



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



**EFFECTOS DE LA PERDIDA DE HABITAT Y AISLAMIENTO  
DIFERENCIAL DE LA VEGETACION SOBRE LA  
ABUNDANCIA, RIQUEZA Y DISPERSION DE  
COLEOPTEROS EPIGEOS ASOCIADOS A PARCHES DE  
ALFALFA FRAGMENTADOS.**

**GONZALO MAURICIO CRISTIAN CID FRONCINI**

Memoria para optar al Título  
Profesional de Médico Veterinario  
Departamento de Ciencias  
Biológicas Animales.

**PROFESOR GUIA: AUDREY GREZ VILLARROEL**

**SANTIAGO, CHILE  
2003**



# UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS  
ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS



## EFFECTOS DE LA PERDIDA DE HABITAT Y AISLAMIENTO DIFERENCIAL DE LA VEGETACION SOBRE LA ABUNDANCIA, RIQUEZA Y DISPERSION DE COLEOPTEROS EPIGEOS ASOCIADOS A PARCHES DE ALFALFA FRAGMENTADOS.

### GONZALO MAURICIO CRISTIAN CID FRONCINI

Memoria para optar al Título  
Profesional de Médico Veterinario  
Departamento de Ciencias  
Biológicas Animales.

NOTA FINAL .....

	NOTA	FIRMA
PROFESOR GUIA : AUDREY GREZ V	.....	.....
PROFESOR CONSEJERO: RIGOBERTO SOLIS	.....	.....
PROFESOR CONSEJERO: TANIA ZAVIEZO	.....	.....

SANTIAGO, CHILE  
2003

## INTRODUCCION

La fragmentación del hábitat es el proceso en que un hábitat originalmente continuo pasa a ser un conjunto de fragmentos de menor tamaño los cuales quedan aislados por una matriz constituida por un hábitat diferente al original. Este proceso puede producirse por fenómenos naturales, pero en los últimos 10 mil años las actividades del hombre para desarrollar la agricultura, ganadería, construcción, vías de acceso o asentamientos humanos, han determinado que la gran mayoría de los paisajes presenten algún grado de fragmentación de origen antrópico (Bustamante y Grez, 1995). Esto es preocupante por cuanto la pérdida y fragmentación de hábitats naturales en la actualidad, producto de la conversión de tierras para uso humano, constituyen la más severa amenaza a la diversidad biológica (Kruess y Tschardtke, 1994; Noss y Csuti, 1994; Collinge, 1996; Collinge, 2000).

Aunque en un sentido estricto la fragmentación del hábitat es el quiebre de un todo en pequeños trozos que quedan aislados entre sí (Noss y Csuti, 1994; Collinge y Forman, 1998), este proceso generalmente va acompañado de una pérdida de hábitat. Por el contrario, la pérdida de hábitat puede producirse sin que se genere necesariamente una fragmentación. Esto ocurre, por ejemplo, cuando se elimina hábitat desde afuera de un fragmento, de manera que el fragmento se achica pero no se fragmenta. Tanto la fragmentación como la pérdida de hábitat, pueden tener efectos independientes sobre la sobrevivencia de los organismos (Fahrig, 1997).

El aislamiento entre fragmentos producido luego de la fragmentación de un hábitat puede depender tanto de la distancia entre ellos como del tipo de matriz que los rodea. Por ejemplo, dos fragmentos pueden estar cercanos, pero pueden estar funcionalmente aislados si están rodeados por una matriz que impide el intercambio de organismos (Bustamante y Grez, 1995).

Los insectos son muy vulnerables a la fragmentación del hábitat, observándose que en general, su abundancia y riqueza de especies disminuye en fragmentos más pequeños y aislados (Didham, 1997a; Collinge, 2000; Golden y Crist, 2000). Sin embargo, las respuestas son especie-específicas y dependen de los atributos de historia de vida de las especies (Collinge y Forman, 1998). Organismos con una gran capacidad de dispersión, generalistas en el uso del hábitat y con ámbitos de hogar pequeños se verán menos

afectados por la fragmentación que organismos más sedentarios, especialistas de hábitat y con ámbitos de hogar amplios (Wiens, 1994; Bustamante y Grez, 1995).

Uno de los mecanismos que modulan los efectos de la fragmentación sobre la abundancia de insectos es la dispersión. La dispersión se refiere al movimiento de organismos sobre un amplio rango de escalas temporales y espaciales, incluyendo desde movimientos de corto alcance para obtener alimento (i.e., actividades de forrajeo) hasta migraciones a grandes distancias. Estos movimientos pueden involucrar desde uno o unos pocos individuos hasta toda la población, pudiendo resultar incluso en cambios en la distribución geográfica de las especies (Travis y Dytham, 1999). Las características del paisaje pueden afectar la dispersión de los individuos e influir en la estructura de sus poblaciones (Doak, 2000; Golden y Crist, 2000). Por ejemplo, los insectos coccinélidos (Coleoptera: Coccinellidae) disminuyen su abundancia en ambientes fragmentados debido a cambios en los patrones de inmigración y emigración (Grez, 1997).

Los coleópteros a nivel mundial están constituidos por alrededor de 300.000 especies, representando este orden aproximadamente el 40% de las especies de insectos descritas. Ellos ocupan casi todos los hábitat terrestres y numerosos hábitat acuáticos, pudiendo encontrarse en el follaje de plantas vivas, materia en descomposición, estiércol y carroña (Lawrence y Britton, 1991). Además, este orden cumple un rol fundamental en los procesos ecológicos tales como la herbivoría, descomposición de materia orgánica o la depredación, por tanto cambios en su composición y abundancia producto de la fragmentación pueden alterar el normal funcionamiento del ecosistema (Kareiva, 1987; Klein, 1989; Didham *et al.*, 1996; Didham, 1997a).

En esta memoria de título se evaluó experimentalmente el efecto de la pérdida de hábitat y aislamiento diferencial de la vegetación sobre la abundancia, riqueza de especies y dispersión de coleópteros epigeos en alfalfa (*Medicago sativa L.*).

## REVISION BIBLIOGRAFICA

La fragmentación del paisaje es un proceso en el cual un hábitat originalmente continuo es progresivamente dividido en fragmentos más pequeños, los cuales quedan inmersos en una matriz frecuentemente inhóspita para los organismos asociados a ellos (Saunders *et al.*, 1991; Noss y Csuti, 1994; Collinge, 1996; Collinge y Forman, 1998; Mc Garigal y Cushman, 2002). Los paisajes son dinámicos en el tiempo, pudiendo cambiar tanto por perturbaciones a pequeña como a gran escala. Estas perturbaciones pueden ser de origen natural, como incendios, erupciones volcánicas, inundaciones, o causadas por la acción del hombre, como la transformación de tierras para uso agrícola, establecimiento de caminos, urbanizaciones y tala de bosques. Ambos tipos de perturbaciones pueden llevar a fragmentar un hábitat (Wiens, 1994; Collinge, 1996; Collinge y Forman, 1998; Tscharrntke *et al.*, 2002). La destrucción del hábitat natural por la acción del hombre ocurre a una tasa alarmante a nivel mundial. Así, amplias extensiones de bosque o de pradera han sido reducidas a fragmentos aislados e inmersos en una matriz inhóspita para los organismos que habitan estos fragmentos (Wiens, 1994).

La fragmentación del hábitat, generalmente, conlleva una pérdida y aislamiento de hábitat, lo que puede afectar las dinámicas poblacionales y comunitarias de los organismos, constituyendo una seria amenaza para la diversidad biológica. A medida que disminuye la cantidad de hábitat remanente, la sobrevivencia de las poblaciones suele disminuir debido a que el área disponible puede ser insuficiente para mantener poblaciones viables (Saunders *et al.*, 1991; Andrén, 1994; Noss y Csuti, 1994; Wiens, 1994; Collinge, 1996; Fahrig y Grez, 1996). Sin embargo, el flujo permanente de individuos desde poblaciones vecinas podría disminuir la probabilidad de extinción de estas poblaciones numéricamente deprimidas o que han perdido variabilidad genética. Esto es conocido como “efecto rescate” (Brown y Kodric-Brown, 1977). Si la fragmentación del hábitat resulta en un aislamiento total de los fragmentos remanentes, ya sea por el establecimiento de una matriz inhóspita para los organismos que habitan los fragmentos, porque los fragmentos quedan alejados entre sí, o porque el grado de sobrevivencia de los organismos en tránsito es bajo, entonces el efecto rescate disminuye y las poblaciones tendrán una mayor probabilidad de extinguirse en comparación con aquellas poblaciones que habitan fragmentos pequeños

pero más conectados. Lo anterior también resulta en cambios en la riqueza y abundancia de especies y en las interacciones ecológicas que ocurren en ambientes fragmentados (Kareiva, 1987; Kruess y Tschardtke, 1994; Fahrig y Grez, 1996; Collinge y Forman, 1998; Tschardtke *et al.*, 2002).

Los fragmentos remanentes, que se obtienen posterior a la fragmentación, están rodeados por una matriz que genera en los bordes o en todo el fragmento, cuando este es pequeño e irregular, cambios abióticos y bióticos a los que se les ha denominado “efecto borde”, que alterarán la probabilidad de sobrevivencia de las poblaciones (Murcia, 1995; Collinge, 1996). El efecto borde del tipo abiótico se refiere a los cambios en las condiciones ambientales en los bordes. Así, la temperatura, velocidad del viento y luminosidad son mayores en el borde que al interior del fragmento. Por el contrario, la humedad es menor en el borde del fragmento (Saunders *et al.*, 1991; Bustamante y Grez, 1995; Murcia, 1995). Los efectos bióticos son de dos tipos, directos e indirectos. Los directos, se refieren a cambios en la abundancia y riqueza de especies como resultado de alteraciones ambientales en los bordes o por la presencia del mismo borde, que puede tener efectos negativos o positivos en las especies. Estos bordes artificiales facilitan el establecimiento en el fragmento de especies generalistas provenientes de la matriz, que pueden desplazar o ejercer una presión de depredación severa sobre las especies propias del fragmento (Saunders *et al.*, 1991; Noss y Csuti, 1994; Murcia, 1995). Por otra parte, los efectos bióticos indirectos corresponden a cambios en las interacciones entre especies, como depredación, competencia, herbivoría y polinización. Por ejemplo, una mayor abundancia de hojas debido a una mayor incidencia de luz en el borde atraerá insectos herbívoros, lo que generará una mayor anidación de pájaros y con ello atraerá a depredadores de nidos y parásitos de sus crías incrementando su intensidad (Murcia, 1995).

Un efecto inmediato, que se produce posterior a la fragmentación con pérdida de hábitat, es la desaparición de especies o una disminución en la abundancia de otras producto de la destrucción del hábitat, a esto se le denomina “exclusión inicial” (Noss y Csuti, 1994). Como consecuencia de la pérdida de hábitat, el tamaño de los fragmentos remanentes determinará la abundancia y la persistencia de las poblaciones que lo habitan y, por lo tanto, la riqueza de especies (Saunders *et al.*, 1991; Noss y Csuti, 1994). Los fragmentos más pequeños soportarán una menor abundancia y riqueza de especies que

fragmentos de mayor tamaño (Noss y Csuti, 1994; Wiens, 1994; Fahrig y Grez, 1996; Summerville y Crist, 2001). Esto se puede deber a que a medida que disminuye el tamaño del fragmento también declina la variedad de hábitats disponibles para ciertas especies especialistas (Noss y Csuti, 1994). Aparte de la diversidad de hábitats disponibles, el tamaño mismo del fragmento podría explicar cambios en la diversidad de especies y sus abundancias, en forma similar a lo planteado en la teoría de biogeografía de islas de MacArthur y Wilson (1967). Aquí se plantea que el número de especies de una isla ecológica (i.e. fragmento de hábitat aislado) es el resultado de un balance entre la inmigración y extinción de especies. Las islas más cercanas a una fuente colonizadora tienen una mayor tasa de inmigración. Por otro lado, las islas más grandes sostienen mayores poblaciones, sufriendo menores tasas de extinción. Así, islas pequeñas y aisladas soportan un número menor de especies que islas grandes y cercanas a una fuente colonizadora (MacArthur y Wilson, 1967). Esto explicaría que los fragmentos de menor tamaño soporten poblaciones pequeñas, vulnerables a extinguirse debido a fenómenos estocásticos demográficos, genéticos y/o ambientales (Saunders *et al.*, 1991; Noss y Csuti, 1994; Collinge, 1996; Fahrig y Grez, 1996).

### **1) Efectos de la pérdida de hábitat y aislamiento sobre la abundancia y riqueza de insectos.**

Los insectos son altamente sensibles a la fragmentación del hábitat. Ellos han sido utilizados frecuentemente en estudios de este tipo debido a que por su corto tiempo generacional, altos números poblacionales y fácil manipulación, permiten observar respuestas a la fragmentación a corto plazo (Doak, 2000; Golden y Crist, 2000). Los insectos pueden responder a fragmentaciones a gran escala, como la que ocurre a nivel de bosques, o a pequeña escala, como la que se produce en muchos agroecosistemas u otros micropaisajes de sólo unos cuantos centímetros de superficie (Klein, 1989; Didham, 1997a; Grez, 1997; Collinge y Forman, 1998; González *et al.*, 1998). El patrón más común que se da luego de la fragmentación es que la abundancia y riqueza de especies de insectos decline en los fragmentos más pequeños y aislados (Noss y Csuti, 1994; Matter, 1997; Collinge, 2000). Esta respuesta negativa se debería a la menor colonización, menor reclutamiento *in*

*situ* y mayor emigración de insectos en aquellos hábitats más fragmentados (Grez, 1997). Por ejemplo, en bosques tropicales de Manaos, Brasil, la abundancia y riqueza de especies de escarabajos coprófagos de la familia Scarabaeidae disminuye a medida que los fragmentos de bosque se hacen más pequeños. Esto se explicaría porque mamíferos y aves disminuyen en los fragmentos, por lo tanto disminuyen sus fecas que son el sustrato para estos escarabajos (Klein, 1989). Un patrón similar ocurrió en escarabajos carroñeros de la familia Silphidae, en bosques fragmentados en el estado de Nueva York en Estados Unidos (Gibbs y Stanton, 2001). A una escala intermedia, en un sistema agrícola, el mayor aislamiento de fragmentos naturales inmersos en este sistema, disminuye la abundancia y riqueza de especies de parasitoides de insectos herbívoros, liberando a estos últimos del control que ejercen estos parasitoides (Kruess y Tschamntke, 1994; Kruess y Tschamntke, 2000; Tschamntke *et al.*, 2002). A menor escala espacial, la abundancia y riqueza de especies de insectos asociados a pastizales y la abundancia y distribución de insectos y otros artrópodos asociados a musgos, disminuye a medida que aumenta la fragmentación, la pérdida y el aislamiento del hábitat (Collinge, 1996; González *et al.*, 1998). Sin embargo, las respuestas de los insectos a la fragmentación del hábitat son variables, pudiendo algunas especies aumentar y otras disminuir su abundancia luego de la fragmentación (Klein, 1989; Didham, 1997b). Por ejemplo, la abundancia y riqueza de escarabajos de suelo de las familias Carabidae, Staphylinidae y Scarabaeidae es mayor a medida que los fragmentos se hacen más pequeños (Didham, 1997b). Esta variabilidad en las respuestas de los insectos puede ser explicada, en parte, por la capacidad de dispersión diferencial de las especies.

