



**“EFECTOS DE LA COMPOSICIÓN Y HETEROGENEIDAD DEL PAISAJE EN  
DIFERENTES ESCALAS ESPACIALES SOBRE LA ABUNDANCIA DE ESPECIES Y  
RASGOS FUNCIONALES DE COCCINÉLIDOS, Y SU RELACIÓN CON LA  
ABUNDANCIA DE ÁFIDOS EN ALFALFA DE LA REGIÓN METROPOLITANA”**

Seminario de título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los  
requisitos para optar al Título de:

**Biólogo con mención en Medio Ambiente**

**Alonso Esteban Machtig Collado**

Directora del Seminario de Título: Audrey Alejandra Grez Villarroel

Junio 2022

Santiago – Chile



## INFORME DE APROBACIÓN 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, presentado por la Sr. Alonso Machtig Collado.

**“EFECTOS DE LA COMPOSICIÓN Y HETEROGENEIDAD DEL PAISAJE EN  
DIFERENTES ESCALAS ESPACIALES SOBRE LA ABUNDANCIA DE ESPECIES Y  
RASGOS FUNCIONALES DE COCCINÉLIDOS, Y SU RELACIÓN CON LA  
ABUNDANCIA DE ÁFIDOS EN ALFALFA DE LA REGIÓN METROPOLITANA”**

Ha sido aprobado por la Comisión de Evaluación, en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Biólogo con mención en Medio Ambiente.

**Directora Seminario de Título:**                    MSc. Audrey Alejandra Grez Villarroel

**Comisión Revisora y Evaluadora**

**Presidente Comisión:**                    Dr. Claudio Patricio Veloso Iriarte

**Evaluador:**                                    Dr. Hugo Torres Contreras

Santiago de Chile, .....

## BIOGRAFÍA



Alonso Esteban Machtig Collado nació en una mañana neblinosa del 7 de septiembre de 1996 en Santiago de Chile, siendo el tercero de tres hermanos. Comenzó a interesarse en los animales y el Medio Ambiente desde pequeño, y al llegar a la enseñanza media se sintió atraído por la Biología, por lo que en el año 2015 ingresó a la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile para estudiar Biología Ambiental. A lo largo de 7 años fue enraizando su amor por la naturaleza, conoció y compartió con bonitas personas, e hizo grandes amigos, con los cuales solía juntarse en diferentes rincones del campus para escuchar música rara y hablar de la vida y sus problemas.

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco a mi profesora guía Audrey por toda la dedicación, compromiso y paciencia que me tuvo durante esta etapa, y por todas sus enseñanzas. A los profesores Claudio Veloso y Hugo Contreras por sus consejos y sugerencias. A Elizabeth Gazzano por la gran ayuda que me brindó, y hacer de las salidas a terreno una experiencia muy grata y de aprendizaje. A Feña por todo el apoyo y perspectivas que compartió conmigo a lo largo de este proceso de tesis. Agradezco a las increíbles personas que son parte del LEAF por la ayuda y disposición que mostraron siempre, y en especial, por hacer del laboratorio un lugar agradable para compartir muy en buena onda. Agradezco a mi familia, amigos y amigas que siempre me mostraron su apoyo y me dieron ánimo en los momentos de cansancio y frustración. Y, más allá de esta tesis, agradezco a todas esas personas que conocí durante la etapa universitaria que hicieron que esta parte de mi vida fuese más bonita.

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

## ÍNDICE DE CONTENIDOS

Biografía .....	ii
Agradecimientos .....	iii
Índice de contenidos .....	iv
Índice de tablas .....	v
Índice de figuras .....	vi
Resumen .....	1
Abstract .....	3
Introducción .....	4
Materiales y métodos .....	12
Resultados .....	19
Discusión .....	31
Conclusiones .....	40
Bibliografía .....	41
Anexo .....	49

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Reclasificación de 13 tipos de usos de suelo en 6 categorías de paisaje, definidos en la caracterización del paisaje circundante a 20 alfalfaes al sur de la Región Metropolitana .....	<b>15</b>
<b>Tabla 2.</b> Abundancia (media $\pm$ E.E. por alfalfal) de coccinélidos nativos y exóticos, en estadio adulto y larval, y áfidos capturados durante toda la temporada (primavera y verano) en 20 alfalfaes al sur de Santiago, y rasgos de especies de coccinélidos (tamaño corporal promedio y especialización de hábitat). .....	<b>20</b>
<b>Tabla 3.</b> Asociaciones significativas encontradas en el análisis de Mínimos Cuadrados Parciales (PLS) entre variables del paisaje (predictoras) y abundancia de especies de coccinélidos (repuestas) en alfalfa para 3 escalas espaciales. ....	<b>22</b>
<b>Tabla 4.</b> Asociaciones significativas encontradas en el análisis de Mínimos Cuadrados Parciales (PLS) entre variables del paisaje (predictoras) y los rasgos funcionales de coccinélidos (repuestas) en alfalfa para 3 escalas espaciales. ....	<b>25</b>
<b>Tabla 5.</b> Modelos candidatos del GLM con una distribución de Poisson para la asociación entre la abundancia de áfidos en los alfalfaes (variable respuesta) con la abundancia de coccinélidos nativos (NAT) y exóticos (EXO), y con variables del paisaje circundante a los cultivos de alfalfa a una escala de 1500 m. ....	<b>28</b>
<b>Tabla 6.</b> Resultados de la abundancia de coccinélidos nativos (NAT) y exóticos (EXO), y variables del paisaje a una escala de 1500 m sobre la abundancia de áfidos en cultivos de alfalfa, según un modelo GLM con distribución de Poisson. ....	<b>29</b>
<b>Tabla 1 ANEXO.</b> Matriz de correlaciones de Pearson entre variables de abundancia de coccinélidos nativos (NAT) y exóticos (EXO), variables de composición de paisaje (áreas de cobertura agrícola (urb), semi-urbana (semiurb), urbana (agr), arbórea (arb), de ripio y pastos (ripa) y de cuerpos de agua (agua)) y variables de heterogeneidad composicional (índice de diversidad de Shannon (shan)) y configuracional (número de parches (np), densidad de borde (ed), tamaño medio de los parches (mps) e índice de forma media de los parches (msi)) de paisaje. ....	<b>49</b>
<b>Tabla 2 ANEXO.</b> Modelos candidatos del GLM con una distribución de Poisson para la asociación entre la abundancia de áfidos en los alfalfaes (variable respuesta) con la abundancia de coccinélidos nativos (NAT) y exóticos (EXO), y con variables del paisaje circundante a los cultivos de alfalfa a una escala de 1500 m, incluyendo interacciones entre variables. ....	<b>49</b>
<b>Tabla 3 ANEXO.</b> Resultados de la abundancia de coccinélidos nativos (NAT) y exóticos (EXO), variables del paisaje a una escala de 1500 m e interacciones entre variables sobre la abundancia de áfidos en cultivos de alfalfa, según un modelo GLM con distribución de Poisson. ....	<b>51</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Sitio de estudio visualizado en Google Earth con la ubicación de los 20 campos de alfalfa seleccionados al sur de Santiago, Chile. .... **12**
- Figura 2.** Gráfico triplot de regresión de Mínimos Cuadrados Parciales (PLS) para la asociación entre variables de paisaje (variables predictoras) con variables de composición del ensamble de coccinélidos (variables respuesta), a una escala espacial de **(A)** 500 m, **(B)** 1000 m y **(C)** 1500 m, en 20 alfalfaes (círculos azules) de la Región Metropolitana. .... **23**
- Figura 3.** Gráfico triplot de regresión de Mínimos Cuadrados Parciales (PLS) para la asociación entre variables de paisaje (variables predictoras) con variables de los rasgos de coccinélidos adultos (variables respuesta), a una escala espacial de **(A)** 500 m, **(B)** 1000 m y **(C)** 1500 m, en 20 alfalfaes (círculos azules) de la Región Metropolitana. ... **26**
- Figura 4.** Gráficos de correlaciones de Pearson y Spearman entre la abundancia de áfidos y **(A)** la abundancia de coccinélidos nativos y exóticos, **(B)** la composición del paisaje (área de cobertura agrícola, urbana, semi-urbana, y de ripio y pastos), y **(C)** el tamaño medio de los parches. .... **30**

## RESUMEN

Se ha señalado frecuentemente la importancia que tienen la diversidad, la abundancia y las características propias de los enemigos naturales para el control de plagas, sin embargo, estas variables pueden ser moduladas por los cambios en la composición y heterogeneidad del paisaje, afectando la abundancia de plagas en los cultivos. En este estudio se analizó la relación entre variables del paisaje, a diferentes escalas espaciales, con la abundancia y rasgos de coccinélidos afidófagos y la abundancia de áfidos presentes en cultivos de alfalfa al sur de la Región Metropolitana. Para lograr esto, se realizaron muestreos de coccinélidos y áfidos en 20 alfalfales desde septiembre de 2020 hasta marzo de 2021. Los coccinélidos se muestrearon pasando una red entomológica 200 veces dentro de cada cultivo. Simultáneamente, se colectaron los áfidos presentes en 15 tallos de alfalfa dentro de cada cultivo. Se obtuvieron valores de rasgo para el tamaño corporal promedio y especialización de hábitat de coccinélidos adultos. Se cuantificaron las variables del paisaje circundante dentro de radios de 500, 1000 y 1500 m para cada alfalfal. Se realizaron regresiones de Mínimos Cuadrados Parciales para analizar las relaciones entre variables de paisaje con la abundancia de coccinélidos a nivel de especie y la media ponderada de la comunidad (CWM) para los rasgos de especialización de hábitat y tamaño corporal del ensamble de coccinélidos. Además, se generaron Modelos Lineales Generalizados para evaluar cómo las variables del paisaje a 1500 m y la abundancia de coccinélidos explican la abundancia de áfidos. Se encontró que la composición de paisaje afectó diferencialmente las abundancias de coccinélidos en alfalfa, y esto fue escala-dependiente, aunque la mayor parte de las asociaciones se encontraron a 1000 m de radio. La abundancia de áfidos en los cultivos se relacionó estrechamente con la de los coccinélidos nativos, relevando la importancia que este



grupo de enemigos naturales tienen para el control biológico. Se propone profundizar los análisis, considerando interacciones entre variables y un enfoque dinámico para dilucidar las respuestas de coccinélidos y áfidos al paisaje en distintas épocas de la temporada de crecimiento de alfalfa.

## ABSTRACT

The importance of diversity, abundance and the characteristics of natural enemies for pest control has frequently been pointed out, however, these variables can be modulated by changes in composition and heterogeneity of the landscape, affecting the abundance of pests in crops. This study analyzed the relationship between landscape variables, at different spatial scales, with the abundance and traits of aphidophagous coccinellids, and the abundance of aphids present in alfalfa fields in the south of Region Metropolitana. To achieve this, coccinellids and aphids were sampled in 20 alfalfa fields from September 2020 to March 2021. Coccinellids were sampled by passing a sweep-net 200 times in each field. Simultaneously, the aphids present in 15 alfalfa tillers in each field were collected. Trait values for mean body size and habitat specialization of adult coccinellids were obtained. The variables of the surrounding landscape within radii of 500, 1000 and 1500 m were quantified for each alfalfa field. Partial Least Squares regressions were performed to analyze relationships between landscape variables with species-level coccinellid abundance and community weighted mean (CWM) for coccinellid assemblage traits. In addition, Generalized Linear Models were generated to assess how landscape variables at 1500 m and the abundance of coccinellids explain the abundance of aphids. Landscape composition was found to differentially affect coccinellid abundances in alfalfa, and this was scale dependent, although most associations were found within 1000 m radius. The abundance of aphids in crops was closely related to native coccinellids, revealing their importance for biological control. It is necessary to deepen the analyzes, considering interactions between variables and a dynamic approach to elucidate the responses of coccinellids and aphids to the landscape at different times of the alfalfa growing season.

## INTRODUCCIÓN

Diferentes factores antropogénicos, como el cambio climático y la destrucción de hábitat nativo, han conducido a un decaimiento en la riqueza de especies y abundancia de insectos en los últimos años (Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019; Eggleton, 2020; Wagner, 2020), así como disminuciones preocupantes en la biomasa de insectos, reportadas tanto en zonas templadas (Hallmann y col., 2017) como zonas tropicales (Lister & Garcia, 2018). Se ha señalado a la pérdida de hábitats naturales y su reemplazo por zonas urbanas y de manejo agrícola intensivo como las principales causas de la disminución de insectos (Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019), afectando principalmente a lepidópteros (Fox y col., 2014; Melero y col., 2016), himenópteros (Kosior y col., 2007; Ollerton y col., 2014) y coleópteros, incluyendo carábidos (McGuinness, 2007) y coccinélidos (Brown & Roy, 2015) en ecosistemas terrestres. La evidencia de la disminución está geográficamente sesgada a Europa y Estados Unidos, y no es suficiente para generalizar a nivel global y a todos los taxones. Sin embargo, los cambios en la composición de las redes tróficas y la disminución de la diversidad de grupos taxonómicos claves pueden impactar fuertemente en el funcionamiento de los ecosistemas (Crossley y col., 2020; Eggleton, 2020). Este impacto sobre el funcionamiento ecosistémico afecta la cantidad y calidad de servicios ecosistémicos que brindan los insectos a la agricultura (Cardinale y col., 2012), como es el control biológico por parte de enemigos naturales de plagas. Los enemigos naturales de plagas son organismos depredadores, parásitos o parasitoides que reducen y regulan los niveles poblacionales de organismos perjudiciales para la agricultura (DeBach & Rossen, 1991). El control biológico de plagas puede ser de gran importancia para la sustentabilidad agrícola, ya que puede incrementar la producción y reducir el uso de plaguicidas

sintéticos (Naranjo y col., 2015), con un rendimiento por dólar invertido significativamente mayor (Culliney, 2014).

El control biológico de plagas está estrechamente relacionado a la diversidad de enemigos naturales. Existe una amplia cantidad de estudios que han analizado el control de los herbívoros de arriba hacia abajo y, en general, se ha encontrado que el aumento de la diversidad de enemigos naturales en un sistema particular tiene un efecto positivo sobre el control biológico de plagas agrícolas (Letourneau y col., 2009; Griffin y col., 2013). Este efecto positivo sobre el control biológico de plagas ocurre debido a que una mayor diversidad de enemigos naturales conlleva un aumento en la probabilidad de presencia de un controlador biológico efectivo. Además, una mayor diversidad de especies de enemigos naturales puede permitir la partición y/o facilitación de recursos entre controladores biológicos, impulsando un control de plagas más efectivo (Letourneau y col., 2009; Jonsson y col., 2017). Sin embargo, estas interacciones positivas deben ser más fuertes que interacciones negativas que afecten el control de plagas, como la depredación intragremial o interferencias de comportamiento (Letourneau y col., 2009).

