultivos anuales. Finalmente, a la escala de 500 m en el alfalfal 1 predominó el matorral esclerófilo y los cultivos frutales; en los alfalfaes 2, 7, 9, 11 y 14 la alfalfa; en el alfalfal 3 la alfalfa y las áreas semi urbanas; en los alfalfaes 4 y 13 las áreas semi urbanas; en los alfalfaes 5, 15 y 16 los cultivos anuales; en los alfalfaes 8 y 19 los terrenos abandonados; en el alfalfal 10 los cultivos frutales y en el alfalfal 12 la alfalfa y los cultivos frutales. El resto de categorías están representadas de manera más equitativa, siendo los humedales los menos frecuentes en todas las escalas (Fig. 2).

Los índices de heterogeneidad composicional y configuracional también variaron entre paisajes. A 1500 m, la diversidad de Shannon de los usos de suelo varió entre 1,48 y 2,42; la equitatividad de Shannon entre 0,69 y 0,88; el número de parches entre 278 y 1738; la densidad de bordes entre 167,48 y 291,81; la forma media entre 1,24 y 1,66; el tamaño medio de los parches entre 0,41 y 2,54. A 1000 m, la diversidad de Shannon varió entre 1,37 y 2,30; la equitatividad de Shannon entre 0,64 y 0,90; el número de parches entre 212 y 969; la densidad de bordes entre 148,27 y 324,43; la forma media entre 1,24 y 1,60; el tamaño medio de los parches entre 0,38 y 1,48. Para la escala de 500 m, la diversidad de Shannon osciló entre 1,26 y 2,19; la equitatividad de Shannon entre 0,56 y 0,92; el número de parches entre 73 y 298; la densidad de bordes entre 162 y 390,82; la forma media entre 1,18 y 1,61; el tamaño medio de los parches entre 0,26 y 1,82 (Tabla 1 Anexo).

Al comparar los índices entre las escalas, para las métricas de composición, el índice de diversidad de Shannon (SHDI) presentó una disminución significativa de la diversidad al

disminuir el radio de estudio a 500 m, en tanto que el índice de equitatividad de Shannon (SHEI) no mostró diferencias significativas al cambiar el rango del área estudiada respecto al alfalfal. Para las medidas de configuración, el número de parches (np) disminuyó significativamente a medida que se reduce la escala. Mientras que para los índices de densidad de bordes (ed), forma media (msi) y tamaño promedio de los parches (mps) no se encontraron diferencias significativas al cambiar el radio de estudio respecto al alfalfal (Tabla 3).

Tanto la diversidad taxonómica como funcional de coccinélidos varió entre los alfalfaes (Tabla 4). La diversidad de Shannon entre 0,60 en el alfalfal 9 y 1,23 en el alfalfal 8, mientras que la riqueza de Chao-1 entre 4 para los alfalfaes 17 y 20, y 10,5 en el alfalfal 16. En cuanto a los índices de diversidad funcional, la riqueza de rasgos osciló entre 12,16 para el alfalfal 17 y 19,84 para el alfalfal 16, en tanto que la divergencia entre 0,55 en el alfalfal 9 y 1 para el alfalfal 17.

Tabla 2. Abundancia de especies de coccinélidos recolectados en 20 campos de alfalfa al sur de la Región Metropolitana desde octubre de 2020 a marzo de 2021, y rasgos de las especies según Grez et al. (2021).

Especie	Abundancia total	Tamaño corporal promedio (mm)	Especialización de hábitat (CV)	Ubicuidad (proporción de muestras)	Variabilidad temporal (CV)
Nativas					
<i>Adalia angulifera</i>	1	3,1	1,47	0,51	1,10
Mulsant					
<i>Adalia deficiens</i>	2	4,5	1,72	0,39	1,34
Mulsant					
<i>Eriopis chilensis</i>	6021	5,1	1,05	0,86	1,87
Hofmann					
<i>Eriopis eschscholtzii</i>	746	4,3	1,05	0,19	1,48
Mulsant					
<i>Hyperaspis sphaeridioides</i>	20	2,5	0,91	0,49	1,08
(Mulsant)					
<i>Scymnus bicolor</i>	3	1,9	1,42	0,23	0,76
(Germain)					
Exóticas					
<i>Harmonia axyridis</i>	478	7,3	2,07	0,97	0,74
(Pallas)					
<i>Hippodamia convergens</i>	38	5,4	1,97	0,87	0,57
Guerin-Meneville					
<i>Hippodamia variegata</i>	10800	4,6	1,32	0,99	0,79
(Goeze)					
<i>Scymnus loewii</i>	30				
Mulsant		2,1	1,41	0,49	1,43

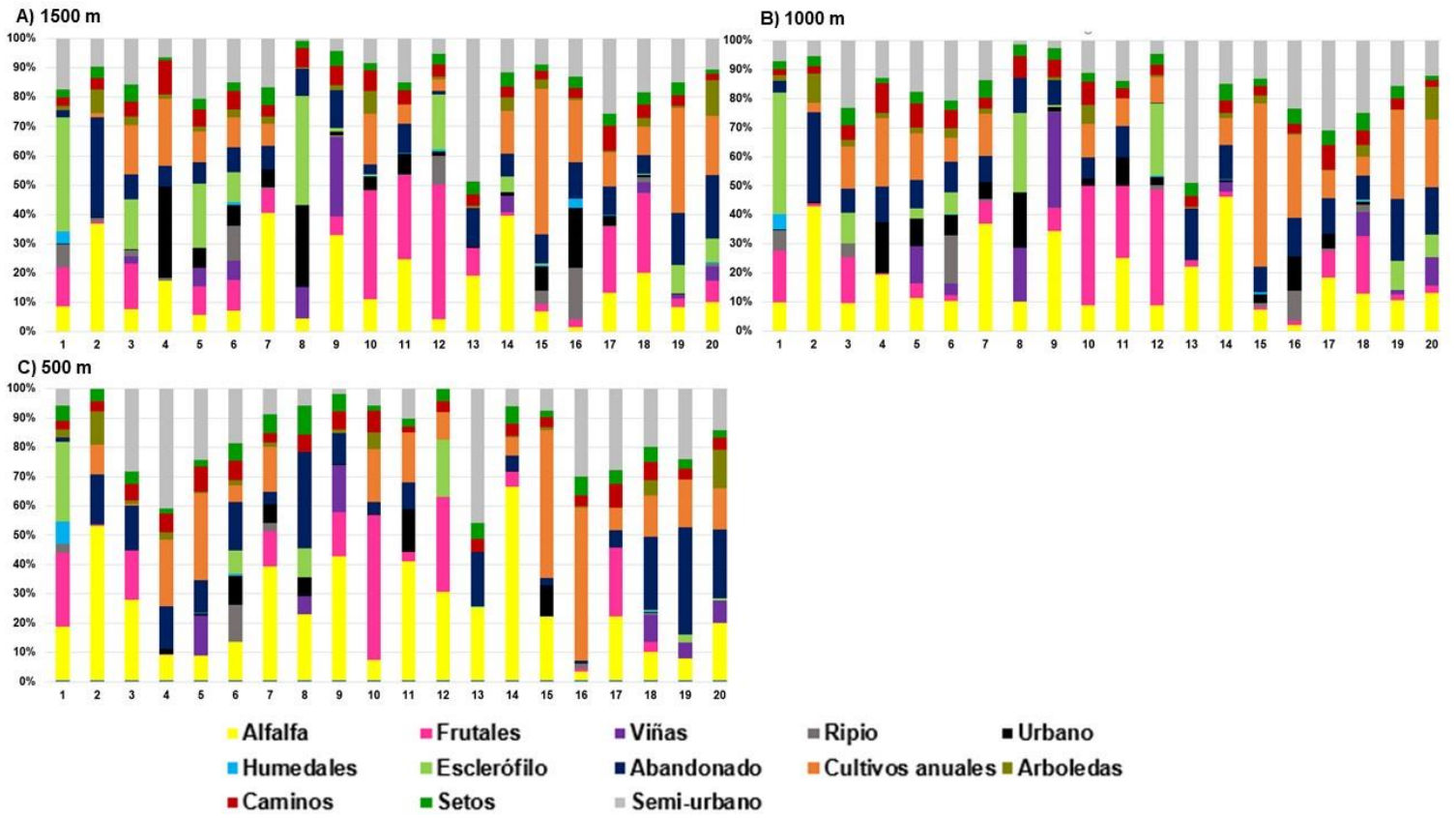


Figura 2. Porcentaje de uso y cobertura de suelo para cada alfalfa para cada radio A) 1500 m, B) 1000 m y C) 500 m.