## **2) Efectos de la pérdida de hábitat y aislamiento sobre la dispersión de insectos.**

La dispersión se refiere al movimiento de organismos para desarrollar actividades de alimentación, reproducción o, a mayor escala espacial, migración (Travis y Dytham, 1999). La forma en que se mueven los insectos depende tanto de atributos intrínsecos de los individuos (e.g., edad, tamaño corporal o la presencia o ausencia de alas), como también de los atributos del paisaje (e.g., distribución espacial de los recursos y estructura del hábitat) (With, 1994; Crist y Wiens, 1995; Matter, 1996; Grez, 1997; McIntyre y Wiens, 1999; Grez y Prado, 2000; Grez y Villagrán, 2000; Hunter, 2002). Entre los atributos intrínsecos, las

especies relativamente sedentarias o de baja capacidad de dispersión son más vulnerables a la fragmentación, ya que incluso pequeñas pérdidas de continuidad del paisaje pueden impedirles colonizar nuevos hábitats, comparado con lo que ocurre con especies de alta capacidad de dispersión las que, al tener la habilidad de moverse y colonizar fragmentos aislados, pueden no verse afectadas por la fragmentación del hábitat incluso a gran escala (Mader *et al.*, 1990; Doak, 2000). Entre los atributos del paisaje, el tamaño del parche de vegetación y su aislamiento determinan los patrones de dispersión de los insectos. Por ejemplo, el movimiento de insectos de la familia Cerambycidae es mayor hacia parches más grandes o cercanos a la fuente de colonizadores que hacia parches pequeños y aislados (Matter, 1996).

La dispersión de los individuos determina las tasas de inmigración y emigración a parches de hábitat. Por ejemplo, la emigración e inmigración de coccinélidos adultos cambia en función de la forma del fragmento o de la vegetación que los rodea, siendo la emigración mayor en fragmentos con una alta relación perímetro/área y la inmigración mayor cuando los fragmentos están rodeados por una vegetación que no es un hábitat adecuado para los coccinélidos. Estos cambios en los procesos de inmigración y emigración resultan en diferencias en las abundancias poblacionales de estos insectos en parches que difieren en forma y vegetación de borde (Grez y Prado, 2000).

La dispersión de los tenebriónidos también es afectada por la configuración espacial del paisaje. Experimentos realizados en *Eleodes obsoleta* (Coleoptera: Tenebrionidae) en micropaisajes de 25 m<sup>2</sup>, compuestos por parches de pasto, que difieren en tamaño y rodeados por una matriz de arena, demuestran que cuando el micropaisaje está compuesto, por pocos parches grandes de pasto o constituidos sólo por arena, los tenebriónidos se mueven más linealmente que cuando el paisaje está compuesto por muchos parches pequeños. Por otra parte, estos tenebriónidos se mueven más lento en los paisajes con parches de pasto fragmentados que en los paisajes sin cobertura vegetal (McIntyre y Wiens, 1999).

El efecto de la fragmentación del hábitat sobre la dispersión de insectos se ha estudiado por medio de experimentos de marcaje y recaptura. Este método consiste en marcar los insectos, ya sea individual o masivamente, por medio de métodos inocuos y que no afecten su patrón de movimiento (e.g., pintura acrílica, polvos fosforescentes, etiquetas

numeradas), liberarlos en un lugar conocido y recapturarlos una o más veces, anotando el lugar de recaptura. De esta manera es posible distinguir desde patrones individuales de movimiento hasta patrones poblacionales de inmigración y emigración, dependiendo del tipo de marca (e.g., Mader *et al.*, 1990; Crist y Wiens, 1995; Matter, 1996; Grez y Prado, 2000).

### **3) Diferentes métodos de experimentación.**

Debido a que en los últimos años se ha reconocido la gravedad de los efectos de la fragmentación sobre los hábitats naturales, se ha hecho necesario realizar estudios sobre este proceso y sus consecuencias (Saunders *et al.*, 1991; Robinson *et al.*, 1992; Summerville y Crist, 2001). Como respuesta a esto, en los últimos 15 años se han realizado más de un centenar de estudios teóricos y empíricos de las consecuencias biológicas de la fragmentación del hábitat. Sin embargo, este conocimiento todavía tiene un carácter parcial, por lo tanto se hace indispensable la realización de nuevos estudios con la metodología adecuada (McGarigal y Cushman, 2002).

Como en otras disciplinas, en la Ecología se pueden diferenciar tres tipos tradicionales de experimentación: experimentos de laboratorio, experimentos naturales y experimentos de campo. En el primero, el experimentador controla el medio ambiente abiótico (e.g. temperatura, humedad, luz) así como el medio ambiente biótico (e.g. composición de las comunidades) en estudio. Presenta como desventajas el espacio restringido en que se hace la experimentación (i.e. laboratorio) y la imposibilidad de que el experimento se aproxime a la realidad (Diamond, 1986).

Parte importante de los estudios de fragmentación se ha hecho utilizando experimentos naturales. En este tipo de experimento, se elige un hábitat ya fragmentado para poner a prueba una hipótesis. Tiene como ventaja su gran realismo, ya que se aplica a sistemas del mundo real que no han sido manipulados. A su vez, este tipo de experimento tiene como desventajas, el que generalmente se debe esperar largo tiempo para determinar las causas y los efectos de la fragmentación. Además, se dificulta el poder controlar las variables independientes y es casi imposible poder replicar los experimentos (Diamond, 1986; McGarigal y Cushman, 2002).

Por último, los experimentos de campo son aquellos que se realizan en terreno y donde el experimentador genera la perturbación (Diamond, 1986). En los estudios de campo sobre fragmentación, se somete a prueba en forma controlada una o varias hipótesis, teniendo como ventaja que se pueden describir en forma certera los efectos de la fragmentación al comparar las condiciones previas y posteriores al tratamiento. Además, este tipo de experimento se aplica *in situ*, al sistema y especies en estudio, por lo cual no es necesario extrapolarlos a otras escalas y especies, ganando en realismo. Así mismo, el diseño experimental es más controlado, por lo tanto la distribución de los tratamientos en las unidades experimentales es al azar y al seleccionar algunas como control, el investigador puede minimizar algunas fuentes de variación que afectan las variables dependientes de importancia y que pudieran confundir la interpretación de los resultados. Por todo lo anterior, esta clase de experimento entrega una información más certera y fidedigna, ya que se puede establecer una relación causa - efecto asociada a un tratamiento específico (Hunter, 2002; McGarigal y Cushman, 2002). En consecuencia, debido a las características previamente descritas, es que los experimentos de campo tienen un gran valor, ya que son un intermediario entre los experimentos naturales y los de laboratorio (McIntyre y Wiens, 1999; Dooley y Bowers, 1998). Para esta memoria de título se utilizó como aproximación experimental el estudio de campo.

Considerando la importancia que tiene estudiar los efectos de la fragmentación, pérdida de hábitat y aislamiento, sobre la fauna de coleópteros y, además, debido a que el uso de la aproximación experimental de campo es hasta ahora escasa no sólo a nivel nacional si no que mundial, es que adquiere importancia esta memoria de título y el proyecto en el cual esta inserta, ya que permitirá entregar valiosa información sobre la abundancia, riqueza de especies y dispersión de coleópteros epigeos asociados a vegetación de alfalfa. Por otro lado, si bien las conclusiones obtenidas en este estudio no serán directamente aplicables a paisajes de escalas mayores, podrían ayudar a comprender los fenómenos que ocurren en ambientes fragmentados a dichas escalas relacionándolos con el manejo de plagas de interés agrícola, problemas de conservación biológica y de manejo de paisajes naturales.

## **HIPOTESIS**

La pérdida de hábitat y aislamiento diferencial de los fragmentos afectará la abundancia, riqueza de especies y dispersión de coleópteros epigeos asociados a alfalfa. En particular, se predice que:

- La abundancia y riqueza de especies de coleópteros epigeos será menor en parches de alfalfa con mayor pérdida de hábitat y cuyos fragmentos se encuentran más aislados.
- La dispersión de coleópteros epigeos entre fragmentos será mayor cuando los fragmentos estén más cerca que cuando estén más lejos. Ellos deberían permanecer más en paisajes con menor aislamiento y menor pérdida de hábitat. Además los coleópteros epigeos deberían dispersarse más desde la matriz a los fragmentos que viceversa, permaneciendo más en los fragmentos de alfalfa que en la matriz.

## **OBJETIVOS**

### **Objetivo General**

Evaluar experimentalmente el efecto de la pérdida de hábitat y aislamiento diferencial de los fragmentos sobre los patrones de abundancia, riqueza de especies y dispersión de coleópteros epigeos asociados a alfalfa.

### **Objetivos Específicos**

- Estimar la abundancia de coleópteros adultos en parches de alfalfa que difieren en pérdida de hábitat y aislamiento.
- Estimar la riqueza por trampa y por paisaje de coleópteros adultos en parches de alfalfa que difieren en pérdida de hábitat y aislamiento.
- Estimar la abundancia y riqueza de coleópteros adultos en los fragmentos y en la matriz.
- Cuantificar el número de coleópteros epigeos que se mueven entre fragmentos según su aislamiento.
- Evaluar el porcentaje de recaptura de coleópteros epigeos en parches de alfalfa que difieren en pérdida de hábitat y aislamiento.
- Evaluar la dispersión de coleópteros epigeos entre fragmentos y la matriz, en parches de alfalfa que difieren en pérdida de hábitat y aislamiento.

## MATERIALES Y METODOS

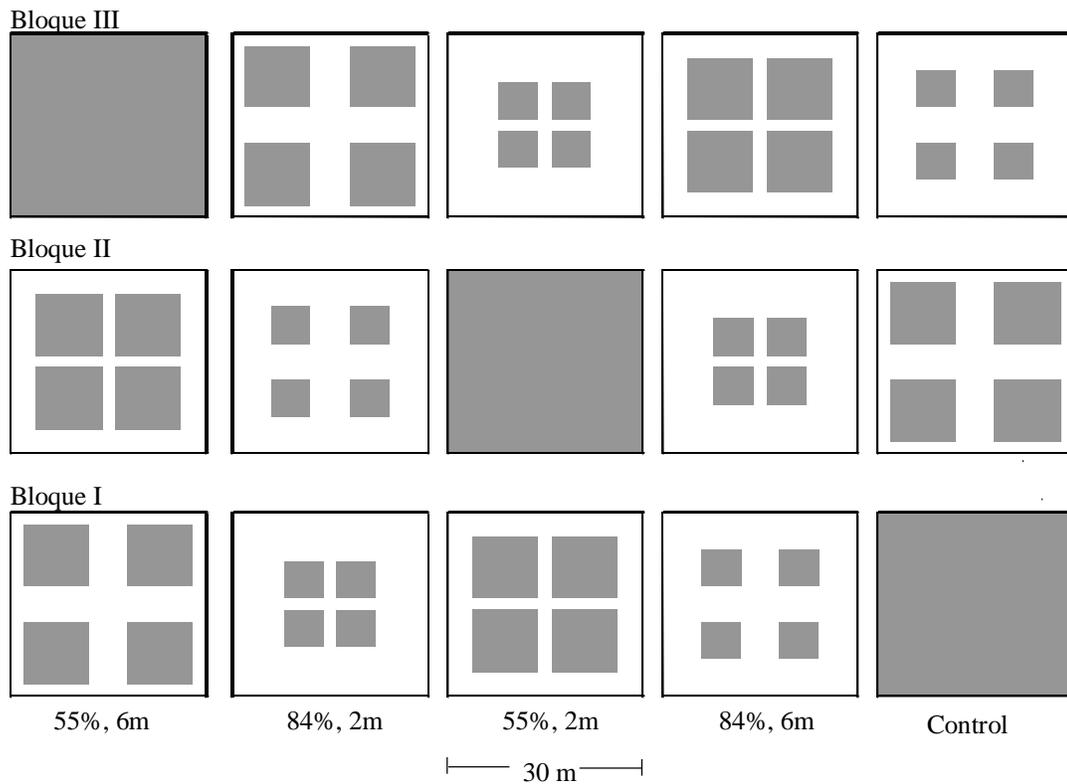
### 1) Diseño experimental.

El estudio se realizó entre Octubre del 2001 y Abril del 2002 en el Campus Antumapu de la Universidad de Chile, en un cultivo de alfalfa de aproximadamente dos años de edad. Este es un cultivo que alberga una gran cantidad de especies de insectos. De hecho, sólo entre los insectos herbívoros se han descrito más de 80 especies asociadas a alfalfa en Chile, de las cuales 32 constituyen plagas primarias y secundarias (González, 1989; Prado, 1991; Artigas, 1994). Además, se ha observado que la configuración espacial de los cultivos de alfalfa afecta la riqueza y abundancia de insectos (Fahrig y Jonsen, 1998). Por ello, se consideró que la alfalfa era un substrato adecuado para evaluar el efecto de la pérdida de hábitat y aislamiento sobre la abundancia y riqueza de coleópteros.

Se denomina “parche” a la unidad experimental a la que posteriormente se le asignó algún tipo de paisaje. “Paisaje”, corresponde a la configuración espacial final de cada parche, con diferentes combinaciones de pérdida de hábitat y distancias entre fragmentos. “Fragmento”, corresponde a cada subunidad que se obtiene dentro de un parche luego que éste es fragmentado, en los cuales la alfalfa se dejará crecer y “matriz” corresponde a la alfalfa que se corta al interior de cada parche al producir la fragmentación.