Los rasgos funcionales son características morfológicas, fisiológicas y comportamentales de un organismo que afectan potencialmente su adecuación biológica (Cadette y col., 2011). Diversos autores han relevado la importancia de la diversidad de rasgos funcionales por sobre los índices de diversidad taxonómica, para predecir los efectos de la biodiversidad sobre las funciones ecosistémicas (Cadette y col., 2011; Gagic y col., 2015). Además, se ha señalado la importancia de factores independientes de los enemigos naturales, como variables ambientales, y la riqueza de especies y distribución de rasgos dentro de las comunidades de presas/hospederos, a la hora de

comprender los mecanismos que modulan el control biológico (Tylianakis & Romo, 2010; Jonsson y col., 2017).

Dentro de los factores que impactan la diversidad taxonómica y funcional y la abundancia de los enemigos naturales de plagas, y por lo tanto el control biológico, está la composición y heterogeneidad del paisaje que rodea los cultivos agrícolas (Fahrig y col., 2011, Liere y col., 2017). La composición del paisaje se refiere al área cubierta por diferentes tipos de coberturas, como otros cultivos y coberturas naturales y semi-naturales, las que proporcionan a los controladores de plagas recursos complementarios y/o suplementarios, facilitando su persistencia, el movimiento a través del paisaje y pronta colonización al cultivo, antes del desarrollo de las plagas, aunque ello depende de los rasgos de cada especie o grupo taxonómico (Fahrig y col., 2011; Tscharrntke y col., 2012; Iuliano & Gratton, 2020). Además, una mayor proporción de hábitat “natural” (es decir, pastizales, matorrales, bosques, setos, bordes de cultivos, hábitats restaurados, zonas abandonadas, etc.) en el paisaje también tiene efectos positivos sobre la diversidad y abundancia de enemigos naturales de plagas (Fahrig y col. 2011). Por otra parte, la heterogeneidad del paisaje se divide en dos componentes: i) la heterogeneidad composicional, que se entiende como la diversidad de tipos de cobertura en el paisaje, y ii) la heterogeneidad configuracional, que es el arreglo espacial de los parches que componen ese paisaje, incluyendo su forma, tamaño y cantidad de borde (Fahrig y col., 2011; Grez y col., 2014a, b; Woltz & Landis, 2014; Emmerson y col., 2016; Seppelt y col., 2016; Molina y col., 2019; Coutinho y col., 2020; Haan y col., 2020). En general, en la medida que se homogeneizan los paisajes, disminuye la diversidad y abundancia de enemigos naturales de plagas y, por lo tanto, la efectividad de su servicio ecosistémico (Fahrig y col., 2011; Grez y col., 2014a, b; Woltz & Landis, 2014; Dainese

y col., 2019; Molina y col., 2019; Coutinho y col., 2020; Haan y col., 2020; Sattler y col., 2020).

Todos los organismos presentan rasgos funcionales “de respuesta”, que son susceptibles a responder ante gradientes de cambio ambiental, y “de efecto”, los cuales determinan los efectos sobre los servicios ecosistémicos (Luck y col., 2012). En este sentido, los paisajes pueden modular la diversidad y abundancia de rasgos funcionales en cultivos agrícolas, lo cual puede tener consecuencias en servicios ecosistémicos como el control biológico. (Wood y col., 2015; Liere y col., 2017; Perović y col., 2018).

Un rasgo relevante de los depredadores para el control biológico de plagas es el tamaño corporal, ya que puede afectar la tasa de depredación y el tamaño de las presas consumidas (Rusch y col., 2015). Existe evidencia que la tasa de consumo y los tiempos de manipulación de presas, medidas que definen la eficiencia del control de plagas, dependen estrechamente de la proporción de tamaño corporal depredador-presa (Ball y col., 2015; Greenop y col., 2018). A nivel comunitario, ensambles de enemigos naturales con mayor variabilidad de tamaños corporales podrían hacer un control biológico más eficiente al particionar las presas entre depredadores grandes y pequeños, aunque también podría ocurrir un menor control biológico si existen interacciones negativas entre los depredadores, como la depredación intra-gremio asimétrica a favor de los más grandes (Ostandie y col., 2020). Otro rasgo importante para el control biológico que determina la probabilidad de colonización de enemigos naturales y la supresión de plagas en diversos cultivos, es la especialización de hábitat (Bianchi y col., 2010). Los depredadores generalistas pueden colonizar más tempranamente los cultivos y permanecer en densidades bajas de plagas, con respecto a enemigos naturales

especialistas, aunque pueden interferir más en el desempeño de otros enemigos naturales (Messelink, 2012).

La simplificación y pérdida de heterogeneidad del paisaje puede actuar como un “filtro” ecológico de diferentes rasgos funcionales, tales como el tamaño y la especialización de los enemigos naturales (Gámez-Virúés y col., 2015). Por ejemplo, se ha encontrado que las especies generalistas (i.e. percepción de grano grueso) pueden colonizar más fácilmente diferentes hábitats en paisajes con mayor heterogeneidad (Bianchi y col., 2010; Iuliano & Gratton, 2020; Grez y col., 2021). Además, en paisajes menos heterogéneos y simples (i.e. predominantemente agrícolas) los enemigos naturales tienden a ser más pequeños, lo que puede conllevar una menor cantidad de presas consumidas u hospederos parasitados por individuo (Grab y col., 2019; Gallé y col., 2020). Esto puede deberse a que las especies grandes pueden requerir una gran cantidad y calidad de recursos que no ofrecen los paisajes simples (Grab y col., 2019). Sin embargo, también se ha encontrado que especies de cuerpo pequeño pueden ser más abundantes en paisajes complejos (Gámez-Virúés y col., 2015; Perez-Alvarez y col., 2021). Esto sugiere que la relación entre la composición de rasgos funcionales y las características del paisaje depende de una combinación de múltiples factores y no es consistente para todos los agroecosistemas.

Los efectos del paisaje sobre los organismos varían según la escala espacial, algunos respondiendo a escalas locales (e.g., bordes de los cultivos) y otros a escala mayor, dependiendo de su vagilidad (Martin y col., 2016; Badenhausser y col., 2020; Haan y col. 2021). Los diferentes estudios que han abordado los efectos del paisaje sobre organismos con un enfoque multi-escala señalan la importancia que tienen los rasgos relacionados con la movilidad de las especies (Miguet y col., 2016). Por ejemplo,

un metaanálisis encontró que las especies de enemigos naturales especialistas responden a la complejidad y hábitat natural en el paisaje a escalas espaciales más pequeñas con respecto a especies generalistas (Chaplin-Kramer y col., 2011), lo que se relaciona con la alta movilidad de las especies generalistas. Además, la eficiencia del control biológico depende de las coberturas naturales y semi-naturales circundantes a los cultivos agrícolas, pero la escala espacial de esta respuesta está determinada en gran medida por la capacidad de dispersión de las especies de enemigos naturales involucradas en el control biológico (Badenhausser y col., 2020).

Las características del paisaje pueden influir, directa o indirectamente (vía sus enemigos naturales) en las poblaciones de áfidos, insectos considerados plagas por sus grandes impactos en el rendimiento de diversos cultivos. Las poblaciones de áfidos pueden ser más abundantes en los cultivos cuando estos se encuentran en paisajes más heterogéneos y con una alta presencia de elementos semi-naturales (Al Hassan y col., 2012), aunque también se ha encontrado una asociación de la abundancia de áfidos en cultivos con paisajes compuestos por parches grandes (Bosem Baillod y col., 2017). Estos efectos del paisaje pueden no observarse cuando la abundancia de enemigos naturales es más sensible a la composición de paisaje que la abundancia de áfidos, con impactos negativos sobre esta última cuando existe una mayor cantidad de elementos semi-naturales en el paisaje (Alignier y col., 2014).

Los coccinélidos (Coleoptera: Coccinellidae) son enemigos naturales de plagas que desempeñan un rol clave en el control biológico como depredadores de áfidos en diversos cultivos (Sarwar, 2016). Actualmente, Chile cuenta con 121 especies identificadas de coccinélidos, de las cuales aproximadamente 16 son exóticas (González, 2006). Los cultivos de alfalfa (*Medicago sativa*) en Chile central, que son muy



frecuentes, presentan comunidades de coccinélidos muy abundantes, diversos y eficientes, incluyendo tanto especies nativas como exóticas (Grez y col., 2014a, b). Estos insectos representan entre un 50 y 86% de la depredación sobre áfidos en alfalfa (Ximenez-Embun y col., 2014; Molina, 2021) y por tanto cumplen un rol muy importante en el control de las poblaciones de estas plagas, las cuales consisten principalmente en tres especies: *Aphis craccivora* Koch, *Therioaphis trifolii* (Monell) y *Acyrtosiphon pisum* (Harris), siendo esta última la más abundante (Grez y col., 2014a, 2021). En cuanto a los depredadores, en los cultivos de alfalfa de Chile central, la chinita exótica *Hippodamia variegata*, muy abundante en verano y otoño, y la chinita nativa *Eriopsis chilensis*, muy abundante en primavera y principios de verano, son las especies más comunes (Grez y col., 2011, 2021). Sin embargo, la introducción de la chinita *Harmonia axyridis* como agente de biocontrol ha tenido grandes impactos negativos sobre la diversidad y abundancia de especies de coccinélidos nativos (Rondoni y col., 2020). Si bien esta especie es mucho más voraz, las interacciones negativas con otras especies, como la competencia y la depredación intragremio, afecta notoriamente a las comunidades de coccinélidos nativos y perturba los niveles de control biológico (Li y col., 2021). En particular, los coccinélidos nativos en alfalfa son muy relevantes en esta función, a pesar de que no son los más abundantes. Ellos difieren en su abundancia en los diferentes tipos de uso de suelo, y también varían en rasgos como el tamaño corporal y la especialización de hábitat (Grez y col., 2013, 2019, 2021). Por lo tanto, su colonización hacia alfalfa depende de la composición y heterogeneidad del paisaje a distintas escalas espaciales (Gardiner y col., 2009; Grez y col., 2014b; Woltz & Landis, 2014).

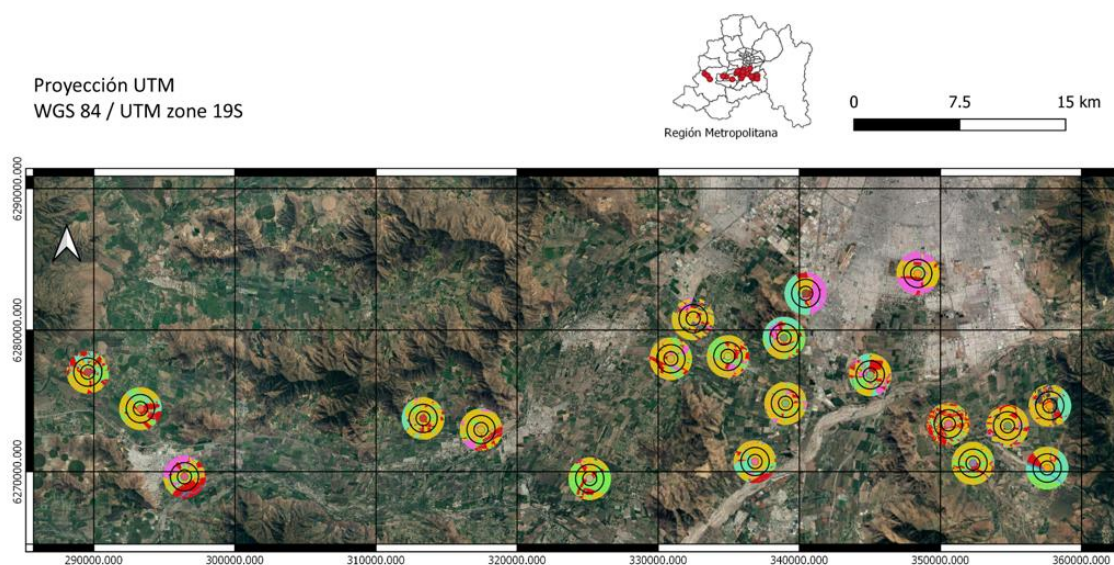
Los efectos del paisaje sobre la diversidad y abundancia de comunidades de artrópodos pueden no ser consistentes entre los distintos agroecosistemas si se trabaja

con comunidades completas, sin tener en consideración las respuestas a nivel de especie o de rasgos (Jowett y col., 2019). Esto cobra especial relevancia cuando se toman decisiones sobre gestión de agroecosistemas en base a las respuestas de las especies dominantes, más aún cuando las especies raras pueden tener un rol importante en las funciones ecosistémicas (Dee y col., 2019). Por esto, es necesario complementar los estudios de paisaje y diversidad de enemigos naturales con evaluaciones a nivel de especie y rasgos funcionales relevantes para el control biológico, como el tamaño corporal y la especialización de hábitat.

El objetivo de este estudio fue evaluar la relación entre la composición y heterogeneidad del paisaje, a distintas escalas espaciales, con la composición, abundancia y rasgos de coccinélidos afidófagos nativos y exóticos, y la abundancia de áfidos en alfalfa de la Región Metropolitana. Específicamente, esta investigación buscó analizar la asociación entre la composición y heterogeneidad composicional y configuracional del paisaje, a distintas escalas espaciales, con: i) la abundancia a nivel de especie de coccinélidos afidófagos nativos y exóticos; y ii) el tamaño corporal promedio y la especialización de hábitat promedio de coccinélidos afidófagos en alfalfa durante una temporada. Adicionalmente, iii) se propuso identificar las variables de paisaje y de abundancia de coccinélidos nativos y exóticos que mejor explican la abundancia de áfidos en cada alfalfa, como un proxy de los factores que afectan el control biológico.

## MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo en la Región Metropolitana, donde se seleccionaron 20 alfalfaes ubicados al sur de Santiago, en las comunas de La Pintana, Pirque, San Bernardo, Calera de Tango, Peñaflor, Talagante, El Monte y Melipilla (**Fig. 1**). Estos alfalfaes eran de tamaños similares, sin utilización de plaguicidas y separados por al menos 3 km entre sí, para evitar la superposición del paisaje que los rodeaba.