Tabla 3. Análisis de varianza (ANDEVA) para variables de paisaje paramétricas y Kruskal-Wallis para variables no paramétricas en 3 radios de estudio (1500, 1000 y 500m). Se muestra el promedio y error estándar para cada métrica en cada radio. Se utilizó la prueba de comparaciones múltiples de “Tukey” para variables paramétricas y significativas (Tukey, 1953); “Test de Dunn” para variables no paramétricas significativas (Dunn, 1964). Datos obtenidos mediante el software Infostat 2016 (Di Rienzo et al., 2016). SHDI: índice de diversidad de Shannon; SHEI: índice de equitatividad de Shannon; np: número de parches; ed: densidad de bordes (ha); msi: forma media del parche; mps: tamaño medio del parche (ha). En negrita se muestran aquellos resultados significativos.

Índice	Radio(m)	Promedio + ee	Prueba	Valor P	Prueba a posteriori
SHDI	1500	1,90 ±0,05	ANDEVA	0,011	A
	1000	1,87±0,05			A
	500	1,68±0,06			B
SHEI	1500	0,78±0,02	ANDEVA	0,43	-
	1000	0,79 ± 0,02			
	500	0,76 ± 0,02			
np	1500	1008,5 ± 82,67		<0,0001	A
	1000	512,95 ± 45,28			B
	500	154,5 ± 13,49			C
Ed	1500	233,31 ± 8,27	ANDEVA	0,15	-
	1000	242,27± 10,18			
	500	262,96 ± 13,54			
Msi	1500	1,36 ± 0,03	Kruskal	0,99	-
	1000	1,35 ± 0,02	Wallis		
	500	1,36 ± 0,03			
Mps	1500	0,84 ± 0,11	Kruskal	0,14	-
	1000	0,72± 0,07	Wallis		
	500	0,68 ± 0,09			

Tabla 4. Índices de diversidad taxonómica y funcional de coccinélidos obtenidos para los 20 alfalfaes Shannon_H: índice diversidad de Shannon; Chao-1: riqueza de especies; FD: riqueza funcional; FDiv: divergencia funcional.

Alfalfal	Shannon_H	Chao-1	FD	FDiv
1	0,88	7	17,74	0,66
2	0,86	7	17,74	0,62
3	1,02	8	19,63	0,74
4	0,98	7	16,41	0,79
5	0,79	5	14,46	0,69
6	0,78	5	13,71	0,58
7	0,95	5	13,71	0,71
8	1,23	9	17,74	0,75
9	0,60	8	15,79	0,55
10	0,83	7	15,79	0,67
11	0,96	9	17,74	0,70
12	0,87	6	13,71	0,62
13	0,88	7	17,74	0,62
14	1,18	5	13,71	0,72
15	0,99	6	16,41	0,84
16	1,02	10,5	19,84	0,94
17	0,78	4	12,16	1,00
18	0,72	7	15,52	0,81
19	0,88	8	16,41	0,76
20	0,86	4	12,37	0,71

Diversidad taxonómica y funcional de coccinélidos en alfalfaes en relación a la composición y la heterogeneidad composicional y configuracional de los paisajes circundantes a distintas escalas espaciales (Objetivo 1).

Al analizar la relación entre las variables taxonómicas y funcionales de coccinélidos con las de composición y heterogeneidad de paisajes, a la escala de 1500 m los dos primeros factores del PLS explican el 34,4% de la varianza (Fig. 3A). Tanto la riqueza de rasgos (FD) como la diversidad taxonómica (Shannon_H) de coccinélidos se asociaron positivamente con la cobertura urbana, en tanto la divergencia funcional (FDiv) se asoció negativamente con las viñas, pero en una menor magnitud. A la escala de 1000 m, los dos

primeros factores del PLS explican el 34% de la varianza (Fig. 3B). A esta escala, la divergencia funcional (FDiv) de coccinélidos se asoció positivamente con los cultivos anuales y cobertura urbana, y negativamente con las viñas. Finalmente, a la escala de 500m, los dos primeros factores del PLS explican el 35,8% de la varianza (Fig. 3C). La riqueza y diversidad de rasgos (FD y FDiv) y la riqueza y diversidad de especies (Chao-1 y Shannon_H) de coccinélidos se asociaron negativamente con las métricas de composición del paisaje (SHDI y SHEI).

Asociación entre la diversidad taxonómica y funcional de coccinélidos con la abundancia de áfidos en alfalfaes (Objetivo 2).

La abundancia de áfidos se explica de mejor manera mediante el modelo que incluye todas las variables y sus interacciones, el cual contiene el valor de AICc más bajo, $\Delta AICc < 2$, peso con valor 1 y $R^2 = 0,45$ (Tabla 5). De acuerdo con esto, la abundancia de áfidos está explicada significativamente por medio de las interacciones entre las variables taxonómicas (Shannon_H) y funcionales (FD y FDiv) de coccinélidos (Tabla 6). La gráfica de correlación mostró asociaciones con tendencia positiva entre las interacciones de las variables explicativas (Shannon_H, Chao-1, FD y FDiv) y la abundancia de áfidos (Fig. 4).