Inicialmente la alfalfa cubría un área continua de 5 ha. La primera semana de Octubre se pasó una rastra eliminando la alfalfa de determinados sectores, dejando 15 parches de alfalfa de 30 x 30 m, distribuidos linealmente en tres bloques separados por 40 m entre sí (Fig. 1). De esta manera, se obtuvieron cinco parches de alfalfa por bloque separados cada uno por 20 m. La segunda semana de Noviembre, los parches de alfalfa se fragmentaron en cuatro combinaciones de pérdida de hábitat (84 vs. 55%) y aislamiento entre fragmentos (2 vs. 6 m), manteniendo en todos los casos el mismo nivel de fragmentación (cuatro fragmentos). La fragmentación se realizó cortando la alfalfa de cada parche mediante una segadora, la que se pasó permanentemente entre Noviembre y Marzo, dejando la alfalfa entre fragmentos a una altura aproximada de 10 cm (Fig. 1). Se dejaron tres parches (uno por bloque) sin fragmentar, los que actuaron como controles. Así, en cada bloque se distribuyeron al azar cinco tratamientos, constituyendo cinco tipos de paisajes diferentes: a)

Control, parche no cortado, b) Cuatro fragmentos de 100 m<sup>2</sup> separados por 6 m, c) Cuatro fragmentos de 36 m<sup>2</sup> separados por 6 m, d) Cuatro fragmentos de 100 m<sup>2</sup> separados por 2 m, e) Cuatro fragmentos de 36 m<sup>2</sup> separados por 2 m. En adelante cada una de estos tratamientos se denominará a) control, b) 55% - 6 m, c) 84% - 6 m, d) 55% - 2 m y e) 84% - 2 m.



**Figura 1:** Diseño experimental. Dentro de cada parche el color gris representa alfalfa crecida (fragmentos) y el color blanco representa alfalfa cortada (matriz). Espacios entre bloques y parches representan terreno sin vegetación. Los bloques estaban separados por 40 m y los paisajes dentro de cada bloque por 20 m.

## **2) Efecto de la pérdida de hábitat y aislamiento sobre la abundancia y riqueza de especies de coleópteros.**

Posterior a la fragmentación, una vez al mes (16 de Noviembre, 14 de Diciembre, 21 de Enero y 28 de Febrero), se colectaron los coleópteros muestreados mediante trampas Barber. Estas consisten en un frasco plástico con una abertura de 10 cm de diámetro, las que se entierran a ras de suelo y se rellenan con agua, formalina y detergente. El detergente disminuye la tensión superficial del agua permitiendo que los insectos se depositen en el fondo de la trampa. Se establecieron ocho trampas por paisaje, una en cada fragmento y cuatro en la matriz. En el control, las ocho trampas se dispusieron en lugares espacialmente análogos a los parches fragmentados. Las trampas permanecieron abiertas durante cuatro días y cuatro noches, luego de lo cual se retiraron y se llevaron al laboratorio. Allí, el contenido de los frascos fue colado, utilizando un colador de plástico con un diámetro para cada una de sus celdillas de 0.1cm lo que pudo eventualmente dejar pasar coleópteros de un tamaño menor a 0.1cm, posteriormente se identificaron las distintas especies de coleópteros y se contó el número de individuos de cada especie presente en cada trampa. Se montó un número variable de ejemplares de cada especie para confeccionar una colección de referencia. Con esta información, se estimó mensualmente la abundancia de coleópteros (total y por familia) por trampa. Además, la riqueza de especies se estimó mensualmente a través del número de especies por trampa y del número total de especies en cada paisaje. Se hicieron estos dos análisis puesto que distintos puntos de muestreo dentro de un paisaje, podrían tener igual número de especies pero distinta composición, lo cual no sería detectado si sólo se hiciera un análisis de la riqueza a nivel de trampa.

Para evaluar si la abundancia y riqueza de especies de coleópteros variaba en paisajes fragmentados y no fragmentados se realizaron análisis de varianza (ANDEVA) de medidas repetidas de 2 vías (paisaje y fecha). Para evaluar si la abundancia y riqueza de coleópteros variaba en función de la distancia, pérdida de hábitat y del tipo de hábitat (fragmentos vs. matriz), se realizó un ANDEVA de medidas repetidas de 4 vías (distancia, pérdida, hábitat y fecha), utilizando solamente los datos de los paisajes fragmentados (i.e. excluyendo el control). Para evaluar si la abundancia de coleópteros a nivel de familia variaba en paisajes fragmentados y no fragmentados se realizó un ANDEVA de medidas repetidas de 3 vías

(paisaje, familia y fecha) comparando los datos de cada uno de los paisajes fragmentados con el control. Por último para evaluar si la abundancia de coleópteros a nivel de familia variaba en función de la distancia, pérdida de hábitat y tipo de hábitat, se realizó un ANDEVA de medidas repetidas de 5 vías (pérdida, distancia, hábitat, familia y fecha) utilizando solamente los datos de los paisajes fragmentados. En todos los casos cuando el ANDEVA arrojó diferencias significativas, como prueba *a posteriori* se usó la prueba de Tukey (Zar, 1996). En aquellos casos en que los datos no se distribuyeron normalmente, se transformaron utilizando el log (x + 1). Estos análisis se hicieron utilizando el programa estadístico Statistica 5.5 (Statsoft, 2000).

### **3) Distribución espacial de las densidades de coleópteros.**

Para evaluar con mayor detalle cómo la densidad de coleópteros de ciertas especies que tuvieron un tamaño mayor a 0,5 cm, pertenecientes a las familias Carabidae, Tenebrionidae, Elateridae y Scarabeidae, se distribuían en el espacio en cada uno de los cinco tipos de paisajes de un bloque, cada paisaje del bloque 1 fue subdividido en una grilla de 225 celdas de 4 m<sup>2</sup>, marcada mediante estacas cada 2 m, ubicadas a ras de suelo. El 25 de Enero y 3 de Abril, se muestrearon los coleópteros por medio de trampas Barber secas, consistentes en vasos plásticos transparentes de 12 cm de alto y 7 cm de diámetro. Las trampas se dejaron secas pues serían también ocupadas para recapturar los individuos utilizados en los experimentos de marcaje-recaptura (véase más adelante) y el agua podría borrar las marcas.

Las trampas se distribuyeron en 113 celdas, dispuestas una por medio, en la grilla de 225 celdas (50 % de 225). En los paisajes con 55% de pérdida de hábitat, se colocaron 52 trampas en los fragmentos y 61 en la matriz, en cambio, en los paisajes con 84% de pérdida de hábitat se establecieron 20 trampas en los fragmentos y 93 en la matriz. Las trampas se dejaron actuar por seis días y seis noches. En el laboratorio se identificaron y contaron las distintas especies de coleópteros capturados. Con estos datos, se calculó la densidad promedio de coleópteros en los distintos tipos de paisajes y se diferenció su densidad en los fragmentos y en la matriz de cada paisaje fragmentado. Estos promedios se compararon mediante el método de Intervalos de Confianza ( $\text{media} \pm 2 \text{ e.e}$ ) (Zar, 1996). Además, se

construyeron mapas a escala lo que permitió tener una imagen de cómo se distribuyen espacialmente estos coleópteros en los distintos tipos de paisajes.

#### **4) Efecto de la pérdida de hábitat y aislamiento sobre la dispersión de coleópteros.**

Para evaluar la dispersión de coleópteros epigeos se utilizó como modelo de estudio a *Nycterinus thoraxicus* (Coleoptera: Tenebrionidae). Se escogió a esta especie en particular, ya que son insectos de fácil recolección, que se encontraron presentes previo a la fragmentación en otros cultivos de alfalfa. Además, son de fácil manipulación y de tamaño adecuado para colocar marcas de pintura acrílica. Los tenebriónidos son insectos terrestres y se alimentan principalmente de tallos de plantas vivas, hojarasca y en algunas ocasiones de raíces (Crist y Wiens, 1995). Ellos usualmente tienen sus élitros fusionados y por lo tanto se desplazan caminando. Se presentan frecuentemente en varios tipos de hábitat. El movimiento de este grupo de insectos es afectado por la heterogeneidad del hábitat (Johnson *et al.*, 1992; McIntyre y Wiens, 1999). Si bien, en general los tenebriónidos son de hábito diurno (Crist y Wiens, 1995), se quiso determinar si esto era efectivo en *N. thoraxicus*, observando su actividad circadiana en un período de 24 horas. Para ello se colectaron 6 individuos cuyos élitros fueron marcados con pintura acrílica de 6 colores diferentes, identificando así a cada uno de los individuos. A las 13:00 hrs del 9 de Mayo del 2002 los 6 individuos marcados fueron dejados en un recipiente de PVC de 45 cm de largo por 30 cm de ancho y 15 cm de alto, al que se le agregó solamente viruta de madera como substrato, con una profundidad aproximada de 4 cm, en condiciones de fotoperiodo natural. Se consideró como actividad a los cambios de posición, movimiento o si emergían de entre la viruta. A las 14:00 hrs y por 5 min, se observó su actividad; esto se repitió cada hora hasta las 13:00 hrs del día siguiente, tomando fotografías en cada observación.

Para evaluar el movimiento de *N. thoraxicus* adultos en los distintos tipos de paisajes, en Diciembre, Enero y Abril se realizaron experimentos de marcaje y recaptura de estos tenebriónidos. Por el alto número de *N. thoraxicus* que se debió colectar y pintar para tener una mayor probabilidad de captura, los ensayos se realizaron sólo en un bloque cada vez. Los *N. thoraxicus* se colectaron en distintos lugares del Campus Antumapu de la Universidad de Chile. Estos fueron llevados al laboratorio y mantenidos en cajas de PVC

con viruta y alimento mientras se procedía a su marcaje. Los individuos se marcaron pintando los élitros con pintura acrílica de diferentes colores, identificando claramente a través del color y ubicación de las marcas en los élitros el lugar donde serían liberados posteriormente.

En Diciembre, en cada paisaje se colocaron 45 trampas Barber secas cerradas (20% de las 225 celdas). La disposición de las trampas fue al azar y en proporción al área cubierta por los fragmentos y matriz de cada paisaje. En los paisajes con 55% de pérdida de hábitat, se colocaron 20 y 25 trampas en los fragmentos y la matriz, respectivamente. En tanto que, en los paisajes con 84% de pérdida de hábitat se establecieron 8 trampas en los fragmentos y 37 en la matriz. El 26 de Diciembre, 45 individuos marcados se liberaron en cada paisaje, utilizando para su liberación los mismos lugares donde estaban las trampas. Las trampas se mantuvieron cerradas durante 24 horas para facilitar la distribución de estos tenebriónidos en el paisaje. Transcurrido este tiempo, se abrieron las trampas y se revisaron al segundo y al séptimo día tras la liberación.

En Enero y Abril el número de individuos liberados por paisaje se aumentó a 200, puesto que en el experimento de Diciembre no se logró recapturar ningún individuo. Los individuos fueron liberados en puntos al azar, en un número proporcional al área cubierta por fragmento y matriz. En estas ocasiones en los paisajes con 55% de pérdida de hábitat se liberaron 90 individuos en los fragmentos y 110 individuos en la matriz, mientras que en los paisajes con 84% de pérdida de hábitat se liberaron 32 individuos en los fragmentos y 168 en la matriz. El número de trampas se aumentó a 113 (50% de 225 celdas), las que se distribuyeron celda por medio en la grilla de 225 celdas. A los paisajes con 55% de pérdida de hábitat les correspondieron 52 trampas en los fragmentos y 61 en la matriz, en cambio, en los paisajes con 84% de pérdida de hábitat se les asignaron 20 trampas en los fragmentos y 93 en la matriz, manteniendo la proporción de área cubierta por los fragmentos y la matriz de cada paisaje. Los individuos se liberaron los días 24 de Enero y 2 de Abril y las trampas fueron revisadas a las 48, 96, 144 y 168 horas posteriores a la liberación. En cada muestreo se anotó el número de *N. thoraxicus* de cada color presentes en cada ubicación. Con estos datos se calculó el porcentaje de recapturas de *N. thoraxicus* en los distintos paisajes. También se calculó el porcentaje de *N. thoraxicus* que migraron entre fragmentos, desde fragmentos a matriz y desde matriz a fragmentos. Las diferencias estadísticas en el

porcentaje de recaptura entre paisajes o entre hábitats se calcularon mediante la prueba de chi cuadrado (Zar, 1996). Para evaluar si la dispersión de *N. thoraxicus* era mayor en paisajes separados por 2 o 6 m, se contó el número de individuos que pasó de un fragmento a otro dentro de cada paisaje.

## RESULTADOS

### 1) Composición, abundancia y riqueza de especies de coleópteros.

A lo largo del experimento se encontró un total de 1.111 coleópteros, pertenecientes a 15 familias y 62 especies, de las cuales 13 se colectaron en los cuatro meses y 26 sólo se colectaron en una fecha de muestreo. Sólo 2 especies fueron en promedio mayores a un individuo por trampa: Anthicidae *Gen. sp. 1* en Diciembre y Enero y el Tenebrionidae *Blapstinus punctulatus* en Enero (Tabla 1).

En el transcurso de los cuatro meses de experimentación la abundancia de coleópteros varió mes a mes. Noviembre fue el mes con menor abundancia ( $0,98 \pm 0,2$  individuos/trampa), Diciembre presentó una abundancia de más del doble que la anterior ( $2,55 \pm 0,66$  individuos/trampa), Enero presentó la mayor abundancia de coleópteros ( $4,65 \pm 0,17$  individuos/trampa) y finalmente Febrero tuvo una abundancia estadísticamente similar a la de Noviembre ( $1,33 \pm 0,27$  individuos/trampa) (Tabla 1).

El número de especies varió a lo largo del estudio, Noviembre tuvo la menor riqueza con 26 especies presentes y Enero la mayor con 37 especies, en tanto Diciembre y Febrero presentaron igual riqueza siendo ésta de 33 especies.