**Figura 1.** Sitio de estudio visualizado en Google Earth con la ubicación de los 20 campos de alfalfa seleccionados al sur de Santiago, Chile. Cada alfalfal se ubica en el centro de los tres círculos concéntricos, los cuales representan escalas de 500, 1000 y 1500 m de radio. Se indica las áreas de cobertura agrícola (amarillo), arbórea (turquesa), de ripio y pastos (rojo), urbana (rosado) y semi-urbana (verde), circundantes a cada alfalfal hasta a un radio de 1500 m.

### Muestreo de coccinélidos y áfidos

Los coccinélidos afidófagos adultos y larvas fueron muestreados en cada alfalfal desde el 7 septiembre de 2020 hasta el 11 de marzo de 2021, cada 14 días, aproximadamente, con un total de 10 muestreos en cada alfalfal a lo largo de la

temporada. Este muestreo se realizó pasando una red entomológica 200 veces por alfalfa, en 4 áreas separadas dentro del cultivo (50 redadas por área). Simultáneamente, se colectaron los áfidos presentes en el extremo superior (10 cm aproximadamente) de 15 tallos de alfalfa distribuidos en 5 áreas separadas dentro del cultivo (3 tallos por área).

Los coccinélidos se identificaron a nivel de especie en el laboratorio, siguiendo a González (2006) y se descartaron de los análisis los coccinélidos no afidófagos. Se cuantificó el número de individuos (adultos y larvas) por especie, el número de individuos de coccinélidos nativos y el número de individuos de coccinélidos exóticos, para cada alfalfa por fecha de muestreo y también el número acumulado en la temporada. Los áfidos también se identificaron a nivel de especie en el laboratorio, siguiendo colecciones de referencia, y se cuantificaron para cada alfalfa, por fecha de muestreo y acumulado en la temporada.

Para evaluar la relación entre el paisaje y la abundancia de coccinélidos afidófagos según sus rasgos, a partir de literatura (González, 2006; Grez y col. 2013, 2019, 2021) se obtuvieron valores de dos rasgos para adultos de cada especie de coccinélido colectada: el tamaño corporal promedio de adultos desde la cabeza al final del abdomen y la especialización de hábitat. Como se mencionó en la Introducción, estos rasgos son muy relevantes para el control biológico, por cuanto determinan la capacidad de dispersión y probabilidad de colonización de cultivos, y la tasa de consumo (Bianchi y col., 2010; Ball y col., 2015; Greenop y col., 2018; Perović y col., 2018). La especialización de hábitat fue estimada como el coeficiente de variación ( $CV = \text{desviación estándar} / \text{media}$ ) de abundancia de coccinélidos adultos entre los ocho tipos de hábitats más comunes de la región estudiada: alfalfa, huertos frutales, viñedos, cultivos anuales, parcelas de eucaliptos, setos de moras silvestres, setos de árboles y matorral esclerófilo

(Grez y col., 2013, 2019, 2021). Un coeficiente de variación más alto indica mayor especialización de hábitat en la especie.

### Caracterización del paisaje

La caracterización del paisaje fue provista por el proyecto FONDECYT 1180533. Dicha caracterización se hizo utilizando un Sistema de Información Geográfica (SIG), complementado con verificación en terreno de los usos y coberturas de suelo presentes en el paisaje. Primero, se descargaron imágenes satelitales de alta resolución (4800 x 2730 píxeles) con fecha 2019 desde Google Earth Pro e imágenes satelitales del Sentinel-2 con resolución media (hasta 10m en ciertas bandas) actualizadas al 24 y 11 de octubre de 2020 (libres de toda nubosidad) desde Earth Explorer del Servicio Geológico de Estados Unidos. Posteriormente, se cruzaron las imágenes descargadas y se georreferenciaron en QGIS, obteniendo imágenes actualizadas de alta resolución. Las imágenes fueron sometidas a una clasificación por usos de suelo utilizando el plugin Semi-Automatic Classification Plugin, a partir de cartografías de referencia que sirvieron como puntos de entrenamiento, obtenidas del Catastro CONAF RM de Usos de Suelo actualizado al 2016 (Infraestructura de Datos Espaciales [IDE], s.f.) y de la Mapoteca de la Biblioteca del Congreso Nacional de Chile (Biblioteca del Congreso Nacional de Chile [BCN], s.f.). A continuación, se obtuvo una caracterización de paisaje compuesta por 13 tipos de usos de suelo (alfalfaes, huertos frutales, viñas, cultivos anuales, infraestructura residencial e industrial, caminos, infraestructura semi-urbana, pastos y terrenos abandonados, ripio y suelo desnudo, matorral esclerófilo, arboledas, setos, y cuerpos de agua), la cual fue evaluada y corregida a partir de la información obtenida en terreno y refinando la clasificación de paisaje a través de las herramientas *Edit Raster* y

*Reclassification.* Posteriormente, estos 13 tipos de usos de suelo fueron redefinidos en 6 categorías de paisaje, siguiendo a Grez y col. (2019): urbano, semi-urbano, agrícola, ripio y pastos, arbóreo y cuerpos de agua (**Tabla 1**). Estas categorías se utilizaron como clasificación final para analizar la composición y heterogeneidad composicional y configuracional del paisaje.

**Tabla 1.** Reclasificación de 13 tipos de usos de suelo en 6 categorías de paisaje, definidos en la caracterización del paisaje circundante a 20 alfalfaes al sur de la Región Metropolitana.

<b>Categoría</b>	<b>Usos de suelo</b>
Semi-urbano (surb)	Semi-urbano
Urbano (urb)	Infraestructura residencial e Industrial Caminos
Agrícola (agr)	Alfalfaes Frutales Cultivos anuales Viñas
Arbóreo (arb)	Matorral esclerófilo Arboledas Setos arbóreos
Ripio y pastos (ripa)	Ripio y suelo desnudo Pastos y terrenos abandonados
Cuerpos de agua (agua)	Cuerpos de agua

Para cuantificar la composición y heterogeneidad del paisaje se utilizó el software Fragstats. Para la heterogeneidad composicional se calculó el índice de diversidad de Shannon (shan), mientras que para la heterogeneidad configuracional, se calculó el índice de forma media de los parches (msi), el tamaño medio de los parches (mps), el número de parches (np) y la densidad de borde (ed). Por otra parte, para la composición,

se calculó el área de los 6 tipos de cobertura. La cuantificación de la composición y heterogeneidad de los paisajes circundantes a cada alfalfa se hizo en radios de 500, 1000 y 1500 m. Estas distancias se eligieron ya que se ha observado que los efectos del paisaje definidos en radios inferiores a 2000 m tienen mejor poder predictivo sobre las comunidades de coccinélidos nativos y exóticos (Rand & Tscharrntke, 2007; Gardiner y col., 2009; Woltz & Landis, 2014; Grez y col., 2014b, 2019, 2021). Además, escalas inferiores a 2000 m de radio corresponden al rango de forrajeo en coccinélidos, por lo que los radios seleccionados son relevantes para evaluar el control biológico en los alfalfas (Woltz & Landis, 2014).

### Análisis de datos

Para analizar la relación entre coccinélidos y las variables de paisaje, a distintas escalas espaciales (500, 1000 y 1500 m), se trabajó con la abundancia total de adultos y larvas, acumulada durante la temporada en cada alfalfa, de cada especie de coccinélido, nativos y exóticos (Objetivo 1), con una abundancia media acumulada igual o superior a 1,0. Se realizaron regresiones de mínimos cuadrados parciales (PLS) para cada escala. Este análisis está siendo cada vez más utilizado en estudios ecológicos por ser más ventajoso para tratar múltiples variables respuesta, maximizando la correlación con un gran número de predictores, que pueden ser colineales, y con tamaños muestrales relativamente pequeños (Carrascal y col., 2009). Las variables del paisaje se asignaron como variables predictoras, mientras que las abundancias por especie se asignaron como variables respuesta. Se consideraron únicamente los vectores con pesos superiores a 3,00 o inferiores a -3,00 en cualquiera de los dos ejes (Grez y col. 2019). Además, para definir asociaciones significativas entre variables predictoras y

variables respuesta en el gráfico triplot se consideraron las que están cercanas entre sí como asociaciones positivas y las que están opuestas entre sí como asociaciones negativas (Grez y col., 2014b, 2019, 2021). Para este análisis, se definió como ángulo entre vectores menor a aproximadamente 25° para asociaciones positivas y un ángulo mayor a aproximadamente 115° para asociaciones negativas.

Para analizar el efecto del paisaje, a las tres escalas espaciales, sobre el tamaño corporal y la especialización de hábitat de los coccinélidos en los alfalfaes (Objetivo 2), se determinó la media ponderada de la comunidad (CWM) para cada rasgo, considerando el total de coccinélidos adultos en cada alfalfal durante toda la temporada, a partir de la siguiente fórmula:

$$CWM = \sum_{i=1}^s AR_i rasgo_i$$

Donde  $rasgo_i$  es el valor de rasgo de la  $i$ -ésima especie y  $AR_i$  corresponde a la abundancia relativa de la  $i$ -ésima especie.

Se realizaron tres PLS (uno por escala), con las variables de paisaje como variables predictoras y los CWM del tamaño corporal y especialización de hábitat para el total de coccinélidos como variables respuesta.

Para identificar las variables de paisaje y del ensamble de coccinélidos (variables independientes) que mejor explican la abundancia de áfidos (variable dependiente) (Objetivo 3), se realizaron Modelos Lineales Generalizados (GLM). Este análisis se realizó para una escala de 1500 metros, con el fin de incorporar toda la composición y heterogeneidad del paisaje circundante a cada alfalfal. Previamente, se analizaron las autocorrelaciones entre las variables independientes a través de un análisis de correlación de Pearson y se descartaron las variables correlacionadas entre sí. Para la



construcción de los modelos se utilizó una distribución de Poisson, la cual describe adecuadamente variables derivadas de conteos como lo es la abundancia de áfidos, y se utilizó una función de enlace logarítmica, la cual se suele utilizar para este tipo de distribución de la variable dependiente (Inouye y col., 2017). El mejor modelo se seleccionó en función del que presentó el menor Criterio de Información de Akaike corregido (AICc) y con un DeltaAICc ( $\Delta AICc$ ) menor a 2. Posteriormente, se realizaron correlaciones de Spearman y de Pearson (según la distribución de los datos) para visualizar la asociación lineal de la abundancia de áfidos con las demás variables. El análisis se desarrolló en el software RStudio 4.0.1 con las librerías MVN y MASS.

## RESULTADOS

A lo largo de toda la temporada primavera-verano 2020-2021, se colectó un total de 20.513 coccinélidos afidófagos, de los cuales 18.145 eran individuos adultos pertenecientes a 13 especies, y 2.368 eran larvas pertenecientes a seis especies. Siete especies de coccinélidos eran exóticas y seis eran nativas, representando 63,93% y 36,07% de la abundancia total, respectivamente (**Tabla 2**). Entre las especies exóticas, *Hippodamia variegata* fue notoriamente la más abundante, mientras que *Eriopis chilensis* fue la más abundante entre las especies nativas (**Tabla 2**). El tamaño corporal promedio de los coccinélidos varió desde 1,9 mm (*Scymnus bicolor*) hasta 7,3 mm (*Harmonia axyridis*); por otro lado, la especialización de hábitat (CV) varió desde especies más generalistas (como *Hyperaspis sphaeridioides* con 0,91, *E. chilensis* y *Eriopis eschscholtzi*, ambas con 1,05), hasta especies más especialistas (como *Harmonia quadripunctata* con 2,83 y *H. axyridis* con 2,07) (**Tabla 2**). Por otra parte, se colectó un total de 7.867 áfidos correspondientes a las especies *Acyrtosiphon pisum* (72,57% de la abundancia total), *Aphis craccivora* (15,94% de la abundancia total) y *Therioaphis trifolii* (11,49% de la abundancia total).

**Tabla 2.** Abundancia (media  $\pm$  E.E. por alfalfa) de coccinélidos nativos y exóticos, en estadio adulto y larval, y áfidos capturados durante toda la temporada (primavera y verano) en 20 alfalfas al sur de Santiago, y rasgos de especies de coccinélidos (tamaño corporal promedio y especialización de hábitat).

Especies	Adultos	Larvas	Tamaño corporal promedio (mm)	Especialización de hábitat (CV)
<b>Coccinélidos nativos</b>	<b>339,50 <math>\pm</math> 28,05</b>	<b>30,30 <math>\pm</math> 5,64</b>		
<i>Adalia angulifera</i> Mulsant	0,05 $\pm$ 0,05	0,00 $\pm$ 0,00	3,10	1,47
<i>Adalia deficiens</i> Mulsant	0,10 $\pm$ 0,10	0,00 $\pm$ 0,00	4,50	1,72
<i>Eriopis chilensis</i> Hofmann	301,05 $\pm$ 27,94	25,20 $\pm$ 5,33	5,10	1,05
<i>Eriopis eschscholtzi</i> Mulsant	37,30 $\pm$ 5,26	5,05 $\pm$ 1,45	4,30	1,05
<i>Hyperaspis sphaeridioides</i> (Mulsant)	1,00 $\pm$ 0,30	0,05 $\pm$ 0,05	2,50	0,91
<i>Scymnus bicolor</i> (Germain)	0,15 $\pm$ 0,08	0,00 $\pm$ 0,00	1,90	1,42
<b>Coccinélidos exóticos</b>	<b>567,75 <math>\pm</math> 62,10</b>	<b>88,10 <math>\pm</math> 18,15</b>		
<i>Adalia bipunctata</i> (L.)	0,15 $\pm$ 0,08	0,00 $\pm$ 0,00	4,60	1,85
<i>Harmonia axyridis</i> (Pallas)	23,90 $\pm$ 5,58	14,00 $\pm$ 5,23	7,30	2,07
<i>Hippodamia convergens</i> (Guerin-Meneville)	1,90 $\pm$ 0,48	0,55 $\pm$ 0,25	5,40	1,97
<i>Hippodamia variegata</i> (Goeze)	540,00 $\pm$ 62,11	73,55 $\pm$ 15,55	4,60	1,32
<i>Scymnus loewii</i> Mulsant	1,50 $\pm$ 0,32	0,00 $\pm$ 0,00	2,10	1,41
<i>Olla v-nigrum</i> (Mulsant)	0,10 $\pm$ 0,07	0,00 $\pm$ 0,00	3,70	1,92
<i>Harmonia quadripunctata</i> (Pontopiddan)	0,05 $\pm$ 0,05	0,00 $\pm$ 0,00	6,30	2,83
<b>Áfidos</b>	<b>393,35 <math>\pm</math> 51,51</b>	--	--	--