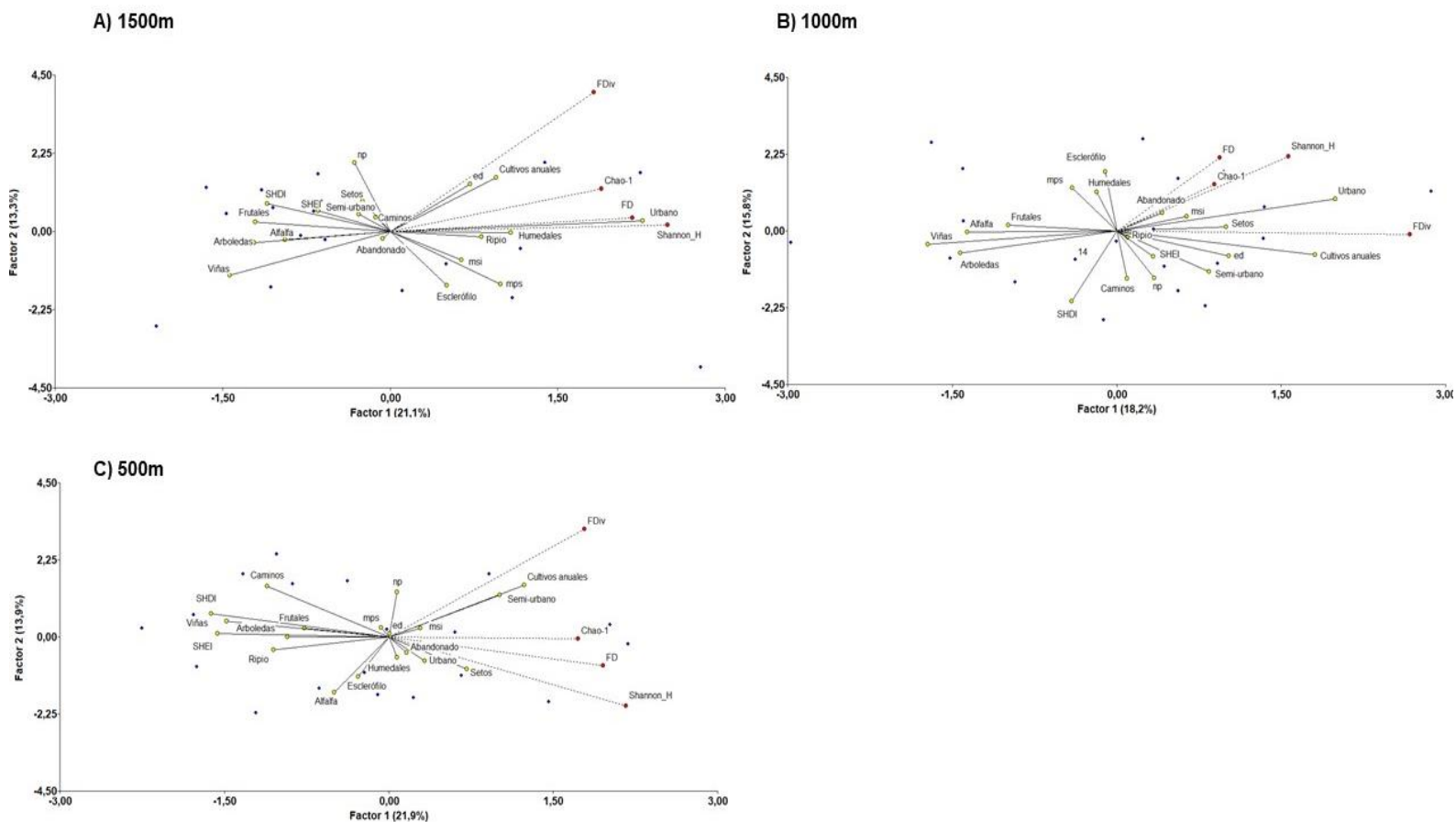


Figura 3. Relación entre variables de paisaje medidas a escalas de **A) 1500m**, **B) 1000m** y **C) 500m** con la diversidad taxonómica y funcional de coccinélidos. Se muestra el resultado de la regresión de mínimos cuadrados parciales (PLS) entre las variables predictoras (círculos amarillos) para la composición (13 tipos de cobertura) y heterogeneidad configuracional (mps, msi, np y ed) y composicional (SHDI y SHEI) de los paisajes circundantes de los alfalfaes con las variables respuesta (círculos rojos) de diversidad taxonómica (Chao-1 y Shannon_H) y funcional (FD y FDiv) de coccinélidos. Los puntos azules representan cada alfalfal.

Tabla 5. Estadísticas de selección de modelos lineales generalizados (GLM) para evaluar la abundancia de áfidos en función de la diversidad taxonómica y funcional de coccinélidos. En negrita se muestra el mejor modelo con AICc mínimo. Shannon_H: índice diversidad de Shannon; FD: riqueza funcional; FDiv: Divergencia funcional.

Modelos	K	logLik	AICc	Delta AICc	Peso	R ²	df
Shannon_H + FD + FDiv	3	-1109,50	2229,67	702,34	3,07e-153	0,16	4
(Shannon_H + FD + FDiv)²	6	-751,99	1527,329	0	1	0,45	7
Shannon + FD	2	-1232,59	2472,68	945,35	5,24e-206	0,06	3
(Shannon_H + FD) ²	3	-1230,67	2472,01	944,68	7,31e-206	0,06	4
Shannon_H + FDiv	2	-1110,61	2228,73	701,40	4,90e-153	0,16	3
(Shannon_H + FDiv) ²	3	-798,47	1607,62	80,29	3,66e-18	0,41	4
FDiv + FD	2	-1140,06	2287,63	760,30	7,99e-166	0,13	3
(FD + FDiv) ²	3	-837,26	1685,20	157,87	5,22e-35	0,38	4
Shannon_H	1	-1235,02	2474,75	947,42	1,85e-206	0,06	2
FD	1	-1242,62	2489,95	962,62	9,32e-210	0,05	2
FDiv	1	-1200	2404,71	877,38	3,01e-191	0,08	2

Tabla 6. Resultados del Modelo Lineal Generalizado (GLM) que mejor explica la relación entre la diversidad taxonómica (Shannon_H) y funcional (FD y FDiv) de coccinélidos con la abundancia de áfidos. Los pares de variables relacionadas con “:”, indican la interacción entre ambas variables.

	Coefficiente	Error Estándar	Valor Z	Valor P
Intercepto	16,98	1,55	10,92	<2e-16
Shannon_H:FD	-0,22	0,04	-5,24	1,55e-07
Shannon_H:FDiv	22,62	2,73	8,26	<2e-16
FD:FDiv	-0,38	0,16	-2,40	0,01

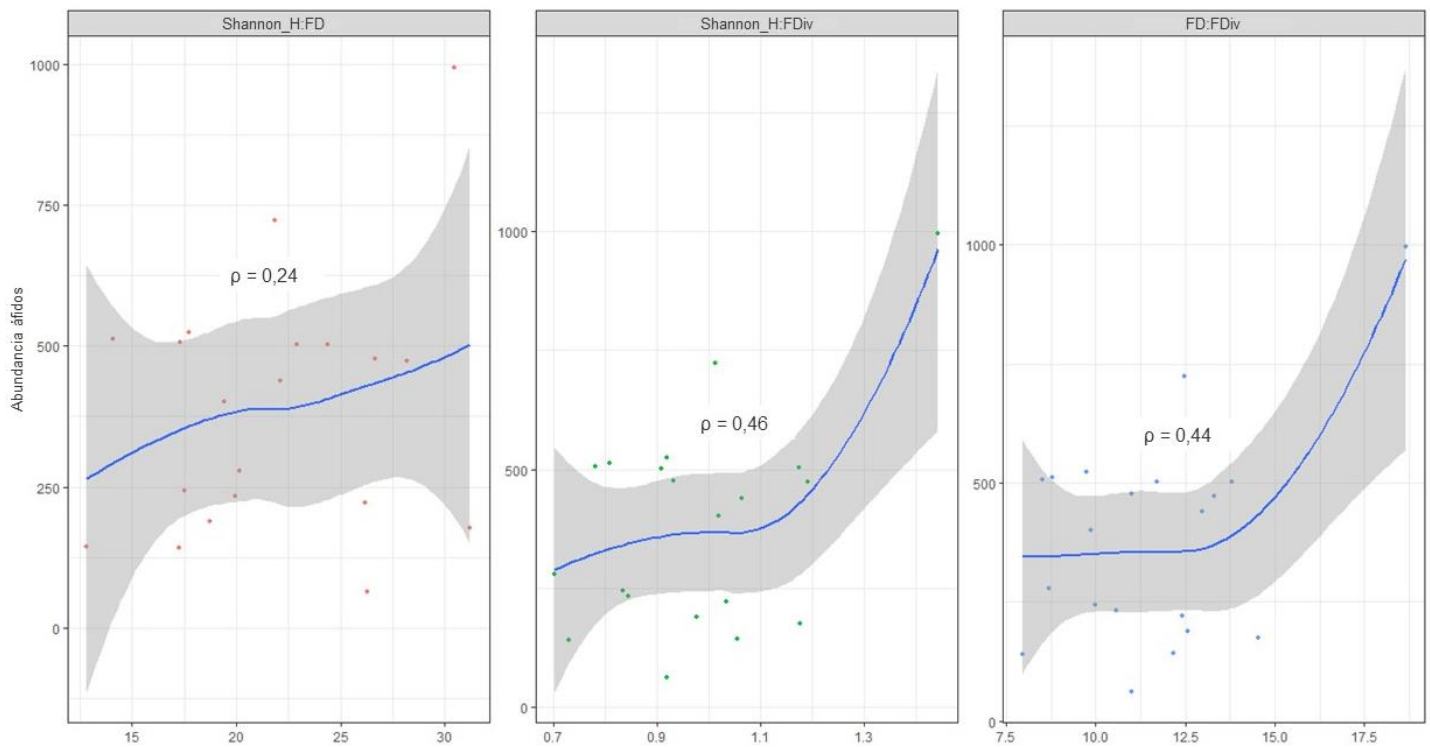


Figura 4. Correlación entre las interacciones de las variables taxonómicas y funcionales (Shannon_H, FD, FDiv) con la abundancia de áfidos obtenidas mediante el Modelo Lineal Generalizado (GLM). Gráfico generado utilizando el software R Core Team (2021). RStudio: Integrated Development Environment for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.

Relación entre los índices de diversidad taxonómica y funcional de comunidades de coccinélidos en alfalfa para estimar redundancia (Objetivo 3).

Según la regresión de Kendall-Theil (método no paramétrico de regresión lineal), la riqueza funcional (FD) de coccinélidos se relacionó de manera lineal y positiva con la riqueza de especies (Chao-1) de este ensamblaje, por lo que a medida que aumenta una unidad la riqueza de especies también lo hace la riqueza funcional (Fig. 5), en magnitud de 1,23 unidades.