De las 15 familias encontradas a lo largo del experimento, Carabidae, Coccinellidae y Staphylinidae destacaron por aportar la mayor cantidad de especies en las cuatro fechas de muestreo. Del total de 9 especies de carábidos encontrados en los cuatro meses, en Noviembre se colectaron 5, en Diciembre y Enero 6 y en Febrero se colectaron 7 especies. Sólo 3 especies de carábidos (*Agorum ambiguus*, *Anisotarsus cupripenis* y *Feroniomorpha aerea*) se colectaron en los cuatro meses. De las 8 especies de coccinélidos que se colectaron en el transcurso del experimento, 4 se presentaron en Noviembre, 5 en Diciembre, 4 en Enero y 6 en Febrero. *Eriopsis connexa*, *Hypodamia variegata* y *Hyperaspis sphaeridioides* estuvieron presentes en los cuatro meses. Por último de las 15 especies de Staphylinidae, 7 se capturaron en Noviembre, 6 en Diciembre al igual que Febrero y en Enero estuvieron presentes 11 especies, siendo el 30% de las especies totales para ese mes. Sólo 2 especies (*Pagea vogelin* y *Gen. sp. 6*) de esta última familia estuvieron presentes durante los cuatro meses. Las familias Anthicidae, Archeocrypticidae,

Cantharidae y Corylophidae estuvieron representadas por una sola especie y de estas sólo el antídico *Gen. sp. 1* estuvo presente en los cuatro meses.

**Tabla 1:** Abundancias promedio de las distintas especies de coleópteros y número de especies capturadas en trampas Barber en Noviembre y Diciembre del 2001 y Enero y Febrero del 2002. Letras distintas indican diferencias significativas en el total de insectos entre fechas (Tukey,  $P < 0,05$ ).

Familia y especie	Promedio de individuos por trampa ( ± 1 ee )			
	Noviembre	Diciembre	Enero	Febrero
<b>Anthicidae</b>				
<i>Gen. sp. 1</i>	0,02 ± 0,01	1,43 ± 0,52	1,54 ± 0,07	0,03 ± 0,001
<b>Archeocrypticidae</b>				
<i>Archeocryptus topali</i>	0	0,01 ± 0,01	0,1 ± 0,04	0
<b>Cantharidae</b>				
<i>Polemium denticornis</i>	0	0	0,02 ± 0,02	0,04 ± 0,02
<b>Carabidae</b>				
<i>Agorum ambiguus</i>	0,14 ± 0,03	0,21 ± 0,02	0,33 ± 0,04	0,08 ± 0,03
<i>Anisotarsus cupripennis</i>	0,03 ± 0,02	0,01 ± 0,01	0,06 ± 0,02	0,08 ± 0,01
<i>Calosoma vagans</i>	0,04 ± 0,04	0,05 ± 0,04	0,01 ± 0,01	0
<i>Feroniomorpha aerea</i>	0,03 ± 0,02	0,01 ± 0,01	0,11 ± 0,03	0,05 ± 0,04
<i>Metius chilensis</i>	0	0	0	0,01 ± 0,01
<i>Notioboa sp.</i>	0	0	0,02 ± 0,01	0,03 ± 0,01
<i>Pterostichus sp.</i>	0,01 ± 0,01	0,03 ± 0,01	0	0,08 ± 0,05
<i>Pterostichus unistriatus</i>	0	0,01 ± 0,01	0	0,07 ± 0,03
<i>Stenolophina sp.</i>	0	0	0,01 ± 0,01	0
<b>Chrysomelidae</b>				
<b>Chrysomelinae</b>				
<i>Jansonius aeneus</i>	0,01 ± 0,01	0,01 ± 0,01	0	0
<b>Bruchinae</b>				
<i>Lithraeus scutellaris</i>	0	0	0,01 ± 0,01	0

**Tabla 1. Continuación.**

Familia y especie	Promedio de individuos por trampa ( ± 1 ee )			
	Noviembre	Diciembre	Enero	Febrero
<b>Coccinellidae</b>				
<i>Coxylophilus sp</i>	0	0	0	0,03 ± 0,001
<i>Eriopis connexa</i>	0,11 ± 0,04	0,15 ± 0,05	0,11 ± 0,06	0,19 ± 0,11
<i>Eriopis magallanica</i>	0	0	0,07 ± 0,01	0,07 ± 0,03
<i>Hippodamia convergens</i>	0,01 ± 0,01	0	0	0,01 ± 0,01
<i>Hippodamia variegata</i>	0	0	0,07 ± 0,01	
<i>Hyperaspis sphaeridioides</i>	0,02 ± 0,01	0,01 ± 0,01	0,01 ± 0,01	0,03 ± 0,01
<i>Scymnus bicolor</i>	0	0,02 ± 0,01	0	0
<i>Scymnus loewii</i>	0	0,01 ± 0,01	0	0
<b>Corylophidae</b>				
<i>Gen. sp. 1</i>	0	0,01 ± 0,01	0,16 ± 0,07	0,02 ± 0,01
<b>Cryptophagidae</b>				
<i>Cryptophagus sp. 1</i>	0	0	0,06 ± 0,06	0,01 ± 0,01
<i>Cryptophagus sp. 2</i>	0	0	0,01 ± 0,01	0
<b>Curculionidae</b>				
<i>Atrichonotus taeniatulus</i>	0	0	0	0,01 ± 0,01
<i>Graphognathus leucoloma</i>	0	0	0	0,03 ± 0,03
<i>Hypurus bertrandi</i>	0	0	0	0,01 ± 0,01
<i>Listronotus pionaerensis</i>	0	0	0,01 ± 0,01	0
<i>Naupactus xanthographus</i>	0	0	0	0,03 ± 0,01
<i>Neopachytychius squamosus</i>	0,01 ± 0,01	0	0	0
<i>Sitona discoideus</i>	0,02 ± 0,01	0,03 ± 0,02	0	0
<b>Elateridae</b>				
<i>Conoderus rufangulus</i>	0,05 ± 0,03	0,12 ± 0,02	0,49 ± 0,06	0,04 ± 0,02
<i>Grammophorus minor</i>	0	0	0,04 ± 0,02	0
<b>Lathridiidae</b>				
<i>Aridius sp.</i>	0	0,02 ± 0,01	0,03 ± 0,02	0
<i>Corticaria serrata</i>	0,04 ± 0,01	0,08 ± 0,04	0,04 ± 0,02	0,1 ± 0,03

**Tabla 1. Continuación.**

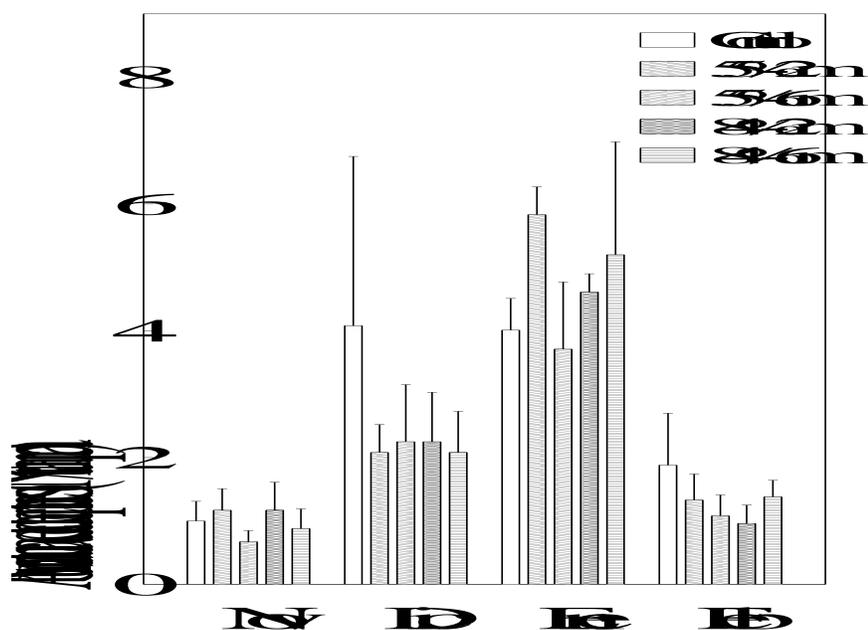
Familia y especie	Promedio de individuos por trampa ( ± 1 ee )			
	Noviembre	Diciembre	Enero	Febrero
<i>Melanophtalma seminigra</i>	0,01 ± 0,01	0,02 ± 0,01	0,07 ± 0,04	0,1 ± 0,04
<b>Melyridae</b>				
<i>Amecocerus sp. 2</i>	0	0,01 ± 0,01	0	0
<i>Amecocerus sp. 3</i>	0	0,02 ± 0,01	0	0
<i>Arthrobrachus sp.</i>	0,07 ± 0,03	0,06 ± 0,02	0	0
<b>Scarabaeidae</b>				
<i>Ataenius cribricollis</i>	0,03 ± 0,02	0,02 ± 0,02	0	0
<i>Aphodius sp.</i>	0	0,01 ± 0,01	0	0,01 ± 0,01
<i>Pleurophorus caesus</i>	0	0,01 ± 0,01	0,01 ± 0,01	0,01 ± 0,01
<i>Athlia rustica</i>	0	0,02 ± 0,01	0	0
<i>Lygirus villosus</i>	0	0	0	0,01 ± 0,01
<b>Staphylinidae</b>				
<i>Aleochara atra</i>	0	0,08 ± 0,03	0,01 ± 0,01	0
<i>Anothylus sp.</i>	0,02 ± 0,01	0	0	0
<i>Apocellus opacus</i>	0	0	0,02 ± 0,02	0,02 ± 0,01
<i>Atheta inmucronata</i>	0,01 ± 0,01	0	0,01 ± 0,01	0
<i>Conosomus sp.</i>	0	0	0,04 ± 0,02	0
<i>Gen. sp. 3</i>	0	0,01 ± 0,01	0	0
<i>Gen. sp. 6</i>	0,01 ± 0,01	0,04 ± 0,04	0,09 ± 0,05	0,06 ± 0,04
<i>Gen. Sp. 9</i>	0,02 ± 0,01	0	0	0
<i>Gen. Sp. 11</i>	0,02 ± 0,01	0	0,01 ± 0,01	0
<i>Gen. sp. 18</i>	0	0	0	0,01 ± 0,01
<i>Gen. sp. 20</i>	0	0	0,01 ± 0,01	0
<i>Homalotrichus sp.</i>	0,03 ± 0,01	0	0,01 ± 0,01	0
<i>Pagea vogelin</i>	0,19 ± 0,02	0,02 ± 0,02	0,04 ± 0,02	0,03 ± 0,001
<i>Philanthus hepaticus</i>	0	0,02 ± 0,02	0,01 ± 0,01	0,01 ± 0,01
<i>Pseusolatra sp.</i>	0	0	0,01 ± 0,01	0

**Tabla 1. Continuación.**

<b>Familia y especie</b>	<b>Promedio de individuos por trampa ( ± 1 ee )</b>			
	<b>Noviembre</b>	<b>Diciembre</b>	<b>Enero</b>	<b>Febrero</b>
<b>Tenebrionidae</b>				
<i>Blapstinus punctulatus</i>	0,01 ± 0,01	0,03 ± 0,03	1,03 ± 0,05	0,01 ± 0,01
<i>Blapstinus sp.</i>	0	0	0,01 ± 0,01	0
<b>Total</b>	0,98 ± 0,2	2,55 ± 0,66	4,65 ± 0,17	1,33 ± 0,27
	a	b	c	ab
<b>N° de especies</b>	26	33	37	33

## 2) Efectos de la pérdida de hábitat y aislamiento sobre la abundancia de coleópteros.

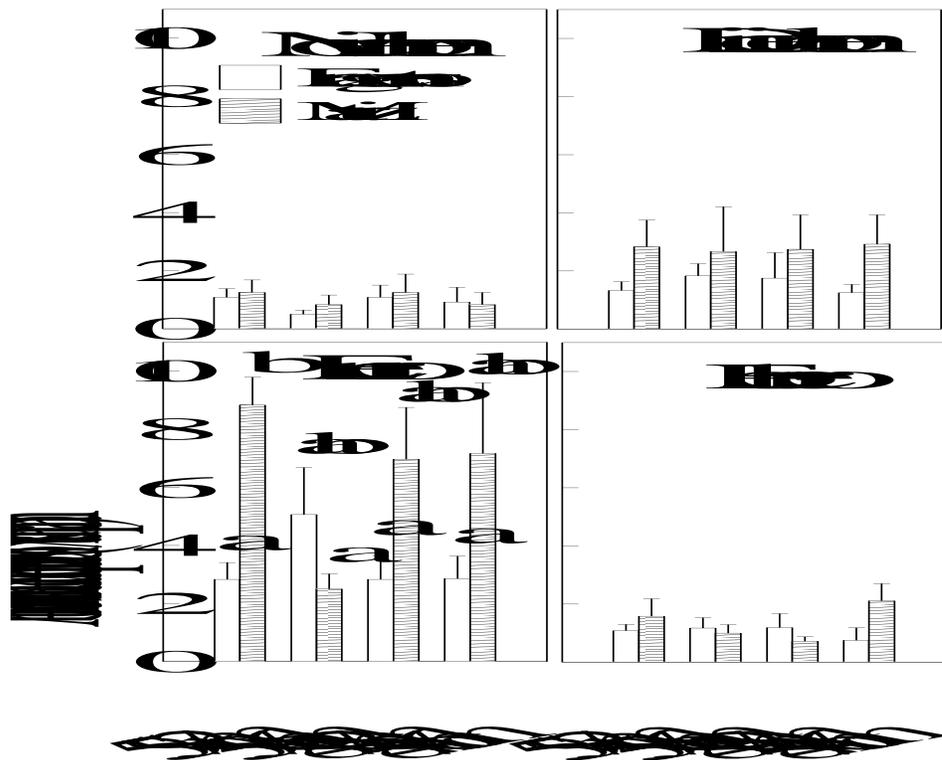
La abundancia de coleópteros a lo largo del experimento fluctuó alrededor de 1 a 6 individuos por trampa. Si bien en Diciembre, dos meses luego de la fragmentación, la abundancia de coleópteros tendió a ser mayor en el paisaje control que en los paisajes fragmentados, en general, en ninguna de las fechas de muestreo la abundancia de coleópteros difirió significativamente entre los cinco tipos de paisajes (Fig. 2, Tabla 2).



**Figura 2:** Abundancia de coleópteros en paisajes de alfalfa que difieren en el nivel de pérdida de hábitat y aislamiento, entre Noviembre del 2001 y Febrero del 2002.