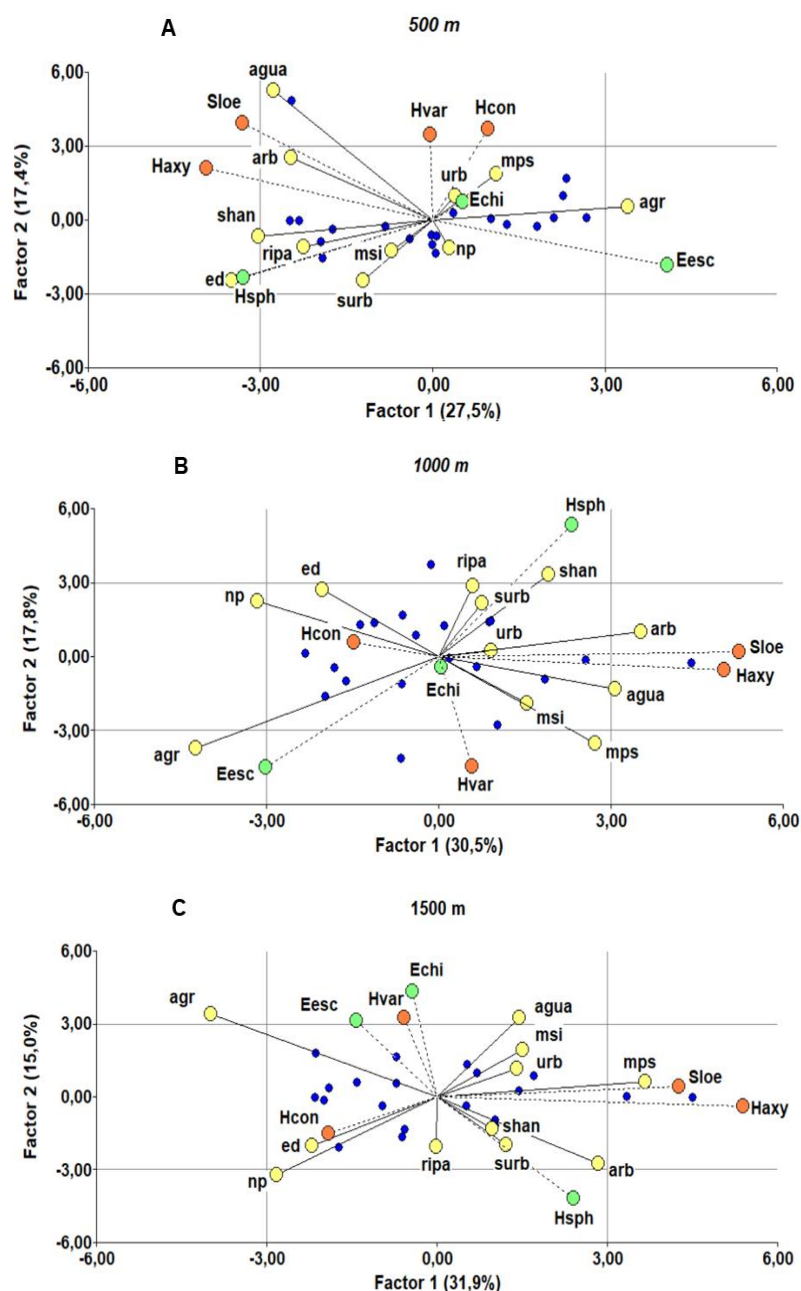
#### Relación entre variables de paisaje y abundancia de coccinélidos en alfalfa (Objetivo 1)

En general, las variables de paisaje no se asociaron a las especies de coccinélidos más abundantes en alfalfa, como *H. variegata* (Hvar) y *E. chilensis* (Echi), pero otras especies nativas y exóticas respondieron fuertemente a la diversidad de coberturas (shan) y a la cobertura agrícola en el paisaje (agr) (**Fig. 2, Tabla 3**). A 500 m, la diversidad de coberturas (shan) se asoció positivamente con la nativa *H. sphaeridioides* (Hsph) y la exótica *H. axyridis* (Haxy), y negativamente con la nativa *E.*

*eschschoitzii* (Eesc) (**Fig. 2a, Tabla 3**). Por otra parte, la cobertura agrícola (agr) del paisaje se asoció positivamente con *E. eschschoitzii* (Eesc), y negativamente con *H. sphaeridioides* (Hsph) y *H. axyridis* (Haxy). Además, la cobertura de cuerpos de agua (agua) se asoció positivamente con la exótica *Scymnus loewii* (Sloe), mientras que la densidad de borde (ed) se asoció positivamente con *H. sphaeridioides* (Hsph). A 1000 m, también se encontró una asociación positiva de la diversidad de coberturas (shan) con *H. sphaeridioides* (Hsph), y también una asociación negativa con *E. eschschoitzii* (Eesc) (**Fig. 2b, Tabla 3**). La cobertura agrícola del paisaje (agr) se asoció positivamente con *E. eschschoitzii* (Eesc), y negativamente con *H. sphaeridioides* (Hsph), *H. axyridis* (Haxy) y *S. loewii* (Sloe). Adicionalmente, la cobertura arbórea (arb) y de cuerpos de agua (agua) se asociaron positivamente con *H. axyridis* (Haxy) y *S. loewii* (Sloe), mientras que el número de parches (np) se asociaron negativamente con dichas especies. A 1500 m, la cobertura agrícola (agr) se asoció de forma positiva con *E. eschschoitzii* (Eesc), y de forma negativa con *H. sphaeridioides* (Hsph), *H. axyridis* (Haxy) y *S. loewii* (Sloe) (**Fig. 2c, Tabla 3**). Por otra parte, el tamaño medio de los parches en el paisaje (mps) se asoció positivamente con *H. axyridis* (Haxy) y *S. loewii* (Sloe).

**Tabla 3.** Asociaciones significativas encontradas en el análisis de Mínimos Cuadrados Parciales (PLS) entre variables del paisaje (predictoras) y abundancia de especies de coccinélidos (repuestas) en alfalfa para 3 escalas espaciales. Las especies corresponden a *E. eschscholtzi* (Eesc), *H. sphaeridioides* (Hsph), *H. axyridis* (Haxy) y *S. loewii* (Sloe), y se antecede el signo de la asociación a cada nombre. Se indica la varianza explicada (%) por las variables predictoras en cada escala.

Variable predictora	Variable respuesta		
	500 m (44,9%)	1000 m (48,3%)	1500 m (46,9%)
Área de cobertura agrícola (agr)	+Eesc, -Hsph, -Haxy	+Eesc, -Hsph, -Haxy, -Sloe	+Eesc, -Hsph, -Haxy, -Sloe
Área de cobertura de cuerpos de agua (agua)	+Sloe	+Sloe, +Haxy	--
Área de cobertura arbórea (arb)	--	+Sloe, +Haxy	--
Índice de diversidad de Shannon para las coberturas (shan)	-Eesc, +Hsph, +Haxy	-Eesc, +Hsph	--
Número de parches (np)	--	-Sloe, -Haxy	--
Tamaño medio de los parches (mps)	--	--	+Sloe, +Haxy
Densidad de borde (ed)	+Hsph	--	--



**Figura 2.** Gráfico triplot de regresión de Mínimos Cuadrados Parciales (PLS) para la asociación entre variables de paisaje (variables predictoras) con variables de composición del ensamble de coccinélidos (variables respuesta), a una escala espacial de **(A)** 500 m, **(B)** 1000 m y **(C)** 1500 m, en 20 alfalfas (círculos azules) de la Región Metropolitana. Se consideraron como asociaciones significativas los ángulos menores a  $25^\circ$  (asociaciones positivas) y mayores a  $115^\circ$  (asociaciones negativas) que forman los vectores con pesos superiores a 3,00 o inferiores a -3,00 en cualquiera de los dos ejes. Las variables de paisaje (círculos amarillos) fueron: para la composición, áreas de cobertura urbana (urb), semi-urbana (semiurb), agrícola

(agr), arbórea (arb), de ripio y pastos (ripa) y de cuerpos de agua (agua); para la heterogeneidad composicional, el índice de diversidad de Shannon (shan); y para la heterogeneidad configuracional, el número de parches (np), la densidad de borde (ed), el tamaño medio de los parches (mps) y el índice de forma media de los parches (msi). Para las variables del ensamble de coccinélidos se consideró la suma entre adultos y larvas, de especies con una abundancia media por alfalfa igual o superior a 1,00 (ver **Tabla 2**), y se distinguen en especies nativas (círculos verdes) y especies exóticas (círculos naranjos): abundancia de *E. chilensis* (Echi), *E. eschscholtzi* (Eesc), *H. sphaeridioides* (Hsph), *H. axyridis* (Haxy), *H. convergens* (Hcon), *H. variegata* (Hvar) y *S. loewii* (Sloe). Los ejes de los gráficos corresponden al factor 1 y 2, los cuales representan a las dos primeras variables latentes e indican la varianza explicada de las variables predictoras.

### Relación entre variables de paisaje y el tamaño corporal y especialización de coccinélidos en alfalfa (Objetivo 2)

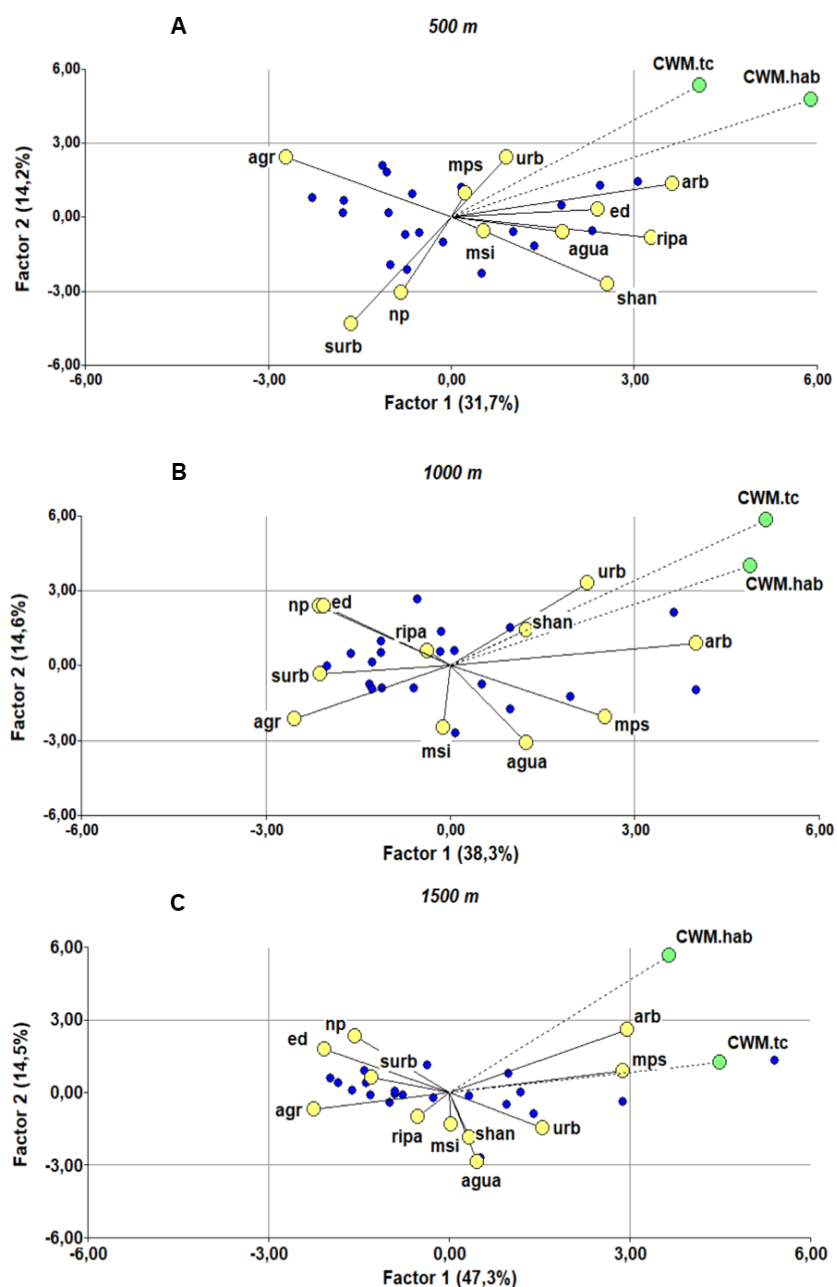
Se encontraron asociaciones significativas entre las variables de composición de paisaje con el tamaño corporal y la especialización de hábitat de coccinélidos en alfalfa, para las escalas de 500 y 1000 m, pero estos rasgos no se relacionaron con la diversidad del paisaje o las variables de configuración (**Fig. 3, Tabla 4**). En ambas escalas, la cantidad de cobertura arbórea (arb) en el paisaje se asoció positivamente con el tamaño corporal (CWM.tc) y la especialización de hábitat (CWM.hab) de los coccinélidos en alfalfa (**Figs. 3a y 3b, Tabla 4**). Adicionalmente, a 500 m se encontró una asociación positiva entre la cantidad de cobertura de ripio y pasto (ripa) y la especialización de hábitat (CWM.hab), y una asociación negativa entre la cantidad de cobertura semi-urbana (surb) y el tamaño corporal (CWM.tc). Por otro lado, a 1000 m se encontró una mayor predominancia de coccinélidos más grandes (CWM.tc) y más especialistas de hábitat (CWM.hab) en alfalfales rodeados por paisajes con mayor cobertura urbana (urb).

Para la escala de 1500 m, ninguna de las variables del paisaje fue predictora de estos rasgos funcionales de coccinélidos en los alfalfaes (**Fig. 3c, Tabla 4**).

**Tabla 4.** Asociaciones significativas encontradas en el análisis de Mínimos Cuadrados Parciales (PLS) entre variables del paisaje (predictoras) y los rasgos funcionales de coccinélidos (repuestas) en alfalfa para 3 escalas espaciales. Los valores de rasgo corresponden a las medias ponderadas de la comunidad para tamaño corporal (CWM.tc) y para especialización de hábitat (CWM.hab), y se antecede el signo de la asociación a cada nombre. Se indica la varianza explicada (%) por las variables predictoras en cada escala.