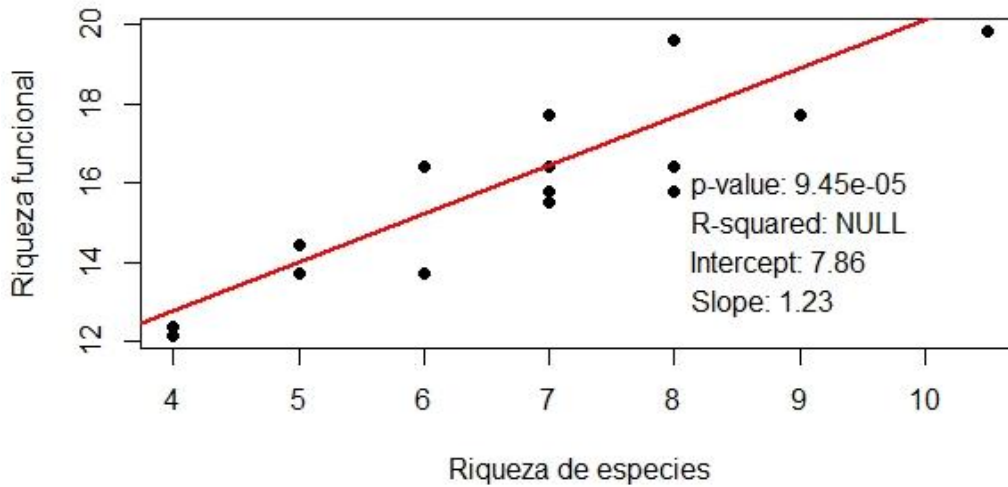


Figura 5. Asociación estimada entre la riqueza de especies (Chao-1) y la riqueza funcional (FD) para 20 alfalfaes al sur de la Región Metropolitana. Gráfico generado utilizando el software R Core Team (2021). RStudio: Integrated Development Environment for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.

Discusión

En el presente trabajo se logró demostrar que las variables del paisaje, en particular las relacionadas con la composición y la heterogeneidad composicional del paisaje se relacionaron con la diversidad taxonómica y funcional de coccinélidos, independiente de la escala espacial, más que la heterogeneidad configuracional. Además, los efectos fueron variables según la escala. Por otra parte, la diversidad taxonómica y funcional de coccinélidos, en conjunto, se asociaron positivamente con la abundancia de áfidos. Asimismo, las comunidades de coccinélidos presentes en los alfalfaes al sur de la Región Metropolitana presentaron una baja redundancia funcional, cumpliéndose los tres objetivos iniciales.

Sobre la relación entre las variables de paisaje con la diversidad taxonómica y funcional de coccinélidos en alfalfaes a distintas escalas espaciales (Objetivo 1), específicamente para el caso de la heterogeneidad configuracional del paisaje, se esperaba que los coccinélidos fueran más abundantes o diversos taxonómica y funcionalmente en campos

de alfalfa con paisajes con parches más irregulares, más pequeños y con mayor densidad de bordes, como había sido observado previamente en alfalfa de Chile central (Grez et al. 2014a). Sin embargo, en este estudio ello no ocurrió, ya que los vectores que representan estas variables de heterogeneidad configuracional presentaron una baja magnitud en comparación a los vectores de composición y heterogeneidad composicional. Por otra parte, el rol de las variables de configuración del paisaje en los coccinélidos tampoco varió con la escala espacial, posiblemente porque la mayoría de los índices de heterogeneidad configuracional utilizados fueron similares entre escalas.

En relación con la heterogeneidad composicional del paisaje, en general se ha asociado con una mayor diversidad animal (Fahrig et al. 2011) y de enemigos naturales en paisajes agrícolas (Grez et al., 2014b; Liere et al., 2015). Por ejemplo, Priyadarshana et al. (2021) reportaron que, en los paisajes agrícolas al sur de China, la heterogeneidad composicional de los cultivos promueve una mayor diversidad de insectos controladores de plagas e ingenieros ecosistémicos. Contrario a esto, en este estudio, los ensambles de coccinélidos fueron menos diversos, tanto taxonómica como funcionalmente, en alfalfa que estaban rodeados por paisajes más diversos (SHDI) y con coberturas con abundancias relativas más equitativas (SHEI), especialmente a escala local (500 m). Existe evidencia que los coccinélidos se mueven entre la alfalfa y los bordes, que también ofrecen recursos alternativos para ellos (Villegas et al., 2013), por lo que puede que los coccinélidos se diluyan entre la alfalfa y coberturas vecinas. Es posible que el efecto de la heterogeneidad composicional dependa del grupo de especies, por ejemplo, si se trata de especies nativas o exóticas. Gardiner et al. (2009) encontró que los coccinélidos nativos en cultivos de soja en EEUU eran más abundantes cuando los paisajes adyacentes eran menos heterogéneos, pero Grez et al. (2014a) encontró una asociación positiva entre la abundancia de coccinélidos nativos o exóticos con la diversidad del paisaje, dependiendo del lugar. En Pirque las especies nativas, y no las exóticas, se asociaron con una mayor diversidad del paisaje, mientras que en Calera de Tango ocurrió lo opuesto, con las especies exóticas asociadas a una mayor diversidad de paisajes y no las nativas. En el presente trabajo, se consideró la diversidad taxonómica y funcional del ensamble de coccinélidos completo,

sin diferenciar entre especies exóticas y nativas, por lo que se desconoce cómo responde cada grupo en particular a la heterogeneidad composicional del paisaje.

A las escalas de 1500 y 1000 m, la diversidad taxonómica o funcional de los coccinélidos en alfalfa sólo se asoció con la composición del paisaje. A 1000 m, se encontró una asociación positiva entre FDiv y el área cubierta por cultivos anuales y sitios urbanos, y una asociación negativa entre FDiv y viñas, en tanto que a 1500 m se observó una asociación positiva de FD, Shannon y FDiv con el área cubierta por sitios urbanos y negativa con viñas, perdiéndose a esta escala la asociación con cultivos anuales. Contrariamente a lo observado aquí, Grez et al. (2014a) encontraron una asociación negativa entre la diversidad taxonómica de coccinélidos y el área con cultivos anuales a 1000 m. Sin embargo, esto puede tener relación con que los ensambles de coccinélidos han variado en el tiempo. En 2014 había 14 especies nativas y 7 exóticas, en tanto en el presente estudio las nativas fueron solo 6 y las exóticas 4. Por lo tanto, el efecto negativo reportado anteriormente puede deberse a la influencia de las especies nativas en la diversidad que ahora no estaría presente. Por otra parte, FDiv fue mayor en alfalfa que en los cultivos anuales en el paisaje circundante a 1000 m. Por ende, estos cultivos promueven coccinélidos con valores de rasgos extremos a los alfalfaes. Sobre esto se ha mencionado que los enemigos naturales pueden tener cierta dependencia hacia cultivos cuando la cantidad de hábitat seminatural en el paisaje circundante es baja (Rusch et al., 2010). En el caso de este estudio, los cultivos anuales fueron uno de los usos de suelo más comunes en los tres radios de estudio y pueden estar entregando recursos alimentarios adicionales a los coccinélidos de los que encuentran en los alfalfaes (Dominik et al., 2018). Por lo que pueden estar aportando una mayor variedad de coccinélidos a los alfalfaes.

En cuanto a la asociación positiva entre Shannon, FDiv, FD de coccinélidos en alfalfaes y el área urbana a 1000 y 1500 m, ello es consistente con lo observado por Egerer et al. (2017) en California, quienes encontraron que los coccinélidos presentaban una mayor abundancia y riqueza en jardines rodeados por paisajes más urbanos debido a la baja disponibilidad de recursos y hábitat en esos paisajes, en comparación con jardines

rodeados por paisajes más naturales. Así, en el presente estudio, alfalfaes rodeados por un paisaje más urbano (menos diverso en coberturas naturales o seminaturales) pueden retener más especies ya que estas no encontrarían recursos en otros lugares. La asociación positiva con la divergencia funcional (FDiv) de coccinélidos puede tener relación con la presencia de *H. axyridis*, una de las especies más abundantes en este estudio y con valores de rasgos extremos (e.g., gran tamaño corporal y mayor especialización de hábitat). Esta especie es muy común en hábitats urbanos, donde hiberna, y desde allí puede colonizar rápidamente los alfalfaes al inicio de la temporada (Koch & Galvan, 2008; Hesler & Kieckhefer, 2008; Evans et al., 2011). En relación a la asociación negativa entre el área cubierta por viñas, tanto a la escala de 1500 m como a la de 1000 m, con la divergencia funcional de coccinélidos (FDiv), ello sugiere que estos tipos de cultivos promoverían especies con rasgos más generales (rasgos con valores no extremos) y puede deberse a que estos cultivos se encuentran muy perturbados por el alto uso de pesticidas, que pueden afectar negativamente a los enemigos naturales (Grez et al., 2014b). Por ende, este tipo de uso de suelo no sería un hábitat propicio para proveer de coccinélidos colonizadores de alfalfaes.