Ni la pérdida de hábitat ni la distancia entre fragmentos tuvieron un efecto significativo sobre la abundancia de coleópteros. Sin embargo, ella fue afectada significativamente por el tipo de hábitat, siendo los coleópteros más abundantes en la matriz que en los fragmentos (Fig. 3). Si bien esto se observó a partir de Diciembre, la diferencia fue significativa sólo en Enero, fecha que coincide con la mayor abundancia de coleópteros. Al evaluar la interacción entre la pérdida de hábitat, la distancia entre

fragmentos, el tipo de hábitat y la fecha, sólo la abundancia de coleópteros en la matriz del paisaje 55% - 2 m fue significativamente mayor, donde esta, triplicó a la de los fragmentos. A pesar de no detectarse diferencias significativas, en ambos paisajes con 84% de pérdida de hábitat, la tendencia a una mayor abundancia en la matriz fue muy marcada (Fig. 3, Tabla 3).



**Figura 3:** Abundancia de coleópteros en matriz y fragmentos de los diferentes paisajes fragmentados. Letras distintas sobre las barras indican diferencias significativas (Tukey,  $P < 0,05$ ).

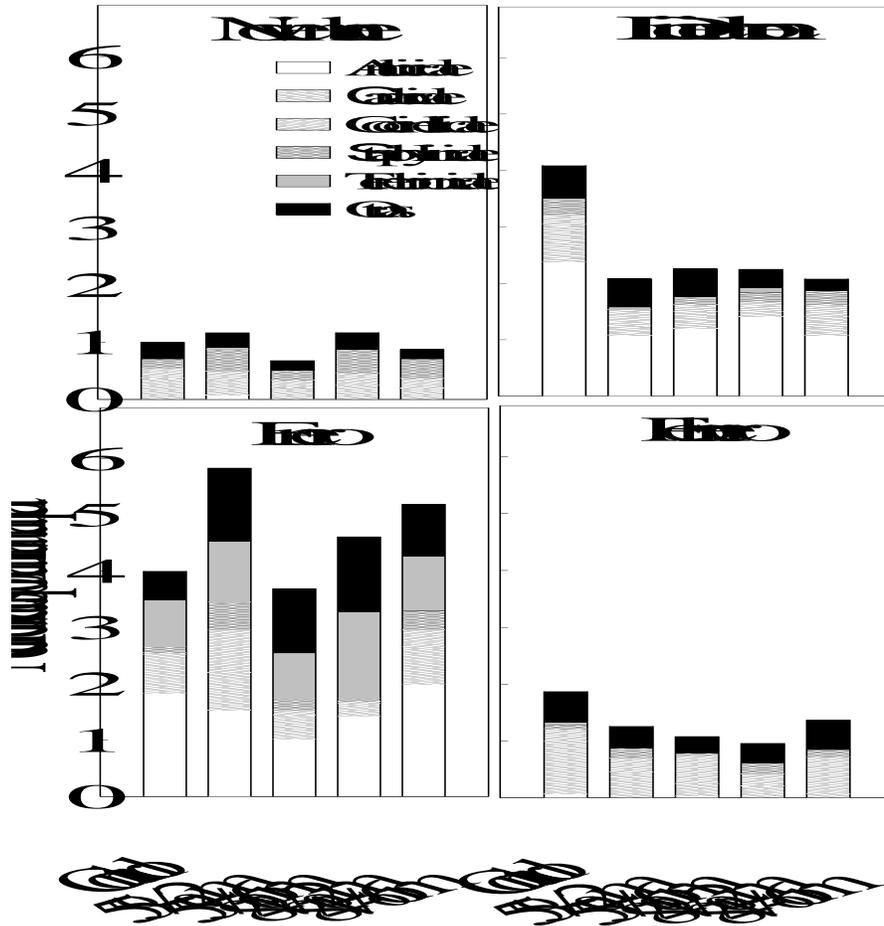
**Tabla 2:** Resultados del ANDEVA de medidas repetidas para evaluar el efecto del paisaje (control, 55% - 2 m, 55% - 6 m, 84% - 2 m, 84% - 6 m) y fecha (Noviembre, Diciembre, Enero y Febrero) sobre la abundancia de coleópteros.

<b>Fuente de Variación</b>	<b>GL</b>	<b>CM</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
Paisaje	4	2,77	1,14	0,3902
Error	10	2,42		
Fecha	3	30,89	13,27	< 0,001
Fecha * Paisaje	12	2,18	0,94	0,5232
Error (Fecha)	30	2,33		

**Tabla 3:** Resultados del ANDEVA de medidas repetidas para evaluar el efecto de la pérdida de hábitat (55% y 84%), distancia (2 y 6 m), y del tipo de hábitat (fragmento y matriz) sobre la abundancia de coleópteros.

<b>Fuente de Variación</b>	<b>GL</b>	<b>CM</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
Pérdida	1	0,08	0,03	0,8658
Distancia	1	2,37	0,79	0,3877
Hábitat	1	32,76	10,89	0,0045
Pérdida * Distancia	1	2,86	0,95	0,3435
Pérdida * Hábitat	1	2,80	0,93	0,3482
Distancia * Hábitat	1	5,00	1,66	0,2153
Pérdida* Distancia * Hábitat	1	13,81	4,59	0,0477
Error	16	3,01		
Fecha	3	77,31	38,43	< 0,001
Fecha * Pérdida	3	0,04	0,02	0,9962
Fecha * Distancia	3	1,44	0,71	0,5477
Fecha * Hábitat	3	10,10	5,02	0,0041
Fecha * Pérdida * Distancia	3	1,73	0,86	0,4681
Fecha * Pérdida * Hábitat	3	2,26	1,13	0,3481
Fecha * Distancia * Hábitat	3	7,29	3,63	0,0193
Fecha * Pérdida* Distancia* Hábitat	3	5,93	2,95	0,0420
Error (Fecha)	48	2,01		

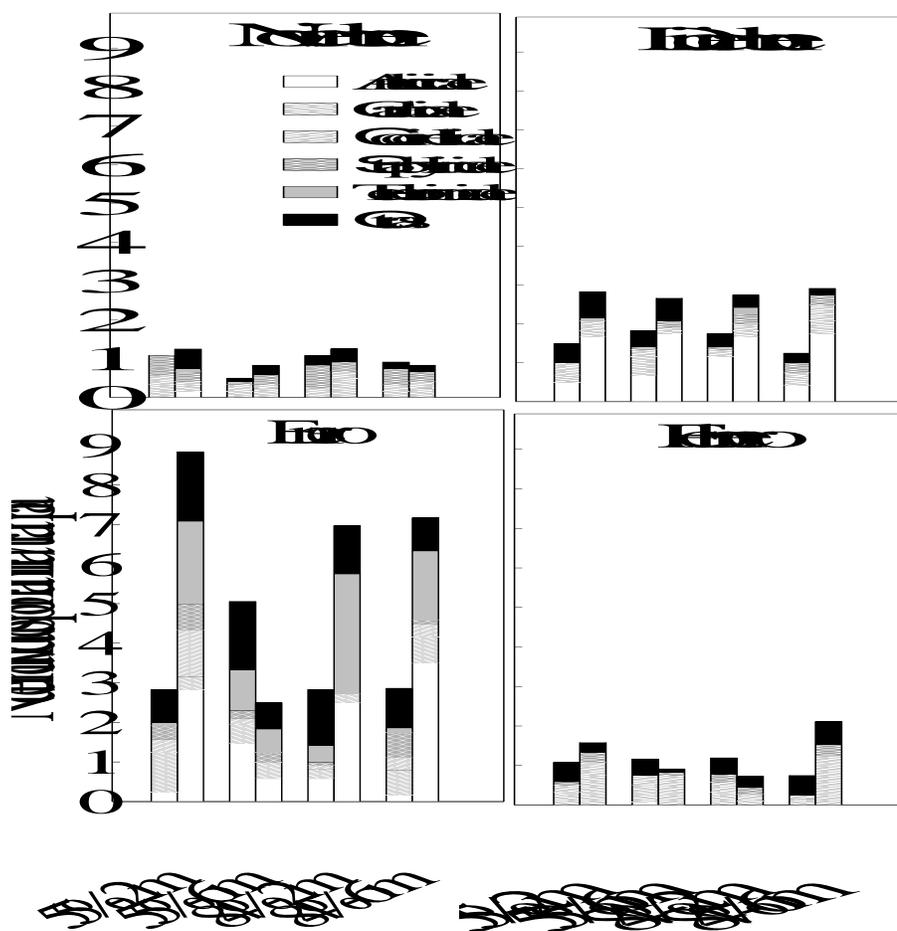
Al analizar las abundancias de las distintas familias de coleópteros en los diferentes tipos de paisajes, no hubo diferencias significativas atribuibles al efecto del tipo de paisaje, ni a la interacción entre esta variable y la familia. Esto es, ninguna de las familias de coleópteros fue significativamente más abundante en alguno de los paisajes de las diferentes fechas. Sin embargo, sí se observaron diferencias significativas en la abundancia de coleópteros atribuibles al efecto de la familia, fecha y la interacción entre ambas variables (Tabla 4). Esto significa que la abundancia de las distintas familias varió a través del tiempo. En Noviembre la abundancia de Staphylinidae fue mayor que la de Corylophidae, Cryptophagidae, Cantharidae, Archeocrypticidae, Chrysomelidae, Curculionidae, Scarabaeidae, Tenebrionidae y Anthicidae, no existiendo diferencias significativas con Lathridiidae, Elateridae, Melyridae, Coccinellidae y Carabidae. En Diciembre la familia significativamente más abundante fue Anthicidae seguida por Carabidae, la que fue a su vez significativamente más abundante que Cryptophagidae, Cantharidae, Archeocrypticidae, Chrysomelidae, Corylophidae, Curculionidae, Scarabaeidae y Tenebrionidae, pero similar en abundancia que Lathridiidae, Elateridae, Melyridae, Staphylinidae y Coccinellidae. En Enero la familia más abundante fue nuevamente Anthicidae, seguida por Tenebrionidae y Carabidae. Por último en Febrero la abundancia de Coccinellidae fue mayor que la de Chrysomelidae, Melyridae, Archeocrypticidae, Cryptophagidae, Corylophidae, Scarabaeidae, Elateridae, Cantharidae, Tenebrionidae y Anthicidae, no existiendo diferencias significativas con el resto de las familias (Fig. 4, Tabla 4, véase Anexo 1 para los resultados de las pruebas de Tukey).



**Figura 4:** Abundancia de coleópteros separados por familia. Las familias más importantes se muestran en forma individual, el resto de las familias agrupadas en Otras corresponde a Archeocrypticidae, Cantharidae, Chrysomelidae, Corylophidae, Cryptophagidae, Curculionidae, Elateridae, Lathridiidae, Melyridae, Scarabaeidae.

En general, la abundancia de las distintas familias fue significativamente mayor en la matriz. Además hubo una interacción significativa de la fecha, pérdida de hábitat, distancia entre fragmentos, tipo de hábitat y familia. Esto significa que la abundancia de las distintas familias en Noviembre no varió significativamente entre fragmento y matriz en cada uno de los paisajes. Por el contrario en Diciembre sólo en el paisaje 84% - 6 m tuvieron una mayor abundancia de Anthicidae en la matriz que en el fragmento. En Enero los paisajes 55% - 2 m, 84% - 2 m y 84% - 6 m hubo una mayor abundancia de Anthicidae y Tenebrionidae en

la matriz que en los fragmentos, y en Febrero sólo en el paisaje 84% - 6 m hubo una mayor abundancia de Coccinellidae en la matriz que en el fragmento (Fig. 5, Tabla 5).



**Figura 5:** Abundancia de coleópteros según familia en matriz y fragmentos. La barra de la izquierda corresponde al hábitat fragmento y la barra derecha corresponde al hábitat matriz para cada uno de los paisajes en las distintas fechas. Se muestran las familias más importantes en forma individual, el resto de las familias agrupadas en Otras corresponde a Archeocrypticidae, Cantharidae, Chrysomelidae, Corylophidae, Cryptophagidae, Curculionidae, Elateridae, Lathridiidae, Melyridae, Scarabaeidae.

**Tabla 4:** Resultados del ANDEVA de medidas repetidas para evaluar el efecto del paisaje (control, 55% - 2 m, 55% - 6 m, 84% - 2 m, 84% - 6 m) y de la familia (15 familias de coleópteros) sobre la abundancia de coleópteros.

<b>Fuente de Variación</b>	<b>GL</b>	<b>CM</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
Paisaje	4	< 0,01	0,87	0,4817
Familia	14	0,16	29,93	< 0,001
Paisaje * Familia	56	< 0,01	0,84	0,7667
Error	150	0,01		
Fecha	3	0,21	47,69	< 0,001
Fecha * Paisaje	12	< 0,01	0,87	0,5796
Fecha * Familia	42	0,06	13,85	< 0,001
Fecha * Paisaje * Familia	168	< 0,01	0,54	1
Error (Fecha)	450	< 0,01		

**Tabla 5:** Resultados del ANDEVA de medidas repetidas para evaluar el efecto de la pérdida de hábitat (55% y 84%), de la distancia (2 y 6 m), del tipo de hábitat (fragmento vs. matriz) y de la familia (15 familias de coleópteros) sobre la abundancia de coleópteros.