Variable predictora	Variable respuesta		
	500 m (45,9%)	1000 m (52,9%)	1500 m (61,8%)
Área de cobertura semi-urbana (surb)	- CWM.tc	--	--
Área de cobertura urbana (urb)	--	+ CWM.hab, + CWM.tc	--
Área de cobertura de ripio y pastos (ripa)	+ CWM.hab	--	--
Área de cobertura arbórea (arb)	+ CWM.hab, +CWM.tc	+ CWM.hab, + CWM.tc	--





**Figura 3.** Gráfico triplot de regresión de Mínimos Cuadrados Parciales (PLS) para la asociación entre variables de paisaje (variables predictoras) con variables de los rasgos de coccinélidos adultos (variables respuesta), a una escala espacial de (A) 500 m, (B) 1000 m y (C) 1500 m, en 20 alfalfales (círculos azules) de la Región Metropolitana. Los criterios para definir las asociaciones significativas, los ejes de los gráficos y las variables de paisaje (círculos amarillos) corresponden a los indicados en la Figura 2. Los rasgos de coccinélidos (círculos verdes) corresponden a la media ponderada de la comunidad para el tamaño corporal del ensamble (CWM.tc) y la especialización de hábitat del ensamble (CWM.hab).

Relación entre variables de paisaje y de coccinélidos con la abundancia de áfidos  
(Objetivo 3)

Previo a los GLM, para reducir la autocorrelación entre las variables predictivas, se realizó una matriz de correlaciones entre todas las variables predictivas y en base a sus resultados se descartó del análisis el área de cobertura natural (nat) y de cuerpos de agua (agua), junto con el índice de diversidad de Shannon (shan), el número de parches (np), la densidad de borde (ed) y el índice de forma media de los parches (msi), por su alta correlación con área de cobertura agrícola (agr) y el tamaño medio de los parches (mps), variables de mayor interés por su relevancia para la colonización de áfidos sobre los cultivos agrícolas (Ver **Tabla 1 del anexo**). Se ordenaron los modelos de menor a mayor Criterio de Información de Akaike corregido (AICc) y se encontró que el mejor modelo es el que presenta un  $\Delta AICc$  menor a 2, un peso de 0,50 y un coeficiente de determinación ( $R^2$ ) de 0,73. El modelo seleccionado incluye todas las variables: abundancia de coccinélidos nativos (NAT) y exóticos (EXO), tamaño medio de los parches (mps), y el área de cobertura agrícola (agr), de ripio y pastos (ripa), urbana (urb) y semi-urbana (semiurb) (**Tabla 5**).

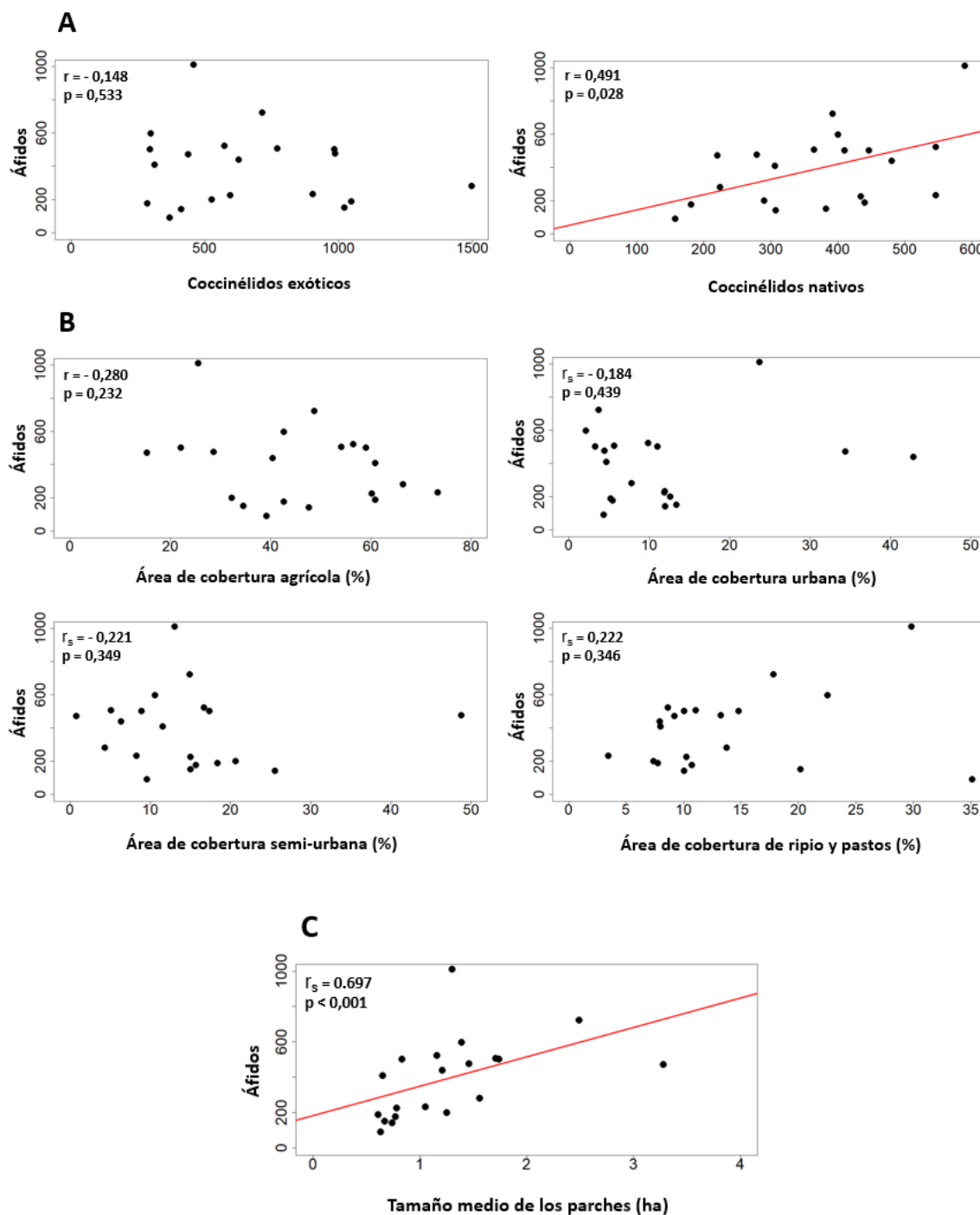
**Tabla 5.** Modelos candidatos del GLM con una distribución de Poisson para la asociación entre la abundancia de áfidos en los alfalfales (variable respuesta) con la abundancia de coccinélidos nativos (NAT) y exóticos (EXO), y con variables del paisaje circundante a los cultivos de alfalfa a una escala de 1500 m. Se muestran los 10 modelos con menor Criterio de Información de Akaike corregido (AICc).

Modelo	K	df	Loglik	AICc	$\Delta$ AICc	Peso	R <sup>2</sup>
NAT + EXO + agr + urb + semiurb + ripa + mps	7	8	-408,18	845,40	0	0,50	0,73
NAT + EXO + agr + semiurb + ripa + mps	6	7	-415,72	854,80	9,32	0,01	0,73
NAT + EXO + agr + urb + ripa + mps	6	7	-422,35	868,00	22,58	0	0,72
NAT + EXO + agr + urb + semiurb + mps	6	7	-445,37	914,10	68,63	0	0,70
NAT + agr + urb + semiurb + ripa + mps	6	7	-448,19	919,70	74,26	0	0,70
NAT + EXO + agr + ripa + mps	5	6	-452,50	923,50	78,02	0	0,70
NAT + EXO + agr + semiurb + mps	5	6	-479,90	978,30	132,81	0	0,68
NAT + EXO + urb + mps	4	5	-488,51	991,30	145,85	0	0,67
NAT + EXO + agr + mps	4	5	-512,69	1039,70	194,21	0	0,65
NAT + EXO + mps	3	4	-525,76	1062,20	216,74	0	0,64

En el modelo seleccionado la abundancia de áfidos está significativamente explicada por casi todos los parámetros, a excepción del área de cobertura agrícola (agr) (**Tabla 6**). La abundancia de coccinélidos nativos y exóticos, las áreas de cobertura semiurbana y de ripio y pastos, y el tamaño medio de los parches tuvieron un efecto positivo sobre la abundancia de áfidos, mientras que el área de cobertura urbana tuvo un efecto negativo sobre la abundancia de estos hemípteros. De estas variables, sólo la abundancia de coccinélidos nativos y el tamaño medio de los parches se correlacionan lineal y positivamente con la abundancia de áfidos, de forma significativa (**Fig. 4**).

**Tabla 6.** Resultados de la abundancia de coccinélidos nativos (NAT) y exóticos (EXO), y variables del paisaje a una escala de 1500 m sobre la abundancia de áfidos en cultivos de alfalfa, según un modelo GLM con distribución de Poisson.

<b>Parámetro</b>	<b>Estimación</b>	<b>Error estándar</b>	<b>Valor de z</b>	<b>Valor de p</b>
Intercepto	4,018	0,11	35,70	< 2E-16
NAT	3,11E-03	1,10E-04	28,38	< 2E-16
EXO	4,08E-04	4,66E-05	-8,76	< 2E-16
Agr	3,70E-04	1,12E-03	-0,31	0,76
Urb	-5,80E-03	1,49E-03	-3,89	9,98E-05
Semiurb	8,70E-03	1,61E-03	5,41	6,49E-08
Ripa	0,02	1,82E-03	8,68	< 2E-16
Mps	0,56	0,02	27,12	< 2E-16



**Figura 4.** Gráficos de correlaciones de Pearson y Spearman entre la abundancia de áfidos y (A) la abundancia de coccinélidos nativos y exóticos, (B) la composición del paisaje (área de cobertura agrícola, urbana, semi-urbana, y de ripio y pastos), y (C) el tamaño medio de los parches.

## DISCUSIÓN

En la presente investigación se encontraron efectos significativos de la composición y heterogeneidad del paisaje sobre cuatro especies de coccinélidos, 2 nativas y 2 exóticas, a las tres escalas espaciales. Asimismo, se encontraron asociaciones significativas de la composición del paisaje con el tamaño corporal y especialización de hábitat de la comunidad de coccinélidos en estos cultivos de alfalfa, para las dos menores escalas espaciales. Por último, también se encontraron asociaciones significativas entre las variables del paisaje y la abundancia de coccinélidos nativos y exóticos con las poblaciones de áfidos en los alfalfaes. Estos hallazgos proporcionan información que apoya la conservación y el manejo de enemigos naturales para controlar plagas en agroecosistemas.

En cuanto a la estructura de los ensamblajes de coccinélidos afidófagos en alfalfaes, en este estudio se encontró un número similar de especies nativas y exóticas (seis y siete, respectivamente), lo que difiere de lo observado en años anteriores, cuando las especies nativas de coccinélidos tendían a duplicar el número de especies exóticas (Grez y col., 2014b, 2021). Por otra parte, los coccinélidos exóticos fueron más abundantes que los nativos, pero esta diferencia fue menor que en estudios previos (Grez y col., 2014b, 2021), alcanzando, en promedio, un 63% de los individuos por alfalfal (**Tabla 2**). Este es un resultado sorprendente pues desde hace más de una década, los alfalfaes de la Región Metropolitana han estado dominados ampliamente por los coccinélidos exóticos *H. axyridis* y *H. variegata*, con sobre un 80% de los individuos en los ensamblajes. En la temporada 2020-2021, disminuyó notablemente la abundancia de la exótica *H. variegata*, y la abundancia de la especie invasora *H. axyridis* fue relativamente baja. Esto último se venía observando en los últimos años luego de

que dominara la comunidad de coccinélidos en alfalfa entre los años 2010 y 2013. Es posible que los eventos de olas de calor que han ocurrido en Chile en los últimos años y que han afectado particularmente a la zona central del país (Piticar, 2018; Demortier y col., 2021) expliquen la disminución de abundancia en especies exóticas como *H. axyridis* y hayan favorecido a especies nativas con mejor rendimiento biológico a mayores temperaturas, como *E. chilensis* (Barahona-Segovia y col., 2016). Además, esta declinación en las poblaciones de especies exóticas pudo haber resultado en la liberación competitiva y el aumento de la nativa *E. chilensis*, ya que estudios previos han demostrado relaciones antagónicas de esta especie con las exóticas (Grez y col., 2016; Zaviezo y col., 2019). Como explicación alternativa, el aumento en la abundancia de la nativa *E. chilensis* puede corresponder a un evento puntual producto de una mayor fluctuación temporal de sus poblaciones, lo cual refleja inestabilidad (Lamb y col., 2019, 2020). Sin embargo, es necesario analizar si este cambio en la abundancia de coccinélidos nativos y exóticos se mantiene en el tiempo y si ello tiene alguna consecuencia en la estabilidad de las comunidades y el servicio de control biológico. Si bien es posible que los coccinélidos más abundantes hayan alcanzado una estabilidad a nivel comunitario, es probable que las especies nativas raras sean más inestables (Lamb y col., 2019, 2020), lo cual puede afectar el control biológico de todas formas (Dee y col., 2019).

La composición del paisaje circundante afectó diferencialmente las abundancias de especies de coccinélidos en alfalfa, y esto fue escala-dependiente. En general, alfalfa en paisajes con alta cobertura agrícola, a cualquier escala, presentaron una menor abundancia de *H. sphaeridioides*, *H. axyridis* y *S. loewii*, y una mayor abundancia de *E. eschscholtzii*. Por otra parte, alfalfa en paisajes con una mayor cobertura

arbórea a 1000 m tuvieron una mayor abundancia de *H. axyridis* y *S. loewii*. Algunos de estos resultados son coherentes con lo observado previamente. Por ejemplo, Grez y col. (2014b) encontraron, en esta misma zona, que la abundancia de coccinélidos nativos y exóticos en alfalfaes era menor en paisajes con alta cobertura agrícola a 1000 m. Además, en EE.UU. se ha observado que la abundancia de coccinélidos en cultivos de soja se asocia positivamente con el área de hábitat semi-natural en el paisaje a 2 km de radio (Woltz y col., 2012; Woltz & Landis, 2014), por lo que un aumento de la proporción de cobertura agrícola, en desmedro de coberturas arbóreas, puede ser perjudicial para las poblaciones de coccinélidos, tal como se observó en algunas especies del presente estudio. Otros estudios han encontrado que las especies exóticas dominan en paisajes agrícolas a una escala de 2000 m (Gardiner y col., 2021), lo cual se opone a lo encontrado en este análisis. Una posible explicación es que una mayor cantidad de cultivos en el paisaje conllevaría a una menor concentración de recursos en alfalfa, lo que resultaría en que las poblaciones de coccinélidos tenderían a diluirse en el paisaje (Tscharntke y col., 2012). Sin embargo, la alta cobertura agrícola en el paisaje tuvo efectos positivos sobre la abundancia de *E. eschscholtzii* en cultivos de alfalfa. Molina (2021) encontró que la abundancia de especies nativas como *E. eschscholtzii* puede aumentar en contextos donde la abundancia de *H. axyridis* es baja. Es por esto que la relación entre la cobertura agrícola del paisaje y la abundancia de *E. eschscholtzii* puede ser un resultado indirecto de la respuesta de *H. axyridis* al paisaje.