En los análisis del efecto del paisaje, cabe mencionar que la varianza explicada por los dos primeros factores en los análisis de regresión de mínimos cuadrados (PLS) no superó el 36%, por lo que el poder explicativo es bajo. Esto puede deberse a que otros factores, no considerados en el análisis, pueden haber influido en esta variabilidad, por ejemplo, condiciones microclimáticas, o del alfalfal propiamente tal, como su tamaño, forma, edad, perturbaciones o historia (e.g., cultivos previos). Otro factor es el tamaño del grano considerado, ya que los valores de las métricas de paisaje son sensibles a la composición de la cobertura terrestre y el resultado entregado puede diferir según la clasificación utilizada (Fang et al., 2017; Corry & Lagortezza, 2007). De hecho, Corry & Lafortezza (2007) encontraron diferentes respuestas de las métricas de paisaje al cambiar el tamaño del grano. En esos trabajos, la forma de los parches y la longitud total de borde respondieron de forma consistente cuando el tamaño del grano se volvía más fino, pero solo en algunos paisajes, mientras que el tamaño medio del parche tuvo diferentes respuestas a distintas variaciones en el tamaño del grano. De modo que la respuesta de los

índices puede cambiar para diferentes clasificaciones, por lo que se recomienda explorar los efectos del tamaño del grano, las medidas y la clasificación a utilizar (Corry & Lagortezza, 2007). Aquí se utilizó un grano fino (13 categorías de uso de suelo), mientras que en el trabajo de Grez et al. (2021) al estudiar la relación entre coccinélidos nativos y exóticos en alfalfa con el paisaje circundante, utilizaron un grano grueso (3 categorías de uso de suelo), obteniendo 78,3% de la varianza explicada. Por otra parte, es posible que el número de paisajes evaluados ($n = 20$) haya sido insuficiente pues en general, los estudios de paisajes consideran números superiores. Por ejemplo, Dominik et al. 2018 para estudiar el efecto de la heterogeneidad del paisaje sobre la abundancia y riqueza de especies de artrópodos del arroz seleccionaron 28 parcelas, mientras que Gallé et al. 2018 para examinar el efecto de la heterogeneidad configuracional sobre la diversidad funcional de arañas y carábidos utilizaron 36 parcelas.

En relación a la asociación entre la diversidad taxonómica y funcional de coccinélidos con la abundancia de áfidos en alfalfa (Objetivo 2), se encontró que las variables taxonómicas y funcionales en interacción tienden a relacionarse positivamente con la abundancia de áfidos. Es decir, hay una mayor diversidad y riqueza tanto taxonómica como funcional de coccinélidos en alfalfa donde la abundancia de áfidos es mayor. Grez et al. (2021) también encontraron una asociación positiva entre la abundancia de áfidos y la riqueza de especies y algunos índices de diversidad funcional de coccinélidos. Esto se atribuye a que grandes poblaciones de áfidos mejorarían la colonización de comunidades más ricas de coccinélidos, incluyendo especies nativas y exóticas (Grez et al. 2021; Evans 2004). En este trabajo, ya que los índices de riqueza taxonómica y funcional se encontraban altamente correlacionados (Chao-1 y FD), una mayor riqueza de especies y rasgos de coccinélidos conformarían una comunidad más diversa en donde las especies más abundantes tendrían valores de rasgos extremos. Una mayor abundancia de áfidos en respuesta a estas características podría proporcionar múltiples nichos de alimentación (Straub et al., 2008), ya que habrá especies de áfidos con rasgos variables de tamaño, ciclos de vida y abundancias a lo largo del tiempo. Por lo tanto, la mayor variedad de especies de coccinélidos con diferentes valores de rasgos en los alfalfa, podrían depredar complementariamente las poblaciones de áfidos, lo que a futuro podría resultar

en una reducción de las poblaciones de áfidos. La complementariedad ocurre cuando las especies dividen los recursos y, en consecuencia, aumenta la tasa de captura de recursos en el tiempo y el espacio, es decir, el consumo de plagas (Straub et al., 2008; Snyder, 2019). Los diferentes tamaños en los coccinélidos les permitirían depredar diferencialmente las poblaciones de áfidos, ya que, por ejemplo, especies más grandes como *H. axyridis* pueden consumir más presas y/o presas de mayor tamaño como *A. pisum*, mientras que especies de menor tamaño como *S. bicolor* consumirán menos presas y/o más pequeñas como *T. trifolii* o *A. craccivora*. Asimismo, las distintas fenologías (variabilidad temporal), tempranas y tardías de los coccinélidos permitirán un control continuo de plagas, esto además de que los coccinélidos varían en su abundancia a lo largo del año. Por lo tanto, las especies de coccinélidos con distintos valores de rasgos pueden dividir su papel como depredadores en el espacio y tiempo, actuando de manera complementaria. Sin embargo, en este análisis no se evaluó la depredación de áfidos ni la dinámica de sus abundancias en la temporada, por lo que la relación encontrada entre una mayor abundancia de áfidos y la mayor riqueza y diversidad taxonómica y funcional debe ser estudiada. Es importante resaltar que la diversidad de una comunidad puede ser tanto una causa como una consecuencia de la densidad de recursos que limitan la biomasa (Loreau et al., 2001; Worm & Duffy 2003).

Respecto a la varianza explicada por el análisis del modelo lineal generalizado (GLM), si bien el modelo seleccionado cumple con el criterio de Akaike y tiene una diferencia menor a 2, solo explica el 45% de la varianza, por lo que es posible que haya otros factores que en conjunto a los considerados expliquen mejor la relación entre la diversidad taxonómica y funcional de coccinélidos con la abundancia de áfidos. Por ejemplo, considerar el estado nativo/invasor de las especies de coccinélidos. Además, se podrían incluir más índices tanto de diversidad taxonómica como funcional que abarquen otros aspectos de la diversidad como la equidad, uniformidad y el grado de heterogeneidad de la comunidad. Las comunidades de coccinélidos en los alfalfaes de la Región Metropolitana presentaron una baja redundancia funcional (Objetivo 3), por cuanto la riqueza de especies se relacionó positivamente con la diversidad funcional. Coincidentemente, Bihn et al. (2010) informaron una relación positiva entre la riqueza de especies y la riqueza funcional de

hormigas en el Bosque Atlántico de Brasil. Asimismo, Micheli & Halpern (2005) encontraron una relación positiva entre la riqueza funcional y de especies de un conjunto de múltiples especies compuesto por algas, invertebrados y peces en las reservas marinas en las Islas del Canal de California. Pero Ibarra et al. (2021), detectaron que los escarabajos en los Andes del centro-sur de Chile tienen una alta redundancia funcional, ya que la relación entre la riqueza de especies y la riqueza funcional se satura cuando las especies funcionalmente similares co-ocurren más a menudo. Igualmente, Ernst et al. (2006) encontraron una menor diversidad funcional en las comunidades de anfibios tropicales, pero indican que esta reducción en la diversidad funcional no siempre coincide con los patrones de diversidad de especies. Estos resultados contradictorios para diferentes taxones y entornos resaltan la necesidad de investigaciones sobre las consecuencias de las acciones humanas en el patrón de la diversidad funcional en los conjuntos de especies y los servicios ecosistémicos.