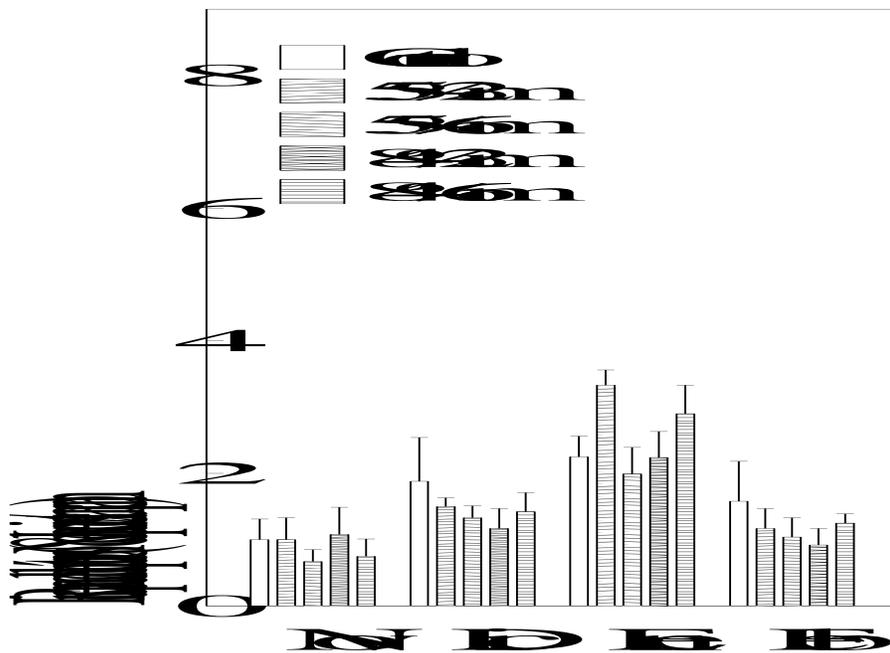
<b>Fuente de Variación</b>	<b>GL</b>	<b>CM</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
Pérdida	1	< 0,001	0,04	0,8501
Distancia	1	0,01	1,09	0,2971
Hábitat	1	0,07	10,58	0,0013
Familia	14	0,19	28,46	< 0,001
Pérdida * Distancia	1	0,02	2,28	0,1324
Pérdida * Hábitat	1	0,01	1,35	0,2465
Distancia * Hábitat	1	0,02	2,52	0,1135
Pérdida * Familia	14	< 0,01	0,71	0,7654
Distancia * Familia	14	< 0,01	0,34	0,9883
Hábitat * Familia	14	0,04	5,41	< 0,001
Pérdida* Distancia * Hábitat	1	0,05	7,57	0,0064
Pérdida* Distancia * Familia	14	0,01	0,92	0,5423
Pérdida* Hábitat * Familia	14	0,01	0,96	0,4915
Distancia * Hábitat * Familia	14	0,01	0,99	0,4686
Pérdida* Distancia * Hábitat * Familia	14	0,01	1,68	0,0600
Error	240	0,01		
Fecha	3	0,30	59,42	< 0,001
Fecha * Pérdida	3	< 0,001	0,05	0,9871
Fecha * Distancia	3	< 0,01	0,54	0,6577

**Tabla 5. Continuación.**

<b>Fuente de Variación</b>	<b>GL</b>	<b>CM</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
Fecha * Hábitat	3	0,01	3,09	0,0264
Fecha * Familia	42	0,08	15,47	< 0,001
Fecha * Pérdida * Distancia	3	< 0,01	0,74	0,5285
Fecha * Pérdida * Hábitat	3	< 0,01	0,89	0,4435
Fecha * Distancia * Hábitat	3	0,02	4,04	0,0073
Fecha * Pérdida * Familia	42	< 0,01	0,59	0,9835
Fecha * Distancia * Familia	42	0,01	1,05	0,3808
Fecha * Hábitat * Familia	42	0,02	4,30	< 0,001
Fecha * Pérdida* Distancia* Hábitat	3	0,01	3,28	0,0205
Fecha * Pérdida* Distancia* Familia	42	< 0,01	0,69	0,9354
Fecha * Pérdida* Hábitat * Familia	42	0,01	1,18	0,2081
Fecha * Distancia* Hábitat * Familia	42	0,01	1,15	0,2437
Fecha * Pérdida * Distancia * Hábitat * Familia	42	0,01	1,53	0,0187
Error (Fecha)	720	0,01		

### 3) Efecto de la pérdida de hábitat y aislamiento sobre la riqueza de coleópteros.

La riqueza de coleópteros por trampa varió entre aproximadamente 1 a 4 especies. En general, en ninguna de las fechas de muestreo la riqueza de coleópteros difirió significativamente entre los cinco tipos de paisajes. La mayor riqueza de coleópteros se presentó en Enero, mientras que en el resto de los meses la riqueza de coleópteros fue similar (Fig. 6, Tabla 6).

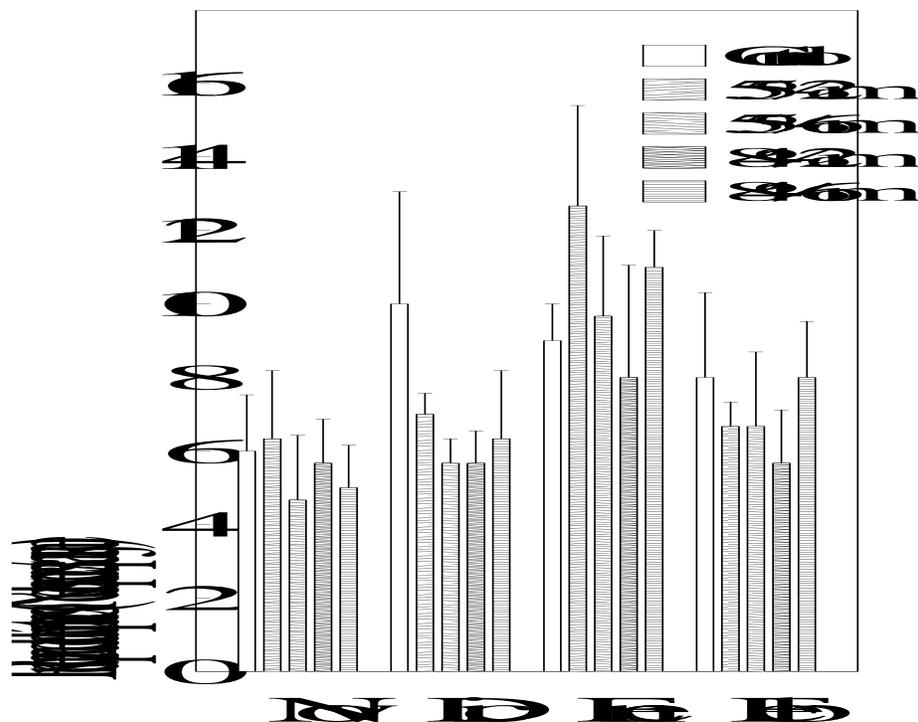


**Figura 6:** Riqueza de especies de coleópteros por trampa en distintos paisajes y fechas.

**Tabla 6:** Resultados del ANDEVA de medidas repetidas para evaluar el efecto del paisaje (control, 55% - 2 m, 55% - 6 m, 84% - 2 m, 84% - 6 m) y fecha (Noviembre, Diciembre, Enero y Febrero) sobre la riqueza de coleópteros por trampa.

<b>Fuente de Variación</b>	<b>GL</b>	<b>CM</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
Paisaje	4	0,53	1,54	0,2638
Error	10	0,35		
Fecha	3	7,72	21,05	< 0,001
Fecha * Paisaje	12	0,30	0,81	0,6387
Error (Fecha)	30	0,37		

La riqueza de coleópteros a nivel paisaje (i.e., total de especies encontradas en las 8 trampas de cada paisaje) fluctuó entre aproximadamente 5 y 12 especies, siendo ésta significativamente mayor en Enero. Solamente en Diciembre la riqueza de coleópteros tendió a ser mayor en el paisaje control que en los paisajes fragmentados, en cambio, en todos los otros meses la riqueza de especies de coleópteros por paisaje fue igual o levemente mayor en algunos de los paisajes fragmentados que en el control. Sin embargo, en ninguna de las fechas de muestreo la riqueza de coleópteros difirió significativamente entre los cinco tipos de paisaje (Fig. 7, Tabla 7).

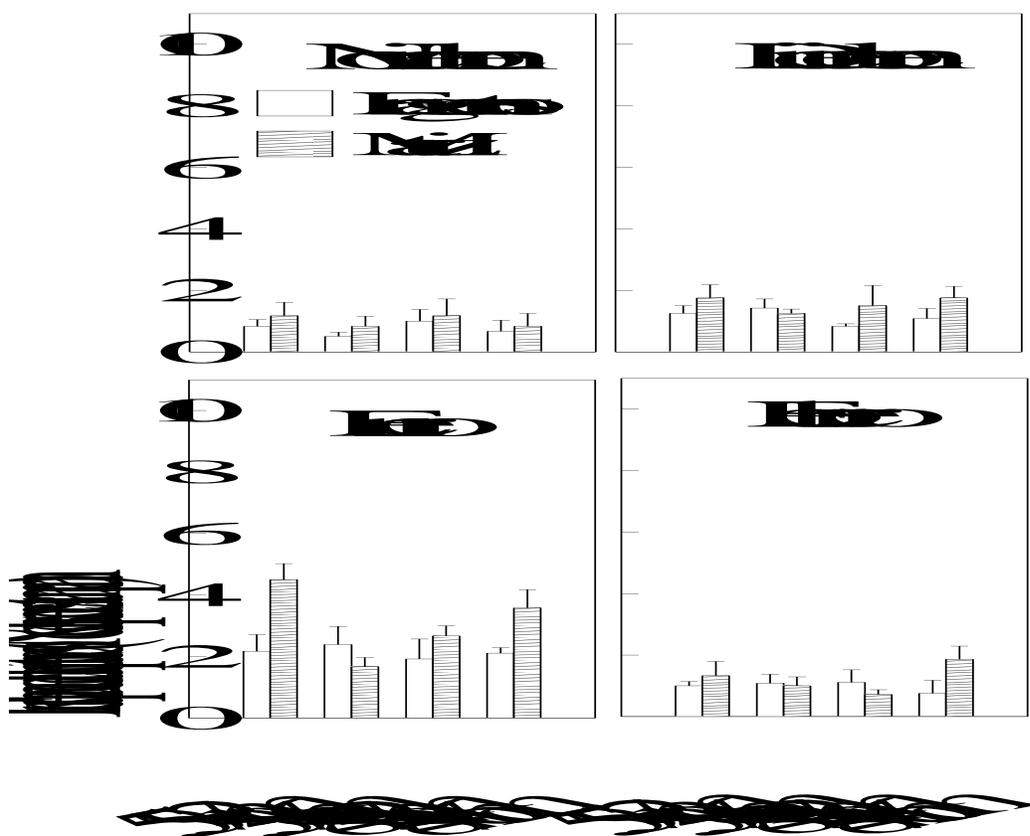


**Figura 7:** Riqueza de especies de coleópteros por paisaje (i.e., capturadas en todas las trampas de cada paisaje) en los distintos paisajes y fechas.

**Tabla 7:** Resultados del ANDEVA de medidas repetidas para evaluar el efecto del paisaje (control, 55% - 2 m, 55% - 6 m, 84% - 2 m, 84% - 6 m) y fecha (Noviembre, Diciembre, Enero y Febrero) sobre la riqueza de coleópteros por paisaje.

<b>Fuente de Variación</b>	<b>GL</b>	<b>CM</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
Paisaje	4	9.61	0.96	0.4721
Error	10	10.05		
Fecha	3	54.86	5.82	< 0,01
Fecha * Paisaje	12	4.81	0.51	0.8908
Error (Fecha)	30	9.43		

Ni pérdida de hábitat ni la distancia entre fragmentos tuvieron un efecto significativo sobre la riqueza de coleópteros. Sin embargo, ella fue afectada significativamente por el tipo de hábitat, siendo mayor en la matriz que en los fragmentos. Si bien esto se observa a partir de Noviembre, la diferencia fue más marcada en Enero, fecha que coincide con la mayor riqueza de coleópteros. Nótese que la interacción entre fecha, pérdida de hábitat, distancia entre fragmentos y tipo de hábitat tendió a ser significativa ( $P = 0,10$ ; Tabla 8) lo que se expresaría en diferencias entre matriz y fragmentos más marcadas en el paisaje 55%-2m en Enero (Fig. 8, Tabla 8).



**Figura 8:** Riqueza de coleópteros por trampa en matriz y fragmentos según tipo de paisaje y fecha.

**Tabla 8:** Resultados del ANDEVA de medidas repetidas para evaluar el efecto de la pérdida de hábitat (55% y 84%), la distancia (2 y 6 m) y del tipo de hábitat (fragmento vs. matriz) sobre la riqueza de coleópteros

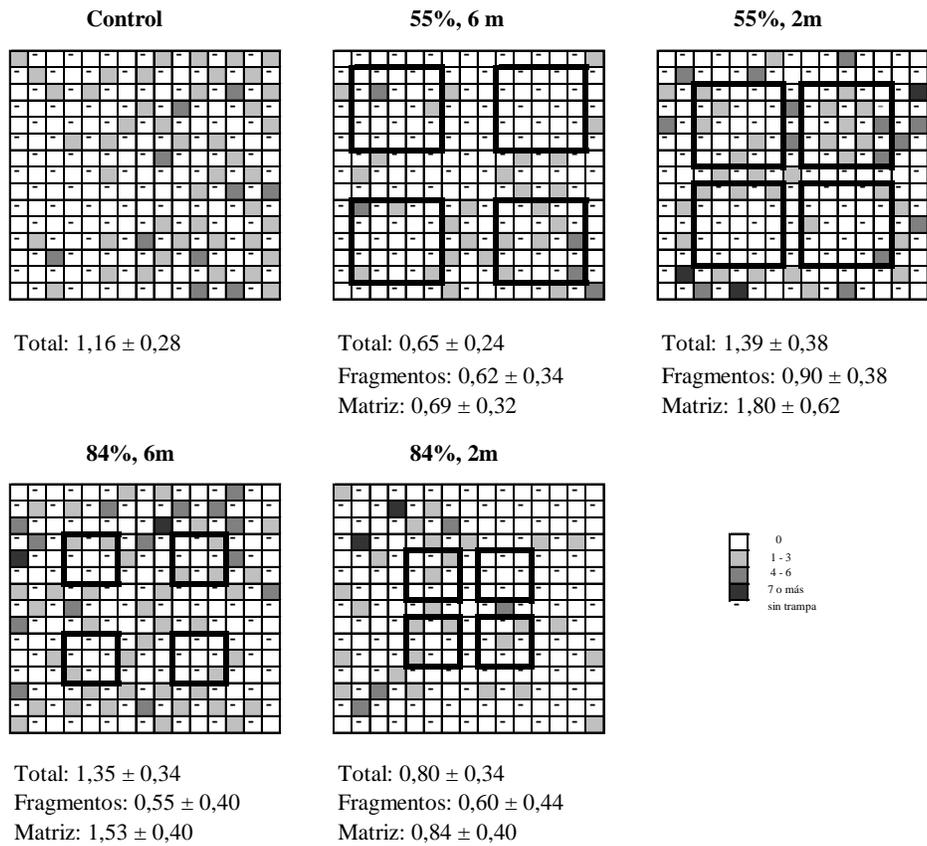
<b>Fuente de Variación</b>	<b>GL</b>	<b>CM</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
Pérdida	1	0,03	0,06	0,8012
Distancia	1	0,43	0,88	0,3619
Hábitat	1	5,23	10,75	0,0047
Pérdida * Distancia	1	2,92	6,00	0,0261
Pérdida * Hábitat	1	0,29	0,59	0,4537
Distancia * Hábitat	1	0,34	0,71	0,4127
Pérdida* Distancia * Hábitat	1	3,79	7,79	0,0130
Error	16	0,49		
Fecha	3	14,65	30,78	< 0,001
Fecha * Pérdida	3	0,06	0,12	0,9451
Fecha * Distancia	3	0,40	0,84	0,4797
Fecha * Hábitat	3	0,68	1,43	0,2445
Fecha * Pérdida * Distancia	3	0,98	2,05	0,1190
Fecha * Pérdida * Hábitat	3	0,12	0,25	0,8627
Fecha * Distancia * Hábitat	3	0,77	1,61	0,1984
Fecha * Pérdida* Distancia* Hábitat	3	1,03	2,17	0,1033
Error (Fecha)	48	0,47		

#### **4) Distribución espacial de la densidad de coleópteros.**

En Enero se capturaron 605 coleópteros. Su densidad en los distintos paisajes no varió, a excepción del paisaje 55% - 6 m, en donde la densidad de coleópteros fue menor que en los paisajes 55% - 2 m y 84% - 6 m (Fig. 9, Tabla 9). Al analizar con mayor detalle las densidades dentro de cada paisaje, la densidad de coleópteros fue mayor en la matriz que en los fragmentos sólo en el paisaje 84% - 6 m. En los otros paisajes no hubo diferencia en la abundancia en la matriz y en los fragmentos (Fig. 9, Tabla 10).