La diversidad del paisaje que rodea los alfalfaes, medida a través del índice de Shannon para las coberturas, también afectó diferencialmente la abundancia de algunas especies dentro de los alfalfaes, siendo los efectos negativos para *E. eschscholtzii* y positivos para *H. sphaeridioides* a escalas de 500 y 1000 m, y positivos para la exótica



*H. axyridis* a 500 m. En general, se ha descrito un efecto positivo de la diversidad del paisaje en la diversidad de enemigos naturales de plagas, asumiendo que, a mayor variedad de coberturas, mayor es la coexistencia de muchas especies especialistas de hábitat (Fahrig y col., 2011). Pero nuestros resultados de abundancia (no diversidad) de coccinélidos en alfalfa sugieren que las especies no perciben de la misma forma la diversidad del paisaje, posiblemente porque algunas son más especialistas de hábitats que otras (Grez y col., 2013, 2021). Lo anterior sugiere que es importante realizar un análisis más detallado del uso que hacen las especies de coccinélidos de las distintas coberturas que componen el paisaje agrícola, tanto en el tiempo (distintas épocas del año) como en el espacio (cerca o lejos de los cultivos), para entender de mejor forma cómo las especies de coccinélidos responden a la diversidad del paisaje (Cohen & Crowder, 2017). Ello es relevante, por cuanto dependiendo del uso de las coberturas por parte de enemigos naturales y cómo estén distribuidas estas coberturas en el paisaje, puede determinar la mayor o menor continuidad espacial y temporal de los recursos para dichos enemigos naturales, su sobrevivencia, movimiento y colonización de los cultivos (Iuliano & Gratton, 2020).

Las respuestas de la especie invasora *H. axyridis* son interesantes de analizar con mayor detalle ya que hay más información sobre su biología y efectos del paisaje en otros estudios. En este trabajo se encontró que los cultivos de alfalfa que se ubican en paisajes más diversos composicionalmente en un radio de 500 m, y con una mayor cobertura arbórea a 1000 m, presentaron una mayor abundancia de *H. axyridis*. Esto puede resultar inesperado al considerar que esta especie es una especialista de cultivos agrícolas y, en particular, de alfalfa (Grez y col., 2013, 2019), y es altamente móvil a través del paisaje (Gardiner y col., 2009), por lo que una mayor diversidad de coberturas,

con el consecuente aumento de la proporción de hábitats arbóreos en el paisaje, debería ser perjudicial para ella (Iuliano & Gratton, 2020). Sin embargo, coincidente con lo observado en este estudio, Gardiner y col. (2009) encontraron una mayor abundancia de *H. axyridis* en cultivos de soya rodeados por un paisaje con alta cobertura boscosa. Es posible que paisajes diversos en la cercanía a los cultivos (500 m) puedan ofrecer recursos a usar fuera de la temporada de crecimiento de la alfalfa (como sitios de hibernación, por ejemplo) en el paisaje circundante. *H. axyridis* ha sido frecuentemente catalogada como semi-arborícola en Norteamérica y Europa (e.g. Brown y col., 2007; Woltz & Landis, 2014), por lo que es posible que algunas especies de árboles estén siendo utilizadas por *H. axyridis* por los recursos alternativos que proporcionan. Por ejemplo, se ha observado que los álamos (*Populus* spp.), muy abundantes en las zonas geográficas antes mencionadas, son frecuentemente ocupados por *H. axyridis* en la Región Metropolitana debido a que estos árboles suelen ser invadidos por grandes cantidades de áfidos (A. Grez, datos no publicados), facilitando la colonización de los cultivos de alfalfa cercanos en las temporadas de crecimiento.

Las variables de configuración del paisaje como el número de parches, el tamaño medio de los parches y la densidad de borde también tuvieron un efecto sobre las abundancias de *S. loewii*, *H. axyridis* y *H. sphaeridioides* en alfalfa, aunque sólo a algunas escalas espaciales. Es decir, los efectos de la configuración del paisaje también son especie y escala-dependiente. Se ha visto que una alta densidad de bordes en el paisaje puede favorecer el movimiento de poblaciones de ciertas especies de coccinélidos, pero no otras (Grez y col., 2004; Zaviezo y col., 2006; Grez y col., 2008), mientras que la fragmentación y parches más pequeños pueden afectar la dispersión y migración de otras especies (Liu y col., 2021).

Cabe destacar el efecto nulo que tuvo la composición y heterogeneidad del paisaje en las poblaciones de *H. variegata* y *E. chilensis*, las dos especies más abundantes en los cultivos de alfalfa. Aunque no se analizó en este estudio, los valores de ubicuidad (i.e., probabilidad de encontrarlas en alfalfa) de estas especies son de las más altas para los ensamblajes de coccinélidos afidófagos de alfalfa de la Región Metropolitana, siendo *H. variegata* la especie más ubicua (Grez y col., 2021). Esto, sumado a que *E. chilensis* es de las especies más generalistas de hábitat, parece estar indicando que estas especies pueden estar presentes en todos los usos de suelo, independiente de las características del paisaje. A pesar de que son las especies más abundantes, la eficiencia del control biológico de plagas sigue recayendo sobre la conservación de la diversidad taxonómica y funcional de coccinélidos, en especial especies nativas, para asegurar la complementariedad de nicho (Grez y col., 2021). Las prácticas de manejo del paisaje circundante a agroecosistemas enfocadas a la conservación de enemigos naturales deben considerar múltiples especies y rasgos, en lugar de sólo las especies más abundantes.

A pesar de que existen estudios que señalan la influencia que tiene la heterogeneidad y complejidad del paisaje sobre la composición de rasgos, de comunidades de insectos (Bianchi y col., 2010; Grab y col., 2019; Gallé y col., 2020), en este estudio sólo se observó una relación entre los valores promedios (CWM) del tamaño corporal y la especialización de hábitat de coccinélidos en alfalfa con la abundancia de algunas coberturas en el paisaje a escalas de 500 y 1000 m. En general, los alfalfa rodeados por paisajes con una mayor cobertura arbórea estuvieron dominados por coccinélidos más grandes y más especialistas de hábitat. Redhead y col. (2020) encontraron que la restauración de tierras agrícolas hacia coberturas semi-naturales

favorece a coccinélidos y carábidos de tamaño corporales más grandes, lo que es congruente con lo encontrado en nuestro estudio. También se encontraron asociaciones entre otras coberturas en el paisaje con el tamaño corporal promedio y la especialización de hábitat de coccinélidos en alfalfa, pero estas no fueron consistentes a través de las escalas espaciales. Es interesante notar que, a mayor cobertura urbana a 1000 m, mayor fue el tamaño promedio de los ensambles de coccinélidos en alfalfa. Esta respuesta puede ser el reflejo de la abundancia de *H. axyridis*, la especie significativamente más grande del ensamble. Esta especie usa frecuentemente los sitios urbanos (Gardiner y col., 2012; Mukwevho y col., 2017; Honěk y col., 2018), especialmente para la hibernación, de manera que alfalfa rodeados por más área urbana pudieron tener una mayor abundancia de esta especie, aumentando el tamaño corporal promedio de los ensambles.

La abundancia de áfidos en alfalfa se asoció fuerte y positivamente con la abundancia de coccinélidos nativos y exóticos en los cultivos (**Tabla 6**). Previamente, se ha encontrado que la abundancia de coccinélidos se relaciona positivamente con la densidad de áfidos en otros cultivos, como viñedos y maíz (Schellhorn & Andow, 2005; Smith y col., 2015), lo cual confirma la importancia como presas que tienen los áfidos para los requerimientos alimenticios de los coccinélidos. Esta asociación es mayor entre áfidos y los coccinélidos nativos (**Fig. 4**), lo cual sugiere que los coccinélidos nativos colonizan rápidamente los cultivos a medida que aumenta la densidad de áfidos. Coincidentemente, Evans (2004) encontró, en cultivos de alfalfa experimentales de Estados Unidos, que la abundancia de coccinélidos nativos aumenta con la abundancia de áfidos, mientras que una especie exótica podía dominar los ensambles en escenarios

de bajas densidades de áfidos. Este resultado confirma el importante rol que cumplen los coccinélidos nativos en el control biológico de plagas (Grez y col., 2014a).

Adicionalmente, se encontró que la abundancia de áfidos fue menor en paisajes con una mayor cobertura urbana, mientras que una mayor cobertura semi-urbana y de ripio y pastos resultó en una mayor abundancia de áfidos. Estas tendencias opuestas entre estas coberturas pueden deberse a la baja o nula disponibilidad de recursos para los áfidos que ofrecen las coberturas urbanas, caracterizada por zonas de alta densidad de población humana, construcciones industriales y caminos pavimentados. Por otra parte, las coberturas semi-urbanas y de pastizales consideran malezas y plantas exóticas, jardines diversos, pequeños cuerpos de agua y plantas ornamentales, elementos a los cuales los áfidos responden positivamente, según la abundancia de plantas hospedantes y la riqueza de plantas (Rocha y col., 2018; Parry y col., 2019). Es curioso el efecto nulo que tuvo el área de cobertura agrícola en el paisaje sobre la abundancia de áfidos en alfalfa. Los áfidos son considerados plagas de una variedad de cultivos agrícolas, por lo que se esperaba que fueran más abundantes en paisajes con alta cobertura agrícola, como lo encontrado por Grez y col. (2021). Esto es aún más curioso al considerar que ellos se asociaron positiva y significativamente con el tamaño medio de los parches en el paisaje (**Fig. 4; Tabla 6**), los cuales suelen corresponder a cultivos agrícolas continuos y de gran tamaño. Bosem Baillod y col. (2017) encontraron también que la abundancia de los áfidos era mayor en cultivos de trigo en Alemania cuando los paisajes estaban compuestos por parches más grandes. Quizá la falta de relación entre cobertura agrícola en el paisaje y abundancia de áfidos en alfalfa se deba a la variabilidad temporal de las poblaciones de áfidos, los que son muchísimo más

abundantes en primavera que en verano; sin embargo, este análisis no consideró la estacionalidad de las respuestas.

A la luz de los resultados encontrados, es posible afirmar que los efectos de la composición y heterogeneidad del paisaje sobre los coccinélidos afidófagos dependen estrechamente de la escala analizada, de las especies y de los rasgos de las especies que componen el ensamble, aunque la respuesta de las poblaciones puede estar condicionada por sus dinámicas temporales. Por otra parte, los áfidos se correlacionan estrechamente con los coccinélidos nativos y su invasión a los cultivos está relacionada con el tamaño de los parches en el paisaje y la presencia de algunos elementos semi-naturales a una escala de 1500 m, pero es necesario profundizar los análisis en futuros estudios, teniendo en cuenta interacciones entre variables y un enfoque dinámico que de luces sobre cómo responden coccinélidos y áfidos al paisaje en distintas épocas de la temporada de crecimiento de la alfalfa. Se recomienda que las prácticas de manejo en los agroecosistemas sean enfocadas a beneficiar a las especies nativas y promover aquellos rasgos asociados con un control biológico más eficiente.

## CONCLUSIONES

Tal como se esperaba, las poblaciones de varios coccinélidos afidófagos en cultivos de alfalfa dependen de la composición y heterogeneidad composicional y configuracional del paisaje, a diferentes escalas espaciales, pero hay más respuestas a la composición que a la heterogeneidad del paisaje. No se comprobó un aumento en las abundancias a mayor heterogeneidad composicional y configuracional en el paisaje (excepto para algunas especies ante la diversidad de coberturas y la densidad de borde), y más bien son los requerimientos de recursos y los rasgos de historia de vida de cada especie los que determinarían la asociación de sus abundancias con el hábitat agrícola y arbóreo o semi-natural. Las abundancias de coccinélidos afidófagos en alfalfa se relacionan con las características del paisaje principalmente en radios de 500 y 1000 m.

Contrario a lo esperado, el tamaño corporal y la especialización de hábitat de los coccinélidos afidófagos en alfalfa no responden a la heterogeneidad del paisaje. Sin embargo, algunas coberturas en el paisaje actúan como “filtro” para estos rasgos funcionales en escalas espaciales menores a 1500 m. Una mayor cobertura arbórea o semi-natural en el paisaje circundante a los alfalfaes se asocia de forma consistente con coccinélidos especialistas y de mayor tamaño dentro de los cultivos.

Por último, tal como se esperaba, la abundancia de áfidos en alfalfa depende estrechamente de la abundancia de coccinélidos en los cultivos, y en especial de los coccinélidos nativos. Sin embargo, no se pudo comprobar que el hábitat agrícola en el paisaje a 1500 m tenga influencia en la abundancia de áfidos en los cultivos de alfalfa. Más bien, la abundancia de áfidos en alfalfa depende en mayor medida del tamaño medio de los parches.

## BIBLIOGRAFÍA

- Al Hassan, D., Georgelin, E., Delattre, T., Burel, F., Plantegenest, M., Kindlmann, P., & Butet, A. 2012. Does the presence of grassy strips and landscape grain affect the spatial distribution of aphids and their carabid predators? *Agricultural and Forest Entomology*, 15(1): 24-33.
- Alignier, A., Raymond, L., Deconchat, M., Menozzi, P., Monteil, C., Sarthou, J.P., Vialatte, A., & Ouin, A. 2014. The effect of semi-natural habitats on aphids and their natural enemies across spatial and temporal scales. *Biological Control*, 77: 76-82.
- Badenhauer, I., Gross, N., Mornet, V., Roncoroni, M., Saintilan, A., & Rusch, A. 2020. Increasing amount and quality of green infrastructures at different scales promotes biological control in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 290: 106735.
- Ball, S.L., Woodcock, B.A., Potts, S.G., & Heard, M.S. 2015. Size matters: body size determines functional responses of ground beetle interactions. *Basic and Applied Ecology*, 16(7): 621-628.
- Barahona-Segovia, R.M., Grez, A.A., & Bozinovic, F. 2016. Testing the hypothesis of greater eurythermality in invasive than in native ladybird species: from physiological performance to life-history strategies. *Ecological Entomology*, 41(2): 182-191.
- Bianchi, F.J.J.A., Schellhorn, N.A., Buckley, Y.M., & Possingham, H.P. 2010. Spatial variability in ecosystem services: simple rules for predator-mediated pest suppression. *Ecological Applications*, 20(8): 2322-2333.
- Biblioteca del Congreso Nacional de Chile (s.f.). Mapas vectoriales - Mapoteca Nacional. [https://www.bcn.cl/siit/mapas\\_vectoriales](https://www.bcn.cl/siit/mapas_vectoriales)
- Bosem Baillod, A., Tscharrntke, T., Clough, Y., & Batáry, P. 2017. Landscape-scale interactions of spatial and temporal cropland heterogeneity drive biological control of cereal aphids. *Journal of Applied Ecology*, 54(6): 1804-1813.
- Brown, P.M.J., & Roy, H.E. 2015. Reflections on the long-term assessment of ladybird (Coleoptera: Coccinellidae) populations in the Czech Republic and the United Kingdom. *Acta Soc. Zool. Bohemicae*, 79: 19-27.
- Brown, P.M.J., Adriaens, T., Bathon, H., Cuppen, J., Goldarazena, A., Hägg, T., Kenis, M., Klausnitzer, B.E.M., Kovář, I., Loomans, A.J.M., Majerus, M.E.N., Nedved, O., Pedersen, J., Rabitsch, W., Roy, H.E., Ternois, V., Zakharov, I.A., & Roy, D.B. 2007. *Harmonia axyridis* in Europe: spread and distribution of a non-native coccinellid. En H.E. Roy & E. Wajnberg (eds.), *From biological control to invasion: the ladybird *Harmonia axyridis* as a model species*. pp 5-21. Springer, Dordrecht.
- Cadette, M.W., Carscadden, K., & Mirotnick, 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., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M.,



Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., & Naeem, S. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401): 59-67.