En este estudio, la baja redundancia funcional encontrada implica que hay menos especies funcionalmente equivalentes y que agregar especies a una comunidad aumenta la diversidad funcional de dicha comunidad, de manera que pequeños cambios en la diversidad de especies pueden tener efectos importantes en la diversidad funcional y posiblemente en el funcionamiento del ecosistema dentro de una comunidad (Flynn et al., 2009). Los coccinélidos se consideran los enemigos naturales más eficientes de áfidos en alfalfaes, representando el 50% de la actividad depredadora según Ximenez-Embun et al. (2014) y según datos más recientes, más del 80% (Molina, 2021). Por ende, esta menor redundancia de los coccinélidos en los alfalfaes puede implicar que el control de plagas que proporcionan estos insectos disminuya con la pérdida de especies. Sin embargo, esto podría depender de qué especies se pierden primero, ya que las especies redundantes tendrán un efecto menor al haber otra especie que puede reemplazar su función (Flynn et al., 2009). En cambio, ante la pérdida de especies funcionalmente únicas, la probabilidad de que otra especie pueda reemplazar su función es menor, por ello el servicio entregado puede verse debilitado (McNaughton 1977; Hooper et al. 2005). En estos sistemas, Grez et al. (2021) encontró que los coccinélidos nativos mejoran la diversidad taxonómica y funcional de las comunidades, mientras que los exóticos tienden a homogenizar. Además,

los coccinélidos nativos cumplen un rol fundamental en el control de las poblaciones de áfidos en alfalfaes y son capaces de brindar resistencia a los servicios de supresión de herbívoros cuando las poblaciones de presas escapan al control de las especies exóticas (Bahlai et al., 2013; Ximenez-Embun et al., 2014). En consecuencia, el control biológico podría disminuir si las especies nativas se pierden, algo que se ha estado observando en los últimos años en alfalfaes de Chile central (Grez et al., 2021). Con esta baja redundancia en las comunidades de coccinélidos se esperaría un mayor control biológico sobre las poblaciones de áfidos, pero esto debe ser puesto a prueba en investigaciones futuras, pues este estudio no proporciona un vínculo directo entre la diversidad de especies y el funcionamiento del ecosistema. Por lo que cambios en la diversidad funcional de coccinélidos podrían no traducirse proporcionalmente en cambios en el control de áfidos. Aquí se resalta la importancia de conservar comunidades ricas y diversas de coccinélidos, tanto taxonómica como funcionalmente que incluya a las especies nativas.

Conclusiones

El presente estudio indica que la heterogeneidad composicional y la composición del paisaje circundante fueron más relevantes que la heterogeneidad configuracional para la riqueza y diversidad taxonómica y funcional de coccinélidos en alfalfaes de la Región Metropolitana, siendo la heterogeneidad composicional más importante a escala local (500 m), mientras que la composición adquirió mayor relevancia a escalas mayores (1000 y 1500 m). Se destaca la importancia de mantener una mayor diversidad de coberturas naturales o seminaturales en el paisaje circundante a mayores escalas, ya que promovería una mayor abundancia y diversidad de coccinélidos debido a que habría una mayor disponibilidad de recursos y hábitat en los alrededores de los alfalfaes. Sin embargo, se desconoce cómo responde cada grupo de coccinélidos (nativos y exóticos) en particular. Esta mayor diversidad tanto taxonómica como funcional de coccinélidos puede permitir una mayor complementariedad entre especies al momento de depredar las poblaciones de áfidos, pero se debe tener en cuenta que el ensamble presentaba baja redundancia funcional, por lo que la pérdida de especies con rasgos no equivalentes puede debilitar el servicio de control de plagas. Este trabajo resalta la importancia de conservar

comunidades ricas y diversas de coccinélidos, tanto taxonómica como funcionalmente que incluya a las especies nativas, mediante prácticas de manejo adecuadas que permitan la mantención de coberturas naturales o seminaturales alrededor de los alfalfaes.

Referencias

Alaniz, A. J., Grez, A. A., & Zaviezo, T. (2018). Potential spatial interaction of the invasive species *Harmonia axyridis* (Pallas) with native and endemic coccinellids. *Journal of Applied Entomology*, *142*(5), 513-524.

Aviron, S., Poggi, S., Varennes, Y. D., & Lefèvre, A. (2016). Local landscape heterogeneity affects crop colonization by natural enemies of pests in protected horticultural cropping systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *227*, 1-10.

Bahlai, C. A., Colunga-Garcia, M., Gage, S. H., & Landis, D. A. (2013). Long-term functional dynamics of an aphidophagous coccinellid community remain unchanged despite repeated invasions. *PLoS One*, *8*(12), e83407.

Bihn, J. H., Gebauer, G., & Brandl, R. (2010). Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology*, *91*(3), 782-792.

Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Second edition. Springer-Verlag, New York, New York, USA.

Cadotte, M. W., Carscadden, K., & Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of applied ecology*, *48*(5), 1079-1087.

Cardinale, B. J., Harvey, C. T., Gross, K., & Ives, A. R. (2003). Biodiversity and biocontrol: emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem. *Ecology letters*, *6*(9), 857-865.

Casanoves, F., Pla, L., Di Rienzo, J. A., & Díaz, S. (2011). FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(3), 233-237.

Corry, R. C., & Laforteza, R. (2007). Sensitivity of landscape measurements to changing grain size for fine-scale design and management. *Landscape and Ecological Engineering*, 3(1), 47-53.

Costamagna, A. C., & Landis, D. A. (2007). Quantifying predation on soybean aphid through direct field observations. *Biological Control*, 42(1), 16-24.

Colwell, R. K. & Coddington, J. A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 345:101-118

Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M. E., Blitzer, E. J., & Kremen, C. (2011). A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology letters*, 14(9), 922-932.

Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in ecology & evolution*, 16(11), 646-655.

Di Rienzo, J.; Casanoves, F.; Balzarini, M.; Gonzalez, L.; Tablada, M.; Robledo, C. 2016. Grupo InfoStat, FCA. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

Dominik, C., Seppelt, R., Horgan, F. G., Settele, J., & Václavík, T. (2018). Landscape composition, configuration, and trophic interactions shape arthropod communities in rice agroecosystems. *Journal of applied ecology*, 55(5), 2461-2472.

Dunn, O. J. (1964). "Multiple comparisons using rank sums." *Technometrics*, 6(3):241–252s. Page 244, Table 1.

Egerer, M. H., Bichier, P., & Philpott, S. M. (2017). Landscape and local habitat correlates of lady beetle abundance and species richness in urban agriculture. *Annals of the Entomological Society of America*, 110(1), 97-103.

Ernst, R., Linsenmair, K. E., & Rödel, M. O. (2006). Diversity erosion beyond the species level: dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. *Biological Conservation*, 133(2), 143-155.

Evans, E. W. (2004). Habitat displacement of North American ladybirds by an introduced species. *Ecology*, 85(3), 637-647.

Evans, E. W., Soares, A. O., & Yasuda, H. (2011). Invasions by ladybugs, ladybirds, and other predatory beetles. *BioControl*, 56(4), 597-611.

Michels Jr, G. J., Elliott, N. C., Romero, R. L., & French, W. B. (1997). Estimating populations of aphidophagous Coccinellidae (Coleoptera) in winter wheat. *Environmental entomology*, 26(1), 4-11. Fahrig, L. (2013). Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, 40(9), 1649-1663.

Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J., ... & Martin, J. L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology letters*, 14(2), 101-112.

Fang, S., Zhao, Y., Han, L., & Ma, C. (2017). Analysis of landscape patterns of arid valleys in China, based on grain size effect. *Sustainability*, 9(12), 2263.

Feit, B., Blüthgen, N., Traugott, M., & Jonsson, M. (2019). Resilience of ecosystem processes: a new approach shows that functional redundancy of biological control services is reduced by landscape simplification. *Ecology letters*, 22(10), 1568-1577.

Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., & Snyder, P. K. (2005). Global consequences of land use. *science*, 309(5734), 570-574.

Flynn, D. F., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B. T., Lin, B. B., & DeClerck, F. (2009). Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology letters*, 12(1), 22-33

Gallé, R., Happe, A. K., Baillod, A. B., Tschardtke, T., & Batáry, P. (2018). Landscape configuration, organic management, and within-field position drive functional diversity of spiders and carabids. *Journal of Applied Ecology*, 56(1), 63-72.

Garibaldi, L. A., Bartomeus, I., Bommarco, R., Klein, A. M., Cunningham, S. A., Aizen, M. A. & Woyciechowski, M. (2015). EDITOR'S CHOICE: REVIEW: Trait matching of flower visitors and crops predicts fruit set better than trait diversity. *Journal of Applied Ecology*, 52(6), 1436-1444.

Gardiner, M. M., Landis, D. A., Gratton, C., DiFonzo, C. D., O'neal, M., Chacon, J. M., & Heimpel, G. E. (2009). Landscape diversity enhances biological control of an introduced crop pest in the north-central USA. *Ecological applications*, 19(1), 143-154.

Gonthier, D. J., Ennis, K. K., Farinas, S., Hsieh, H. Y., Iverson, A. L., Batáry, P., & Perfecto, I. (2014). Biodiversity conservation in agriculture requires a multi-scale approach. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1791), 20141358.

González, E., Salvo, A., & Valladares, G. (2015). Sharing enemies: evidence of forest contribution to natural enemy communities in crops, at different spatial scales. *Insect Conservation and Diversity*, 8(4), 359-366.