Al hacer un análisis por familia vemos que la mayor parte de los coleópteros colectados en Enero fueron Tenebrionidae y Elateridae (67,4%), seguidos por Carabidae (31,4%). Los tenebriónidos fueron más densos en los paisajes 55% - 2 m y 84% - 6 m, comparados con el control y el paisaje 55% - 6 m (Tabla 11). En el caso de los elateridos no hubo diferencias significativas entre las densidades de los distintos paisajes (Tabla 12). Los carábidos fueron más densos en el control que en los otros tipos de paisajes, pero su densidad no varió entre los otros tipos de paisajes (Fig. 10 y Tabla 13).

Al comparar sus abundancias en los fragmentos y matriz, Tenebrionidae y Elateridae alcanzaron una mayor densidad en la matriz que en los fragmentos (Tenebrionidae  $0,63 \pm 0,16$  vs.  $0,18 \pm 0,10$  y Elateridae  $0,39 \pm 0,10$  vs.  $0,09 \pm 0,08$ ). En cambio, los Carabidae fueron más densos en los fragmentos que en la matriz ( $0,39 \pm 0,14$  vs.  $0,15 \pm 0,04$ ). En particular, su densidad fue casi siete veces mayor en los fragmentos que en la matriz en el paisaje 55% - 6 m, sin embargo, ésta no difirió entre fragmentos y matriz en los otros tipos de paisajes (Fig. 10, Tabla 14).



**Figura 9:** Densidad y distribución de coleópteros (N° de individuos/trampa) en paisajes con distinta configuración espacial. Enero 2002.

**Tabla 9:** Comparación de los promedios de densidad de coleópteros en los distintos tipos de paisaje según el método de Intervalos de Confianza, Enero 2002. Entre paréntesis cuadrados se muestran los intervalos de confianza estimados para cada tipo de paisaje. n.s.: diferencias no significativas, \*: intervalos no se superponen por lo tanto son diferentes.

	Control	55% - 6 m	55% - 2 m	84% - 6 m	84% - 2 m
	[0,88 - 1,44]	[0,41 - 0,89]	[1,01 - 1,77]	[1,01 - 1,69]	[0,46 - 1,14]
Control		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
55% - 6 m			*	*	n.s.
55% - 2 m				n.s.	n.s.
84% - 6 m					n.s.

**Tabla 10:** Comparación de los promedios de densidad de coleópteros entre fragmentos y matriz en los distintos tipos de paisaje según el método de Intervalos de Confianza, Enero 2002. Entre paréntesis cuadrado se muestran los intervalos de confianza estimados para fragmentos y matriz. n.s.: diferencias no significativas, \*: intervalos no se superponen por lo tanto son diferentes.

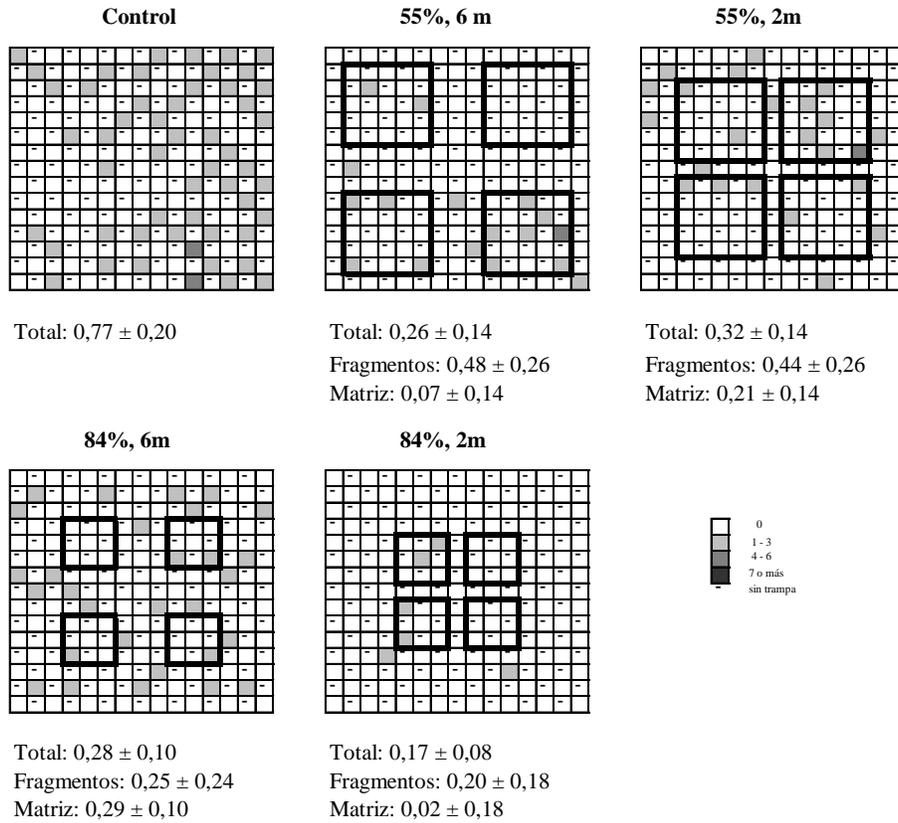
	55% - 6 m	55% - 2 m	84% - 6 m	84% - 2 m
Fragmento	[0,28 - 0,96]	[0,52 - 1,28]	[0,15 - 0,95]	[0,16 - 1,04]
Matriz	[0,37 - 1,01]	[1,18 - 2,42]	[1,13 - 1,93]	[0,44 - 1,24]
	n.s.	n.s.	*	n.s.

**Tabla 11:** Comparación de los promedios de densidad de Tenebrionidae en los distintos tipos de paisaje según el método de Intervalos de Confianza, Enero 2002. Entre paréntesis cuadrados se muestran los intervalos de confianza estimados para cada tipo de paisaje. n.s.: diferencias no significativas, \*: intervalos no se superponen por lo tanto son diferentes.

	Control	55% - 6 m	55% - 2 m	84% - 6 m	84% - 2 m
	[0,13 – 0,33]	[0,08 – 0,32]	[0,38 – 0,90]	[0,50 – 1,06]	[0,20 – 0,64]
Control		n.s.	*	*	n.s.
55% - 6 m			*	*	n.s.
55% - 2 m				n.s.	n.s.
84% - 6 m					n.s.

**Tabla 12:** Comparación de los promedios de densidad de Elateridae en los distintos tipos de paisaje según el método de Intervalos de Confianza, Enero 2002. Entre paréntesis cuadrados se muestran los intervalos de confianza estimados para cada tipo de paisaje. n.s.: diferencias no significativas, \*: intervalos no se superponen por lo tanto son diferentes.

	Control	55% - 6 m	55% - 2 m	84% - 6 m	84% - 2 m
	[0,03 - 0,27]	[0,09 – 0,29]	[0,21 – 0,57]	[0,16 – 0,40]	[-0,04 – 0,24]
Control		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
55% - 6 m			n.s.	n.s.	n.s.
55% - 2 m				n.s.	n.s.
84% - 6 m					n.s.



**Figura 10.** Densidad de Carabidae (N° de individuos/trampa) en paisajes con distinta configuración espacial. Enero 2002.

**Tabla 13:** Comparación de los promedios de densidad de Carabidae en los distintos tipos de paisaje según el método de Intervalos de Confianza, Enero 2002. Entre paréntesis cuadrados se muestran los intervalos de confianza estimados para cada tipo de paisaje. n.s.: diferencias no significativas, \*: intervalos no se superponen por lo tanto son diferentes.

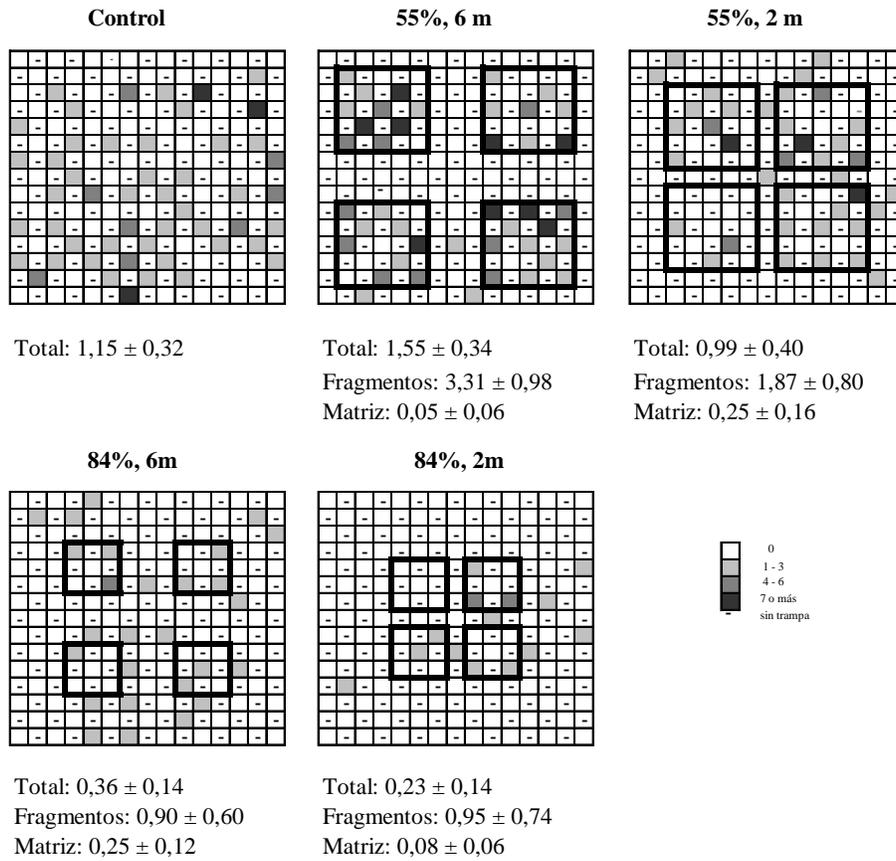
	Control	55% - 6 m	55% - 2 m	84% - 6 m	84% - 2 m
	[0,57 - 0,97]	[0,12 - 0,40]	[0,18 - 0,46]	[0,18 - 0,38]	[0,09 - 0,25]
Control		*	*	*	*
55% - 6 m			n.s.	n.s.	n.s.
55% - 2 m				n.s.	n.s.
84% - 6 m					n.s.

**Tabla 14:** Comparación de los promedios de densidad de Carabidae entre fragmentos y matriz en los distintos tipos de paisaje según el método de Intervalos de Confianza, Enero 2002. Entre paréntesis cuadrado se muestran los intervalos de confianza estimados para fragmentos y matriz. n.s.: diferencias no significativas, \*: intervalos no se superponen por lo tanto son diferentes.

	55% - 6 m	55% - 2 m	84% - 6 m	84% - 2 m
Fragmento	[0,22 - 0,74]	[0,18 - 0,70]	[0,01 - 0,49]	[0,02 - 0,38]
Matriz	[-0,07 - 0,21]	[0,07 - 0,35]	[0,19 - 0,39]	[-0,16 - 0,20]
	*	n.s.	n.s.	n.s.

En Abril se capturaron 484 coleópteros. Su densidad fue mayor en el control y en los paisajes 55% - 6 m y 55% - 2 m, comparado con los paisajes 84% - 6 m y 84% - 2 m (Fig. 11, Tabla 15).

En esta fecha, los coleópteros colectados fueron casi exclusivamente Carabidae (99,4% del total de coleópteros capturados). Estos fueron diez veces más densos en los fragmentos que en la matriz ( $2,13 \pm 0,5$  vs.  $0,16 \pm 0,06$ ). Esta diferencia de densidad entre fragmento y matriz también se observa al interior de cada uno de los paisajes, con excepción del paisaje 84% - 6 m. Nótese que en los fragmentos de ambos paisajes con 55% de pérdida de hábitat se concentran celdas con mayores densidades de coleópteros, con más de 7 individuos/trampa (Fig. 11, Tabla 16).



**Figura 11:** Densidad de Carabidae (N° de individuos/trampa) en paisajes con distinta configuración espacial. Abril 2002.

**Tabla 15:** Comparación de los promedios de densidad de coleópteros en los distintos tipos de paisaje según el método de Intervalos de Confianza, Abril 2002. Entre paréntesis cuadrados se muestran los intervalos de confianza estimados para cada tipo de paisaje. n.s.: diferencias no significativas, \*: intervalos no se superponen por lo tanto son diferentes.

	Control	55% - 6 m	55% - 2 m	84% - 6 m	84% - 2 m
	[0,83 - 1,47]	[1,01 - 2,09]	[0,59 - 1,39]	[0,22 - 0,50]	[0,09 - 0,37]
Control		n.s.	n.s.	*	*
55% - 6 m			n.s.	*	*
55% - 2 m				*	*
84% - 6 m					n.s.