- Carrascal, L.M., Galván, I., & Gordo, O. 2009. Partial least squares regression as an alternative to current regression methods used in ecology. *Oikos*, 118(5): 681-690.

- 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.

- Cohen, A.L., & Crowder, D.W. 2017. The impacts of spatial and temporal complexity across landscapes on biological control: a review. *Current opinion in insect science*, 20: 13-18.

- Coutinho, J.G., Angel-Coca, C., Boscolo, D., & Viana, B.F. 2020. Heterogeneous agroecosystems support high diversity and abundance of trap-nesting bees and wasps among tropical crops. *Biotropica*, 52(5): 991-1004.

- Crossley, M.S., Meier, A.R., Baldwin, E.M., Berry, L.L., Crenshaw, L.C., Hartman, G.L., Lagos-Kutz, D., Nichols, D.H., Patel, K., Varriano, S., Snyder, W.E. & Moran, M.D. 2020. No net insect abundance and diversity declines across US Long Term Ecological Research sites. *Nature Ecology & Evolution*, 4(10): 1368-1376.

- Culliney, T.W. 2014. Crop losses to arthropods. En D. Pimentel & R. Peshin (eds.), *Integrated pest management*. pp 201-225. Springer, Dordrecht.

- Dainese, M., Martin, E.A., Aizen, M.A., Albrecht, M., Bartomeus, I., Bommarco, R., Carvalheiro, L.G., Chaplin-Kramer, R., Gagic, V., Garibaldi, L.A., Ghazoul, J., Grab, H., Jonsson, M., Karp, D.S., Kennedy, C.M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D.A., Letourneau, D.K., ... & Steffan-Dewenter, I. 2019. A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production. *Science advances*, 5(10): eaax0121.

- DeBach, P., & Rosen, D. 1991. The natural enemies. *Biological control by natural enemies*. pp 37-37. CUP, Cambridge.

- Dee, L.E., Cowles, J., Isbell, F., Pau, S., Gaines, S.D., & Reich, P.B. 2019. When do ecosystem services depend on rare species? *Trends in Ecology & Evolution*, 34(8): 746-758.

- Demortier, A., Bozkurt, D., & Jacques-Coper, M. 2021. Identifying key driving mechanisms of heat waves in central Chile. *Climate Dynamics*, 57(9): 2415-2432.

- Eggleton, P. 2020. The state of the world's insects. *Annual Review of Environment and Resources*, 45: 61-82.

- Emmerson, M., Morales, M.B., Oñate, J.J., Batáry, P., Berendse, F., Liira, J., Aavik, T., Guerrero, I., Bommarco, I., Eggers, S., Pärt, T., Tscharrntke, T., Weisser, W., Clement, L., & Bengtsson, J. 2016. How agricultural intensification affects biodiversity and ecosystem services. *Advances in ecological research*, 55: 43-97.

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

- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., & Martin, J.L. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology letters*, 14(2): 101-112.
- Fox, R., Oliver, T.H., Harrower, C., Parsons, M.S., Thomas, C.D., & Roy, D.B. 2014. Long-term changes to the frequency of occurrence of British moths are consistent with opposing and synergistic effects of climate and land-use changes. *Journal of Applied Ecology*, 51(4): 949-957.
- Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C., Slade, E.M., Steffan-Dewenter, I., Emmerson, M., Potts, S.G., Tscharrntke, T., Weisser, W., & Bommarco, R. 2015. Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1801): 20142620.
- Gallé, R., Geppert, C., Földesi, R., Tscharrntke, T., & Batáry, P. 2020. Arthropod functional traits shaped by landscape-scale field size, local agri-environment schemes and edge effects. *Basic and Applied Ecology*, 48: 102-111.
- Gámez-Virués, S., Perović, D.J., Gossner, M.M., Börschig, C., Blüthgen, N., de Jong, H., Simons, N.K., Klein, A.M., Krauss, J., Maier, J., Scherber, C., Steckel, J., Rothenwöhler, C., Steffan-Dewenter, I., Weiner, C.N., Weisser, W., Werner, M., Tscharrntke, T., & Westphal, C. 2015. Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nature communications*, 6(1): 1-8.
- Gardiner, M.M., Allee, L.L., Brown, P.M., Losey, J.E., Roy, H.E., & Smyth, R.R. 2012. Lessons from lady beetles: accuracy of monitoring data from US and UK citizen-science programs. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10(9): 471-476.
- Gardiner, M.M., Landis, D.A., Gratton, C., Schmidt, N., O'Neal, M., Mueller, E., Chacon, J., Heimpel, G.E., & DiFonzo, C.D. 2009. Landscape composition influences patterns of native and exotic lady beetle abundance. *Diversity and Distributions*, 15(4): 554-564.
- Gardiner, M.M., Perry, K.I., Riley, C.B., Turo, K.J., Delgado de la Flor, Y.A., & Sivakoff, F.S. 2021. Community science data suggests that urbanization and forest habitat loss threaten aphidophagous native lady beetles. *Ecology and evolution*, 11(6): 2761-2774.
- González, G. 2006. Coccinellidae de Chile. Recuperado el 11 de Julio 2021 de <https://www.coccinellidae.cl>
- Grab, H., Brokaw, J., Anderson, E., Gedlinske, L., Gibbs, J., Wilson, J., Loeb, G., Isaacs, R., & Poveda, K. 2019. Habitat enhancements rescue bee body size from the negative effects of landscape simplification. *Journal of Applied Ecology*, 56(9): 2144-2154.
- 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: 1771–1782.
- Grez, A., Zaviezo, T., Tischendorf, L., & Fahrig, L. 2004. A transient, positive effect of habitat fragmentation on insect population densities. *Oecologia*, 141(3): 444-451.

- Grez, 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.
- Grez, A.A., Viera, B., & Soares, A.O. 2011. Biotic interactions between *Eriopis connexa* and *Hippodamia variegata*, a native and an exotic coccinellid species associated with alfalfa fields in Chile. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 142(1): 36-44.
- Grez, A.A., Zaviezo, T., & Gardiner, M. M. 2014a. Local predator composition and landscape affects biological control of aphids in alfalfa fields. *Biological Control*, 76: 1-9.
- 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 coccinellid communities in alfalfa. *Insect Conservation and Diversity*, 14(4): 464-475.
- Grez, A.A., Zaviezo, T., Diaz, S., Camousseigt, B., & Cortes, G. 2008. Effects of habitat loss and fragmentation on the abundance and species richness of aphidophagous beetles and aphids in experimental alfalfa landscapes. *European Journal of Entomology*, 105(3).
- 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., Hernández, J., Rodríguez-San Pedro, A., & Acuña, P. 2014b. 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., Roy, H.E., Brown, P.M., & Bizama, G. 2016. Rapid spread of *Harmonia axyridis* in Chile and its effects on local coccinellid biodiversity. *Diversity and Distributions*, 22(9): 982-994.
- Griffin, J.N., Byrnes, J.E., & Cardinale, B.J. 2013. Effects of predator richness on prey suppression: a meta-analysis. *Ecology*, 94(10): 2180-2187.
- Haan, N.L., Iuliano, B.G., Gratton, C., & Landis, D.A. 2021. Designing agricultural landscapes for arthropod-based ecosystem services in North America. *Advances in Ecological Research*, 64: 191-250.
- 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.
- Hallmann, C.A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörrn, T., Goulson, D., & de Kroon, H. 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PloS One*, 12(10), e0185809.
- Honěk, A., Martinková, Z., & Štrobach, J. 2018. Effect of aphid abundance and urbanization on the abundance of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology*, 115: 703.

- Infraestructura de Datos Espaciales. (s.f.). *Planificación Catastral*. Ministerio de Agricultura. <https://ide.minagri.gob.cl/geoweb/2019/11/22/planificacion-catastral/>.
- Inouye, D.I., Yang, E., Allen, G.I., & Ravikumar, P. 2017. A review of multivariate distributions for count data derived from the Poisson distribution. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics*, 9(3), e1398.
- Iuliano, B., & Gratton, C. 2020. Temporal resource (dis)continuity for conservation biological control: From field to landscape scales. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 4: 127
- Jonsson, M., Kaartinen, R., & Straub, C.S. 2017. Relationships between natural enemy diversity and biological control. *Current Opinion in Insect Science*, 20: 1-6.
- Jowett, K., Milne, A.E., Metcalfe, H., Hassall, K.L., Potts, S.G., Senapathi, D., & Storkey, J. 2019. Species matter when considering landscape effects on carabid distributions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 285: 106631
- Kosior, A., Celary, W., Olejniczak, P., Fijał, J., Król, W., Solarz, W., & Płonka, P. 2007. The decline of the bumble bees and cuckoo bees (Hymenoptera: Apidae: Bombini) of Western and Central Europe. *Oryx*, 41(1): 79-88.
- Lamb, R.J., Bannerman, J.A., & Costamagna, A.C. 2019. Stability of native and exotic lady beetle populations in a diverse landscape. *Ecosphere*, 10(3): e02630.
- Lamb, R.J., Bannerman, J.A., & Costamagna, A.C. 2020. Interactions between exotic and native lady beetle species stabilize community abundance. *Oecologia*, 193(3): 701-711.
- 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.
- Li, H., Li, B., Lövei, G.L., Kring, T.J., & Obrycki, J.J. 2021. Interactions among native and non-native predatory Coccinellidae influence biological control and biodiversity. *Annals of the Entomological Society of America*, 114(2): 119-136.
- Liere, H., Jha, S., & Philpott, S.M. 2017. Intersection between biodiversity conservation, agroecology, and ecosystem services. *Agroecology and Sustainable Food Systems*, 41(7): 723-760.
- Lister, B.C., & Garcia, A. 2018. Climate-driven declines in arthropod abundance restructure a rainforest food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115: 44.
- Liu, J., Zhao, Z., Yan, Y., Ali, A., Ahmed, Z., He, D., Yu, M., Hang, J., Perven, M., Nazir, T., Tayyib, M., & Zhao, Z. 2021. Effect of alfalfa habitat change on dispersal behavior of *Harmonia axyridis* Pallas and *Hippodamia variegata* Goeze (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 24(4): 997-1003.

- Luck, G.W., Lavorel, S., McIntyre, S., & Lumb, K. 2012. Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *Journal of Animal Ecology*, 81(5): 1065-1076.
- 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.
- McGuinness, C.A. 2007. Carabid beetle (Coleoptera: Carabidae) conservation in New Zealand. *Journal of Insect Conservation*, 11(1): 31-41.
- Melero, Y., Stefanescu, C., & Pino, J. 2016. General declines in Mediterranean butterflies over the last two decades are modulated by species traits. *Biological Conservation*, 201: 336-342.
- Messelink, G.J. 2012. Generalist predators, food web complexities and biological pest control in greenhouse crops. Wageningen University and Research.
- 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.
- Molina, G.A., Poggio, S.L., & Claudio, M.G. 2019. Parasitoid diversity and parasitism rates in Pampean agricultural mosaics are enhanced by landscape heterogeneity. *Insect Conservation and Diversity*, 12(4): 309-320.
- Molina, M.G. 2021. Frecuencia de visitas de coccinélidos nativos y exóticos a áfidos centinela en alfalfa [Tesis de pregrado, Universidad de Chile]. Repositorio académico de la Universidad de Chile.
- Mukwevho, V.O., Pryke, J.S., & Roets, F. 2017. Habitat preferences of the invasive harlequin ladybeetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in the Western Cape Province, South Africa. *African Entomology*, 25(1): 86-97.
- Naranjo, S.E., Ellsworth, P.C., & Frisvold, G.B. 2015. Economic value of biological control in integrated pest management of managed plant systems. *Annual Review of Entomology*, 60: 621–645.
- Ollerton, J., Erenler, H., Edwards, M., & Crockett, R. 2014. Extinctions of aculeate pollinators in Britain and the role of large-scale agricultural changes. *Science*, 346(6215): 1360-1362.
- Ostandie, N., Muneret, L., Giffard, B., Thiéry, D., & Rusch, A. 2020. The shape of the predator biomass distribution affects biological pest control services in agricultural landscapes. *Functional Ecology*, 35(1): 193-204.
- Parry, H.R., Marcora, A., Macfadyen, S., Hopkinson, J., Hulthen, A.D., Neave, M., Bianchi, F.J.J.A, Franzmann, B.A., Lloyd, R.J, Miles, M., Zalucki, M.P., & Schellhorn, N.A. 2019. A native with a taste for the exotic: weeds and pasture provide year-round habitat for *Nysius vinitor* (Hemiptera: Orsillidae) across Australia, with implications for area-wide management. *Austral Entomology*, 58(2): 237-247.