González, G., 2006. Los Coccinellidae de Chile [online]. Disponible en World Wide Web: <http://www.coccinellidae.cl/paginasWebChile/Inicio.php>

Greenop, A., Woodcock, B. A., Wilby, A., Cook, S. M., & Pywell, R. F. (2018). Functional diversity positively affects prey suppression by invertebrate predators: a meta-analysis. *Ecology*, 99(8), 1771-1782.

Greze, A. A., Rand, T. A., Zaviezo, T., & Castillo-Serey, F. (2013). Land use intensification differentially benefits alien over native predators in agricultural landscape mosaics. *Diversity and Distributions*, 19(7), 749-759.

Greze, A. A., Zaviezo, T., Hernández, J., Rodríguez-San Pedro, A., & Acuña, P. (2014a). The heterogeneity and composition of agricultural landscapes influence native

and exotic coccinellids in alfalfa fields. *Agricultural and Forest Entomology*, 16(4), 382-390.

Grez, A. A., Zaviezo, T., & Gardiner, M. M. (2014b). Local predator composition and landscape affects biological control of aphids in alfalfa fields. *Biological Control*, 76, 1-9.

Grez, A. A., Zaviezo, T., Gardiner, M. M., & Alaniz, A. J. (2019). Urbanization filters coccinellids composition and functional trait distributions in greenspaces across greater Santiago, Chile. *Urban Forestry & Urban Greening*, 38, 337-345.

Grez, A. A., Zaviezo, T., Casanoves, F., Oberti, R., & Plissock, P. (2021). The positive association between natural vegetation, native coccinellids and functional diversity of aphidophagous

Hammer, O. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis *Palaeontologia Electronica*. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm Accessed, 1.

Haan, N. L., Zhang, Y., & Landis, D. A. (2020). Predicting landscape configuration effects on agricultural pest suppression. *Trends in ecology & evolution*, 35(2), 175-186.

Hesler, L. S., & Kieckhefer, R. W. (2008). Status of exotic and previously common native coccinellids (Coleoptera) in South Dakota landscapes. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 81(1), 29-49.

Hooper, D. U., Chapin Iii, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., & Wardle, D. A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs*, 75(1), 3-35.

Ibarra, J. T., Caviedes, J., Altamirano, T. A., Urra, R., Barreau, A., & Santana, F. (2021). Social-ecological filters drive the functional diversity of beetles in homegardens of campesinos and migrants in the southern Andes. *Scientific Reports*, 11(1), 1-14.

Imwinkelried, J. M., Fava, F. D., & Trumper, E. V. (2013). Pulgones (Hemiptera: Aphidoidea) de la alfalfa. *Proyecto AEPV, 215012*.

Jackson, J. E. (2005). *A user's guide to principal components* (Vol. 587). John Wiley & Sons.

Koch, R. L., & Galvan, T. L. (2008). Bad side of a good beetle: the North American experience with *Harmonia axyridis*. *From biological control to invasion: the ladybird Harmonia axyridis as a model species*, 23-35.

Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, *91*(1), 299-305.

Le Provost, G., Badenhausser, I., Le Bagousse-Pinguet, Y., Clough, Y., Henckel, L., Violle, C., & Gross, N. (2020). Land-use history impacts functional diversity across multiple trophic groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *117*(3), 1573-1579.

Legendre, P., & Oksanen, M. J. (2018). Package 'lmodel2'. See <https://CRAN.R-project.org/package=lmodel2>.

Letourneau, D. K., Jedlicka, J. A., Bothwell, S. G., & Moreno, C. R. (2009). Effects of natural enemy biodiversity on the suppression of arthropod herbivores in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *40*, 573-592.

Liere, H., Kim, T. N., Werling, B. P., Meehan, T. D., Landis, D. A., & Gratton, C. (2015). Trophic cascades in agricultural landscapes: indirect effects of landscape composition on crop yield. *Ecological Applications*, *25*(3), 652-661.

Liere, H., Egerer, M. H., & Philpott, S. M. (2019). Environmental and spatial filtering of ladybird beetle community composition and functional traits in urban landscapes. *Journal of Urban Ecology*, *5*(1), juz014.

Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., ... & Wardle, D. A. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *science*, 294(5543), 804-808.

Losey, J. E., & Vaughan, M. (2006). The economic value of ecological services provided by insects. *Bioscience*, 56(4), 311-323.

Martin, E. A., Seo, B., Park, C. R., Reineking, B., & Steffan-Dewenter, I. (2016). Scale-dependent effects of landscape composition and configuration on natural enemy diversity, crop herbivory, and yields. *Ecological applications*, 26(2), 448-462.

Martin, E. A., Dainese, M., Clough, Y., Báldi, A., Bommarco, R., Gagic, V., ... & Steffan-Dewenter, I. (2019). The interplay of landscape composition and configuration: new pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe. *Ecology letters*, 22(7), 1083-1094.

Micheli, F., & Halpern, B. S. (2005). Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecology Letters*, 8(4), 391-400.

Miguet, P., Jackson, H. B., Jackson, N. D., Martin, A. E., & Fahrig, L. (2016). What determines the spatial extent of landscape effects on species?. *Landscape ecology*, 31(6), 1177-1194.

Minor, M. A., Ermilov, S. G., & Tiunov, A. V. (2017). Taxonomic resolution and functional traits in the analysis of tropical oribatid mite assemblages. *Experimental and Applied Acarology*, 73(3-4), 365-381.

Miyashita, T., Chishiki, Y., & Takagi, S. R. (2012). Landscape heterogeneity at multiple spatial scales enhances spider species richness in an agricultural landscape. *Population Ecology*, 54(4), 573-581.

Molina, M. G. (2021). Frecuencia de visita de coccinélidos nativos y exóticos a áfidos centinelas en alfalfa. Memoria de Título. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

McGarigal, K. (2002). FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>.

McNaughton, S. J. (1977). Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology. *The American Naturalist*, 111(979), 515-525.

Pla, L. (2006). Biodiversidad: Inferencia basada en el índice de Shannon y la riqueza. *Interciencia*, 31(8), 583-590.

Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters*, 9(6), 741-758.

Pielou, E.C., 1969. An introduction to mathematical ecology. Wiley-Interscience, New York. 286 pp

Power, A. G. (2010). Ecosystem services and agriculture: tradeoffs and synergies. *Philosophical transactions of the royal society B: biological sciences*, 365(1554), 2959-2971

Puech, C., Poggi, S., Baudry, J., & Aviron, S. (2015). Do farming practices affect natural enemies at the landscape scale?. *Landscape ecology*, 30(1), 125-140.

Plećaš, M., Gagić, V., Janković, M., Petrović-Obradović, O., Kavallieratos, N. G., Tomanović, Ž., & Četković, A. (2014). Landscape composition and configuration influence cereal aphid–parasitoid–hyperparasitoid interactions and biological control differentially across years. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 183, 1-10.

Priyadarshana, T. S., Lee, M. B., Ascher, J. S., Qiu, L., & Goodale, E. (2021). Crop heterogeneity is positively associated with beneficial insect diversity in subtropical farmlands. *Journal of Applied Ecology*.

R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Redhead, J. W., Powney, G. D., Woodcock, B. A., & Pywell, R. F. (2020). Effects of future agricultural change scenarios on beneficial insects. *Journal of environmental management*, 265, 110550.

Rigal, F., Cardoso, P., Lobo, J. M., Triantis, K. A., Whittaker, R. J., Amorim, I. R., & Borges, P. A. (2018). Functional traits of indigenous and exotic ground-dwelling arthropods show contrasting responses to land-use change in an oceanic island, Terceira, Azores. *Diversity and Distributions*, 24(1), 36-47.

Rondoni, G., Borges, I., Collatz, J., Conti, E., Costamagna, A. C., Dumont, F., & Cock, M. J. (2021). Exotic ladybirds for biological control of herbivorous insects—a review. *Entomologia Experimentalis et Applicata*.

Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J. P., & Roger-Estrade, J. (2010). Biological control of insect pests in agroecosystems: effects of crop management, farming systems, and seminatural habitats at the landscape scale: a review. *Advances in agronomy*, 109, 219-259.

Rusch, A., Birkhofer, K., Bommarco, R., Smith, H. G., & Ekbom, B. (2015). Predator body sizes and habitat preferences predict predation rates in an agroecosystem. *Basic and Applied*

Simpson, E. H. (1949). Measurement of diversity. *Nature*, 163: 688. *Simpson688163Nature1949*.

Schirmel, J., Thiele, J., Entling, M. H., & Buchholz, S. (2016). Trait composition and functional diversity of spiders and carabids in linear landscape elements. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 235, 318-328.

Schuldt, A., Bruelheide, H., Durka, W., Michalski, S. G., Purschke, O., & Assmann, T. (2014). Tree diversity promotes functional dissimilarity and maintains

functional richness despite species loss in predator assemblages. *Oecologia*, 174(2), 533-543.

Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., & Argillier, C. (2010). A user's guide to functional diversity indices. *Ecological monographs*, 80(3), 469-484.

Schmidt, J. M., Whitehouse, T. S., Green, K., Krehenwinkel, H., Schmidt-Jeffris, R., & Sial, A. A. (2019). Local and landscape-scale heterogeneity shape spotted wing drosophila (*Drosophila suzukii*) activity and natural enemy abundance: Implications for trophic interactions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 272, 86-94.

Shannon, C. E., & Weaver, W. (1949). The mathematical theory of communication. University of Illinois. *Urbana*, 117.

Shapiro, S. S., & Wilk, M. B. (1965). An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika*, 52(3/4), 591-611.

Snyder, W. E. (2019). Give predators a complement: Conserving natural enemy biodiversity to improve biocontrol. *Biological control*, 135, 73-82.

Straub, C. S., & Snyder, W. E. (2006). Experimental approaches to understanding the relationship between predator biodiversity and biological control. In *Trophic and guild in biological interactions control* (pp. 221-239). Springer, Dordrecht.

Straub, C. S., Finke, D. L., & Snyder, W. E. (2008). Are the conservation of natural enemy biodiversity and biological control compatible goals?. *Biological control*, 45(2), 225-237.

Tukey, J. W. The problem of multiple comparisons. Unpublished manuscript, Princeton University, 1953.

Tscharntke, T., Karp, D. S., Chaplin-Kramer, R., Batáry, P., DeClerck, F., Gratton, C., & Zhang, W. (2016). When natural habitat fails to enhance biological pest control—Five hypotheses. *Biological Conservation*, 204, 449-458.

Vanbergen, A. J., & Bohan, D. (2020). Advances in Ecological Research, Special Issue 'The Future of Agricultural Landscapes' part 1.

Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, *116*(5), 882-892.

Villareal, H. M., Álvarez, M., Córdoba-Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., & Umaña, A. M. (2004). Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad.

Villegas, C. M., Verdugo, J. A., Grez, A. A., Tapia, J., & Lavandero, B. (2013). Movement between crops and weeds: temporal refuges for aphidophagous insects in Central Chile. *Ciencia e investigación agraria*, *40*(2), 317-326.

Villéger, S., Mason, N. W., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, *89*(8), 2290-2301.

Woodcock, B. A., Harrower, C., Redhead, J., Edwards, M., Vanbergen, A. J., Heard, M. S., & Pywell, R. F. (2013). National patterns of functional diversity and redundancy in predatory ground beetles and bees associated with key UK arable crops. *Journal of Applied Ecology*, *51*(1), 142-151.

Wong, M. K., Guénard, B., & Lewis, O. T. (2018). Trait-based ecology of terrestrial arthropods. *Biological Reviews*, *94*(3), 999-1022.

Worm, B., & Duffy, J. E. (2003). Biodiversity, productivity and stability in real food webs. *Trends in Ecology & Evolution*, *18*(12), 628-632.

Ximenez-Embun, M. G., Zaviezo, T., & Grez, A. (2014). Seasonal, spatial and diel partitioning of *Acyrtosiphon pisum* (Hemiptera: Aphididae) predators and predation in alfalfa fields. *Biological Control*, *69*, 1-7.

Zaviezo, T., Soares, A. O., & Grez, A. A. (2019). Interspecific exploitative competition between *Harmonia axyridis* and other coccinellids is stronger than intraspecific competition. *Biological Control*, 131, 62-68.

Zhang, Y., Haan, N. L., & Landis, D. A. (2020). Landscape composition and configuration have scale-dependent effects on agricultural pest suppression. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 302, 107085.

Anexos

Tabla 1. Métricas de composición y configuración obtenidas para los sub-paisajes estudiados para 13 categorías de uso de suelo, en 3 radios distintos. SHDI: índice de diversidad de Shannon; SHEI: índice de equitatividad; np: número de parches de todas las clases de uso de suelo; ed: densidad de bordes (ha); msi: índice promedio de forma de los parches; mps: tamaño promedio de los parches (ha)

Alfalfal	Radio	SHDI	SHEI	np	ed	msi	mps
1	1,5	1,85	0,77	735	168,75	1,33	0,96
	1	1,83	0,76	391	166,83	1,28	0,80
	0,5	1,90	0,83	169	262,52	1,31	0,46
2	1,5	1,58	0,69	1167	291,06	1,34	0,60
	1	1,51	0,69	491	281,98	1,35	0,64
	0,5	1,41	0,68	121	257,63	1,34	0,50
3	1,5	2,19	0,88	1318	248,79	1,26	0,54
	1	2,13	0,89	566	243,04	1,30	0,55
	0,5	1,68	0,76	146	251,57	1,32	0,54
4	1,5	1,78	0,74	856	267,65	1,25	0,82
	1	1,89	0,82	527	251,21	1,25	0,59
	0,5	1,62	0,74	183	185,95	1,18	0,43
5	1,5	2,19	0,88	984	218,66	1,24	0,72
	1	2,25	0,90	566	288,76	1,26	0,55
	0,5	1,80	0,78	131	256,64	1,25	0,60
6	1,5	2,42	0,95	1505	281,82	1,26	0,47
	1	2,30	0,90	820	324,43	1,27	0,38
	0,5	2,19	0,92	270	390,82	1,30	0,29

7	1,5	1,85	0,77	1134	259,46	1,39	0,62
	1	1,90	0,83	485	249,58	1,42	0,65
	0,5	1,88	0,82	121	348,00	1,41	0,65
8	1,5	1,66	0,76	278	170,28	1,58	2,54
	1	1,85	0,89	212	217,07	1,53	1,48
	0,5	1,85	0,89	128	334,10	1,54	0,61
9	1,5	1,83	0,76	780	205,14	1,35	0,90
	1	1,70	0,71	289	171,03	1,37	1,09
	0,5	1,68	0,76	84	183,36	1,33	0,93
10	1,5	1,89	0,79	1118	259,63	1,30	0,63
	1	1,85	0,77	559	270,49	1,30	0,56
	0,5	1,58	0,72	163	241,95	1,25	0,48
11	1,5	1,85	0,80	1207	233,54	1,24	0,59
	1	1,87	0,90	633	231,35	1,25	0,50
	0,5	1,68	0,81	197	220,57	1,24	0,40
12	1,5	1,77	0,71	656	167,48	1,36	1,07
	1	1,76	0,71	294	148,27	1,33	1,07
	0,5	1,54	0,74	73	162,00	1,45	1,07
13	1,5	1,48	0,64	637	231,90	1,54	1,11
	1	1,37	0,60	351	233,47	1,50	0,89
	0,5	1,34	0,64	126	295,38	1,50	0,62
14	1,5	1,94	0,78	1510	237,63	1,25	0,47
	1	1,72	0,69	812	265,93	1,24	0,39
	0,5	1,26	0,57	186	242,62	1,23	0,42
15	1,5	1,76	0,71	1267	225,52	1,27	0,56
	1	1,54	0,64	632	231,53	1,25	0,50
	0,5	1,46	0,66	170	219,74	1,19	0,46
16	1,5	2,04	0,82	971	291,81	1,44	0,72
	1	1,89	0,79	481	307,92	1,47	0,65
	0,5	1,30	0,56	131	297,60	1,59	1,60
17	1,5	1,94	0,78	1112	223,27	1,36	0,63
	1	1,94	0,81	618	240,57	1,37	0,51
	0,5	1,75	0,80	223	258,65	1,42	0,35
18	1,5	2,02	0,79	1738	243,30	1,26	0,41
	1	2,15	0,84	969	281,66	1,25	0,32
	0,5	2,09	0,81	298	346,45	1,26	0,26
19	1,5	1,86	0,77	506	218,79	1,66	1,40
	1	1,87	0,81	264	218,96	1,60	1,19

	0,5	1,70	0,77	75	205,38	1,51	1,05
20	1,5	2,14	0,83	691	221,73	1,46	1,02
	1	2,07	0,90	299	221,35	1,48	1,05
	0,5	1,94	0,88	95	298,26	1,61	1,82