- Perez-Alvarez, R., Grab, H., Polyakov, A., & Poveda, K. 2021. Landscape composition mediates the relationship between predator body size and pest control. *Ecological Applications*, 31(6): e02365.
- Perović, D.J., Gámez-Virués, S., Landis, D.A., Wäckers, F., Gurr, G.M., Wratten, S.D., You, M.S., & Desneux, N. 2018. Managing biological control services through multi-trophic trait interactions: review and guidelines for implementation at local and landscape scales. *Biological reviews*, 93(1): 306-321.
- Piticar, A. 2018. Changes in heat waves in Chile. *Global and Planetary Change*, 169: 234-246.
- Rand, T.A., & Tschardtke, T. 2007. Contrasting effects of natural habitat loss on generalist and specialist aphid natural enemies. *Oikos*, 116(8): 1353-1362.
- 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.
- Rocha, E.A., Souza, E.N., Bleakley, L.A., Burley, C., Mott, J.L., Rue-Glutting, G., & Fellowes, M.D. 2018. Influence of urbanisation and garden plants on the diversity and abundance of aphids and their ladybird and hoverfly predators. *European Journal of Entomology*, 115: 140-149.
- Rondoni, G., Borges, I., Collatz, J., Conti, E., Costamagna, A.C., Dumont, F., Evans, E.W., Grez, A.A, Howe, A.G., Lucas, E., Maisonhaute, J., Soares, A., Zaviezo, T., & Cock, M.J. 2020. Exotic ladybirds for biological control of herbivorous insects—a review. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 169(1): 6-27.
- 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 Ecology*, 16(3): 250-259.
- Sánchez-Bayo, F., & Wyckhuys, K.A. 2019. Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological conservation*, 232: 8-27.
- Sarwar, M. 2016. Biological control to maintain natural densities of insects and mites by field releases of lady beetles (Coleoptera: Coccinellidae). *International Journal of Entomology and Nematology*, 2(1): 21-026.
- Sattler, C., Gianuca, A.T., Schweiger, O., Franzén, M., & Settele, J. 2020. Pesticides and land cover heterogeneity affect functional group and taxonomic diversity of arthropods in rice agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 297: 106927.
- Schellhorn, N.A., & Andow, D.A. 2005. Response of coccinellids to their aphid prey at different spatial scales. *Population Ecology*, 47(1): 71-76.
- Seppelt, R., Beckmann, M., Ceaușu, S., Cord, A.F., Gerstner, K., Gurevitch, J., Kambach, S., Klotz, S., Mendenhall, C., Phillips, H.R.P., Powell, K., Verburg, P.H., Verhagen, W., Winter, M., & Newbold, T. 2016. Harmonizing biodiversity conservation and productivity in the context of increasing demands on landscapes. *BioScience*, 66(10): 890-896.

- Smith, I.M., Hoffmann, A.A., & Thomson, L.J. 2015. Coccinellid abundance in shelterbelts is affected more by adjacent crop type and aphid abundance than vegetation characteristics. *Biological Control*, 87: 47-55.
- Tscharrntke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., Ewers, R.M., Fründ, J., Holt, R.D., Holzschuh, A., Klein, A.M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D.A., Laurence, W., ... & Westphal, C. 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biological reviews*, 87(3): 661-685.
- Tylianakis, J.M., & Romo, C.M. 2010. Natural enemy diversity and biological control: making sense of the context-dependency. *Basic and Applied Ecology*, 11(8): 657-668.
- Wagner, D.L. 2020. Insect declines in the Anthropocene. *Annual review of entomology*, 65: 457-480.
- Woltz, J.M., & Landis, D.A. 2014. Coccinellid response to landscape composition and configuration. *Agricultural and Forest Entomology*, 16: 341–349
- Woltz, J.M., Isaacs, R., & Landis, D.A. 2012. Landscape structure and habitat management differentially influence insect natural enemies in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 152: 40-49.
- Wood, S.A., Karp, D.S., DeClerck, F., Kremen, C., Naeem, S., & Palm, C.A. 2015. Functional traits in agriculture: agrobiodiversity and ecosystem services. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(9): 531-539.
- 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., Grez, A.A., Estades, C.F., & Perez, A. 2006. Effects of habitat loss, habitat fragmentation, and isolation on the density, species richness, and distribution of ladybeetles in manipulated alfalfa landscapes. *Ecological Entomology*, 31(6): 646-656.
- 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.

## ANEXO

**Tabla 1.** Matriz de correlaciones de Pearson entre variables de abundancia de coccinélidos nativos (NAT) y exóticos (EXO), variables de composición de paisaje (áreas de cobertura agrícola (urb), semi-urbana (semiurb), urbana (agr), arbórea (arb), de ripio y pastos (ripa) y de cuerpos de agua (agua)) y variables de heterogeneidad composicional (índice de diversidad de Shannon (shan)) y configuracional (número de parches (np), densidad de borde (ed), tamaño medio de los parches (mps) e índice de forma media de los parches (msi)) de paisaje. En negrita se destacan los valores de p correspondientes a correlaciones significativas, indicadas con un asterisco (\*:  $p < 0,05$ ; \*\*:  $p < 0,01$ ; \*\*\*:  $p < 0,001$ ).

	NAT	EXO	surb	Urb	Agr	arb	Ripa	agua	shan	np	Ed	msi	Mps
NAT	1,00	0,81	0,76	0,35	0,32	0,09	0,61	0,11	0,71	0,69	0,85	0,88	0,62
EXO	0,06	1,00	0,59	0,56	0,44	0,67	0,39	0,62	0,25	0,39	0,92	0,45	0,63
surb	-0,07	0,13	1,00	0,14	0,34	0,40	0,79	0,98	0,38	0,68	0,10	0,21	0,37
urb	0,22	-0,14	-0,34	1,00	0,14	0,79	0,59	0,90	0,95	0,30	<b>4,5E-3</b> **	0,23	0,21
agr	0,23	0,18	-0,22	-0,34	1,00	<b>0,01</b> *	0,17	<b>0,05</b> *	<b>2,2E-4</b> ***	0,12	0,26	0,42	0,05
arb	-0,39	-0,10	-0,20	-0,06	-0,57	1,00	0,69	0,13	0,06	0,09	0,07	0,84	<b>0,01</b> *
ripa	-0,12	-0,20	-0,06	-0,13	-0,32	-0,09	1,00	0,27	<b>0,02</b> *	0,66	<b>0,04</b> *	0,20	0,75
agua	0,37	0,12	4,6E-3	-0,03	-0,45	0,35	0,26	1,00	<b>0,02</b> *	0,35	0,57	0,62	0,69
shan	-0,09	-0,27	0,21	-0,02	-0,74	0,43	0,50	0,51	1,00	0,88	0,61	0,45	0,87
np	-0,10	-0,20	0,10	-0,24	0,36	-0,39	0,10	-0,22	-0,04	1,00	<b>0,01</b> *	<b>0,01</b>	<b>3,9E-7</b> ***
ed	-0,05	-0,02	0,38	-0,61	0,26	-0,41	0,46	-0,13	0,12	0,59	1,00	0,75	<b>3,6E-3</b> **
msi	0,04	0,18	0,29	-0,28	-0,19	0,05	0,30	0,12	0,18	-0,58	0,08	1,00	<b>0,01</b> *
mps	-0,12	0,11	-0,21	0,29	-0,44	0,54	-0,07	0,09	0,04	-0,88	-0,62	0,56	1,00

**Tabla 2.** Modelos candidatos del GLM con una distribución de Poisson para la asociación entre la abundancia de áfidos en los alfalfales (variable respuesta) con la abundancia de coccinélidos nativos (NAT) y exóticos (EXO), y con variables del paisaje circundante a los cultivos de alfalfa a una escala de 1500 m, incluyendo interacciones entre variables. El resto de variables del paisaje no se consideraron por su alta correlación entre sí (Ver **Tabla 1 del anexo**).

Modelo	K	df	Loglik	AICc	$\Delta$ AICc	Peso
EXO + NAT + agr + urb + semiurb + ripa + mps + agr:EXO + agr:NAT + mps:EXO + mps:NAT + semiurb:EXO + semiurb:NAT + semiurb:urb + ripa:EXO + ripa:NAT + ripa:urb + EXO:NAT + urb:EXO + urb:NAT	19	20	-76.39	-647.20	0	0.14
EXO + NAT + agr + urb + ripa + mps + agr:ripa + agr:EXO + agr:NAT + agr:urb + mps:EXO + mps:NAT + mps:urb + ripa:EXO + ripa:NAT + ripa:urb + EXO:NAT + urb:EXO + urb:NAT	19	20	-76.39	-647.20	0	0.14
EXO + NAT + agr + urb + semiurb + mps + agr:semiurb + agr:EXO + agr:NAT + agr:urb + mps:semiurb + mps:EXO + mps:NAT + semiurb:EXO + semiurb:NAT + semiurb:urb + EXO:NAT + urb:EXO + urb:NAT	19	20	-76.39	-647.20	0	0.14
NAT + agr + urb + semiurb + ripa + mps + agr:semiurb + agr:ripa + agr:NAT + agr:urb + mps:semiurb + mps:NAT + mps:urb + semiurb:ripa + semiurb:NAT + semiurb:urb + ripa:NAT + ripa:urb + urb:NAT	19	20	-76.39	-647.20	0	0.14



EXO + agr + urb + semiurb + ripa + mps + agr:semiurb + agr:ripa + agr:EXO + agr:urb + mps:semiurb + mps:EXO + mps:urb + semiurb:ripa + semiurb:EXO + semiurb:urb + ripa:EXO + ripa:urb + urb:EXO	19	20	-76.39	-647.20	0	0.14
EXO + NAT + agr + semiurb + ripa + mps + agr:semiurb + agr:ripa + agr:EXO + agr:NAT + mps:semiurb + mps:EXO + mps:NAT + semiurb:ripa + semiurb:EXO + semiurb:NAT + ripa:EXO + ripa:NAT + EXO:NAT	19	20	-76.39	-647.20	0	0.14
EXO + NAT + urb + mps + agr:semiurb + mps:EXO + mps:NAT + mps:urb + EXO:NAT + urb:EXO + urb:NAT	10	11	-182.14	419.30	1066.51	0
EXO + NAT + agr + semiurb + mps + agr:mps + agr:semiurb + agr:EXO + agr:NAT + mps:semiurb + mps:EXO + mps:NAT + semiurb:EXO + semiurb:NAT + EXO:NAT	15	16	-111.44	436.20	1083.45	0
EXO + NAT + agr + mps + agr:mps + agr:EXO + agr:NAT + mps:EXO + mps:NAT + EXO:NAT	10	11	-198.33	451.70	1098.90	0
EXO + NAT + agr + ripa + mps + agr:mps + agr:ripa + agr:EXO + agr:NAT + mps:ripa + mps:EXO + mps:NAT + ripa:EXO + ripa:NAT + EXO:NAT	15	16	-137.11	487.60	1134.79	0
EXO + NAT + mps + mps:EXO + mps:NAT + EXO:NAT	6	7	-277.60	578.50	1225.77	0
EXO + NAT + urb + semiurb + semiurb:EXO + semiurb:NAT + semiurb:urb + EXO:NAT + urb:EXO + urb:NAT	10	11	-328.96	712.90	1360.14	0
NAT + urb + mps + mps:NAT + mps:urb + urb:NAT	6	7	-361.96	747.30	1394.48	0
NAT + agr + mps + agr:mps + agr:NAT + mps:NAT	6	7	-393.58	810.50	1457.73	0
agr + semiurb + ripa + mps + agr:mps + agr:semiurb + agr:ripa + mps:semiurb + mps:ripa + semiurb:ripa	10	11	-425.52	906.00	1553.27	0
EXO + NAT + agr + urb + agr:EXO + agr:NAT + agr:urb + EXO:NAT + urb:EXO + urb:NAT	10	11	-434.41	923.80	1571.05	0
EXO + NAT + semiurb + ripa + semiurb:ripa + semiurb:EXO + semiurb:NAT + ripa:EXO + ripa:NAT + EXO:NAT	10	11	-444.11	943.20	1590.44	0
EXO + NAT + agr + semiurb + agr:semiurb + agr:EXO + agr:NAT + semiurb:EXO + semiurb:NAT + EXO:NAT	10	11	-476.23	1007.50	1654.68	0
NAT + mps + mps:NAT	3	4	-522.68	1056.00	1703.25	0
EXO + NAT + agr + ripa + agr:ripa + agr:EXO + agr:NAT + ripa:EXO + ripa:NAT + EXO:NAT	10	11	-503.56	1062.10	1709.36	0
NAT + agr + ripa + agr:ripa + agr:NAT + ripa:NAT	6	7	-549.69	1122.70	1769.95	0
agr + urb + mps + agr:mps + agr:urb + mps:urb	6	7	-556.24	1135.80	1783.05	0
EXO + NAT + semiurb + semiurb:EXO + semiurb:NAT + EXO:NAT	6	7	-558.43	1140.20	1787.42	0
agr + ripa + mps + agr:mps + agr:ripa + mps:ripa	6	7	-570.12	1163.60	1810.80	0
semiurb + ripa + mps + mps:semiurb + mps:ripa + semiurb:ripa	6	7	-574.06	1171.40	1818.67	0
EXO + urb + mps + mps:EXO + mps:urb + urb:EXO	6	7	-588.25	1199.80	1847.07	0

**Tabla 3.** Resultados de la abundancia de coccinélidos nativos (NAT) y exóticos (EXO), variables del paisaje a una escala de 1500 m e interacciones entre variables sobre la abundancia de áfidos en cultivos de alfalfa, según un modelo GLM con distribución de Poisson.

Parámetro	Estimación	Error estándar	Valor de z	Valor de p <sup>1</sup>
Intercepto	-0,07	2,82	-0,02	0,98
NAT	0,05	0,01	4,82	1,44E-06 ***
EXO	-0,02	4,25E-03	-4,44	9,09E-06 ***
agr	0,03	0,02	2,02	0,04 *
urb	-0,03	0,09	-0,31	0,76
semiurb	0,10	0,08	1,32	0,19
ripa	-0,03	0,02	-1,47	0,14
mps	2,69	1,85	1,45	0,15
EXO:agr	1,58E-04	3,66E-05	4,31	1,62E-05 ***
NAT:agr	-4,70E-04	9,53E-05	-4,93	8,06E-07 ***
EXO:mps	1,36E-03	5,94E-04	2,30	0,02 *
NAT:mps	-9,04E-03	4,47E-03	-2,02	0,04 *
EXO:semiurb	1,31E-04	6,17E-05	2,13	0,03 *
NAT:semiurb	-6,21E-04	1,61E-04	-3,87	1,10E-04 ***
semiurb:urb	-1,90E-03	1,09E-03	-1,75	0,08
EXO:ripa	4,13E-04	8,63E-05	4,78	1,73E-06 ***
NAT:ripa	-6,46E-04	1,65E-04	-3,92	8,98E-05 ***
NAT:EXO	4,33E-06	2,56E-06	1,69	0,09
EXO:urb	-1,26E-04	4,63E-05	-2,72	6,56E-03 **
NAT:urb	8,08E-05	2,15E-04	0,38	0,71

<sup>1</sup>: \*: p < 0,05; \*\*: p < 0,01; \*\*\*: p < 0,001