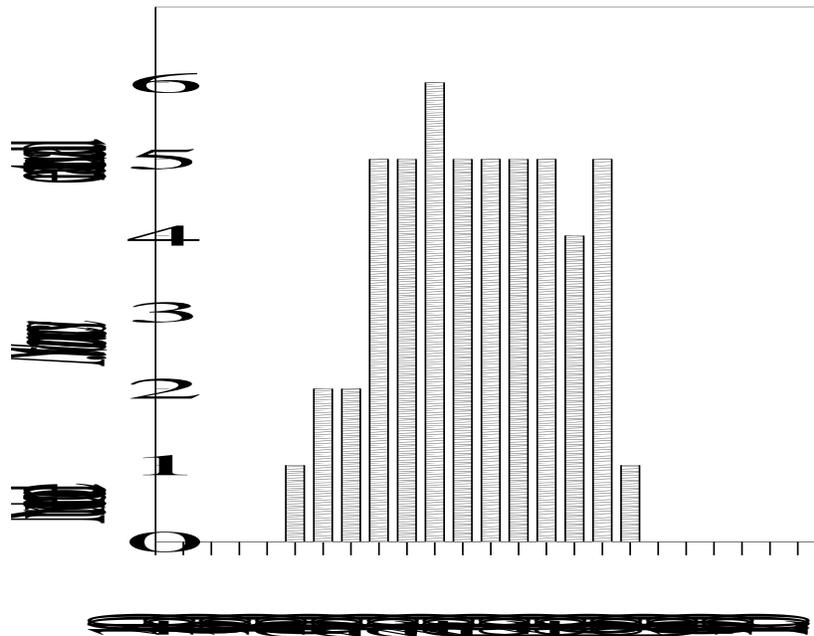
**Tabla 16:** Comparación de los promedios de densidad de coleópteros entre fragmentos y matriz en los distintos tipos de paisaje según el método de Intervalos de Confianza, Abril 2002. Entre paréntesis cuadrado se muestran los intervalos de confianza estimados para fragmentos y matriz. n.s.: diferencias no significativas, \*: intervalos no se superponen por lo tanto son diferentes.

	55% - 6 m	55% - 2 m	84% - 6 m	84% - 2 m
Fragmento	[2,33 - 4,29]	[1,07 - 2,67]	[0,30 - 1,50]	[0,21 - 1,69]
Matriz	[-0,01 - 0,11]	[0,09 - 0,41]	[0,13 - 0,37]	[0,02 - 0,14]
	*	*	n.s.	*

## 5) Efecto de la fragmentación, pérdida de hábitat y aislamiento sobre la dispersión de *Nycterinus thoraxicus*.

### a) Actividad circadiana.

Los seis individuos no presentaron actividad entre las 14:00 y 17:00 hrs, permaneciendo enterrados en la viruta. A las 18:00 hrs, cuando comenzó a oscurecer, se observó un individuo en actividad, llegando a un máximo de seis individuos activos a las 23:00 hrs. A las 5:00 hrs del día siguiente permanecían activos cinco individuos, tras lo cual se observó un abrupto descenso en la actividad manteniéndose un individuo activo a las 6:00 hrs. A partir de las 7:00 hrs, en que ya comienza a amanecer, no se encontró ningún individuo en movimiento hasta finalizada la observación a las 13:00 hrs (Fig. 12)



**Figura 12:** Actividad circadiana de seis *N. thoraxicus*, entre las 14:00 hrs del 9 de Mayo del 2002 hasta las 13:00 hrs del día siguiente.

## **b) Porcentaje de recapturas**

En Diciembre, de un total de 225 *N. thoraxicus* liberados no se recapturó ningún individuo. En Enero, de 1000 individuos liberados se recapturaron 34 (3,4%). El mayor porcentaje de recapturas ocurrió en el control y en el paisaje 55% - 2 m; y el menor se obtuvo en el 84 % - 6 m. Sin embargo, estas diferencias no fueron estadísticamente significativas (Tabla 17).

De los 34 individuos recapturados, el 73,5% se recapturó en los fragmentos (incluido el control) y sólo el 26,5% se recapturó en la matriz. Al no considerar los individuos recapturados en el control ( $n = 9$ ), el porcentaje de recapturas en los fragmentos y en la matriz fue de 64% y 36%, respectivamente. Todos los individuos fueron recapturados en un lugar diferente al punto de liberación. En los paisajes fragmentados, el 32% migró desde la matriz a los fragmentos y sólo el 4% lo hizo desde los fragmentos hacia la matriz. El 64% restante migró dentro de un mismo tipo de hábitat, con el 32% de matriz a matriz y un 32% de fragmento a fragmento, pudiendo ser el mismo fragmento u otro dentro del mismo paisaje. Esto último se refleja en que cuatro individuos se movieron entre fragmentos en el paisaje 55% - 2 m y otros dos individuos se movieron entre fragmentos en el paisaje 55% - 6 m. Sin embargo, los porcentajes de individuos migrando entre distintos tipos de hábitats o dentro de un mismo tipo de hábitat no difirieron significativamente (Tabla 18).

En Abril se recapturaron sólo ocho de los 1000 individuos liberados (0,8%). El mayor porcentaje de recapturas ocurrió en el paisaje 55% - 6 m, seguido por el control, en cada uno de los otros paisajes sólo se obtuvo un 12,5% de recapturas (Tabla 17). El 62,5% de los individuos se recapturó en la matriz y solo el 37,5% en los fragmentos (considerando el control). Al no incluir los individuos recapturados en el control ( $n = 2$ ), el porcentaje de recapturas en la matriz y en los fragmentos fue de 83,3% y 16,7%, respectivamente. En los paisajes fragmentados, un 17% migró desde la matriz a los fragmentos y el mismo porcentaje migró desde los fragmentos a la matriz. El 66% restante migró dentro de la matriz. No hubo individuos que se movieran de fragmento a fragmento en alguno de los paisajes. Estos porcentajes no difirieron estadísticamente (Tabla 18).

**Tabla 17:** Porcentaje de *N. thoraxicus* adultos recapturados según la configuración espacial del paisaje, Enero y Abril 2002.

Recapturas (%)							
	control	55% - 6 m	55% - 2 m	84% - 6 m	84% - 2 m	$\chi^2$	<i>P</i>
<b>Enero</b>	26,5	20,5	26,5	8,8	17,7	3,64	0,46
<b>Abril</b>	25,0	37,5	12,5	12,5	12,5	2,00	0,74

**Tabla 18:** Porcentaje de *N. thoraxicus* que migró desde la matriz hacia un fragmento, desde un fragmento hacia la matriz, de matriz a matriz, y de fragmento a fragmento. En este análisis sólo se consideraron las recapturas de individuos que se movieron desde el lugar de la liberación, excluyendo los recapturados en el control.

Tipo de movimiento y recapturas (%)						
	Matriz	Fragmento	Matriz	Fragmento	$\chi^2$	<i>P</i>
	a	a	a	a		
	Fragmento	Matriz	Matriz	Fragmento		
<b>Enero</b> (n = 25)	32	4	32	32	5,88	0,12
<b>Abril</b> (n = 6)	17	17	66	0	6,00	0,11

## DISCUSION

Los coleópteros pertenecen al orden con mayor número de especies de insectos, encontrándose en diversos ambientes terrestres y acuáticos de agua dulce. Se les encuentra principalmente asociados a la vegetación, bajo piedras, bajo la corteza de árboles, en materia orgánica en descomposición, excrementos de animales y productos almacenados de diverso origen (González, 1989; Artigas, 1994). Esta gran diversidad taxonómica y funcional se vió reflejada en este experimento donde se encontraron, en total, 62 especies de coleópteros pertenecientes a 15 familias, cuyas categorías tróficas incluyeron las de herbívoros, depredadores y saprófagos, confirmando a la alfalfa como un cultivo que se le asocia una alta diversidad de insectos (Hossain *et al.*, 2002). La mayor abundancia de coleópteros se registró en Enero del 2002 y la menor en Noviembre del 2001, en tanto que la riqueza, por trampa y por paisaje, siguió un patrón similar con los mayores valores en Enero del 2002. Esta mayor abundancia y riqueza de coleópteros en la época estival es esperable, pues en esta época los coleópteros han salido de su estado de diapausa y las larvas empiezan a eclosionar (Artigas, 1994). La abundancia de las distintas familias de coleópteros también varió a través del tiempo. En Noviembre la familia más abundante fue Staphylinidae, en Diciembre y Enero Anthicidae, en cambio en Febrero fue Coccinellidae. Las fluctuaciones en las abundancias de las distintas familias de coleópteros en el tiempo, probablemente se debe a las diferencias en la biología de las especies que las componen, como época reproductiva, largo del ciclo de vida u otras, en función de las condiciones ambientales. Es así como, por ejemplo, la eclosión de los huevos de coccinélidos está regulada por la temperatura y humedad ambiente (Etchégaray y Barrios, 1979; Etchégaray 1982). Otro ejemplo es *Pterostichus melanarius*, un carábido muy común en los campos agrícolas del centro de Europa, que presenta una mayor actividad reproductiva en épocas menos cálidas, hacia fines del verano y gran parte del otoño (Fournier y Loreau, 2002). Todo lo anterior refleja que el cultivo de alfalfa tiene un ensamble de insectos abundante, diverso y muy dinámico en el tiempo (González, 1989; Prado, 1991; Artigas, 1994; Hossain *et al.*, 2002; Zaviezo *et al.*, 2003).

En este trabajo se esperaba que la mayor abundancia y riqueza de coleópteros epigeos, se presentara tanto en el control como en los paisajes con menor pérdida de hábitat

(i.e., fragmentos de mayor tamaño) y un menor aislamiento. Sin embargo, en general la abundancia y riqueza de coleópteros no presentó diferencias significativas entre los paisajes fragmentados, ni entre éstos y el control para las cuatro fechas de muestreo. Esto concuerda, en parte, con un estudio sobre carábidos en bosques del sur de Australia, en donde la riqueza de especies y en algunos casos la abundancia, es similar en los remanentes de diferente tamaño comparados con el bosque continuo (Davies y Margules, 1998). No obstante, esto es contrario a la tendencia general en que la abundancia y riqueza de insectos disminuye con el tamaño del fragmento y un mayor aislamiento (Klein, 1989; Collinge, 1996; González *et al.*, 1998; Gibbs y Stanton, 2001; Hunter, 2002). Otros trabajos muestran que ciertas especies de coleópteros y hormigas asociados a bosques tropicales y otras especies de insectos asociados a ecosistemas templados, aumentan su abundancia y riqueza en la medida que disminuye el tamaño del fragmento y crece su aislamiento (Didham, 1997b, Collinge y Forman, 1998; Gibbs y Stanton, 2001; Tschardtke *et al.*, 2002).

El análisis global de las respuestas de todos los coleópteros en conjunto podría haber estado enmascarando las respuestas de los diferentes grupos. Sin embargo, el análisis a nivel de familias en los muestreos mensuales indica que, ninguna de ellas fue significativamente más abundante en alguno de los paisajes en las diferentes fechas de muestreo. No obstante, en los muestreos intensivos, la familia Carabidae presentó una mayor densidad en el control (Enero del 2002) o en el control y los paisajes con 55% de pérdida de hábitat (Abril del 2002), respecto a los paisajes con 84% de pérdida de hábitat independientemente de la distancia entre fragmentos, lo que concuerda con lo esperado al inicio de este estudio, en que a mayor pérdida de hábitat menor abundancia, aunque no fue relevante el grado de aislamiento. De esta forma, pareciera ser que la respuesta a la configuración espacial del paisaje depende del organismo en estudio, teniendo en cuenta que lo que para el experimentador puede ser relevante como configuración del paisaje, para las especies que habitan el paisaje puede no serlo (Doak, 2000).

Para evaluar cómo el tipo de hábitat afectaba a los coleópteros, se compararon sus abundancias y riqueza de especies en los fragmentos y matriz de los distintos paisajes, descartando en este análisis los paisajes controles. Se esperaba que, como consecuencia de la fragmentación, pérdida de hábitat y aislamiento, los fragmentos que se generaran constituyeran el único hábitat disponible, con condiciones bióticas y abióticas adecuadas

para la sobrevivencia y reproducción de los individuos. Luego de la fragmentación, los coleópteros sobrevivientes en la nueva matriz inmigrarían hacia los fragmentos y se concentrarían allí, particularmente ciertas especies que no fueran capaces de utilizar una matriz parcial o totalmente inhóspita. Lo anterior habría resultado en mayores densidades poblacionales y una mayor riqueza de especies en los fragmentos (Saunders *et al.*, 1991; Noss y Csuti, 1994). Sin embargo, la mayor parte de las familias no utilizaron en forma diferente los fragmentos y la matriz y de hecho ninguna familia o especie fue exclusiva de los fragmentos o de la matriz. Por otra parte, contrario a lo esperado, la riqueza de especies y la abundancia de coleópteros, en particular de las familias Anthicidae, Elateridae y Tenebrionidae, evaluadas, ya sea en los muestreos mensuales o en los intensivos, fue generalmente mayor en la matriz. Esta mayor abundancia y riqueza en la matriz, sin embargo, no logró reflejarse en una mayor abundancia o riqueza en los paisajes con mayor pérdida de hábitat, donde la matriz ocupaba la mayor parte del área. Solamente Carabidae, una familia de insectos depredadores, respondió en concordancia a lo esperado desarrollando, tanto en Enero como en Abril, densidades entre dos y 13 veces mayores en los fragmentos que en la matriz, aunque esto fue sólo observado en los muestreos intensivos. Respuestas similares se han observado en otros grupos de coleópteros depredadores, los que son más abundantes en la alfalfa no segada que segada (Hossain *et al.*, 2002). Esto podría ser muy relevante desde el punto de vista del manejo de plagas. A pesar de que la alfalfa es un cultivo en el que existe una gran diversidad de insectos, generalmente no se hacen aplicaciones de productos fitosanitarios, ya que básicamente no existen plagas consideradas primarias (*sensu* González, 1989). La ausencia de estas plagas, en parte, podría estar dada por la presencia permanente de depredadores en este cultivo.

La similitud en la abundancia de coleópteros epigeos entre hábitats o incluso la eventual mayor riqueza de especies o abundancia de coleópteros en la matriz que en los fragmentos, podría deberse a que en este experimento la matriz estuvo conformada por una cubierta vegetal de alfalfa, la que se mantuvo segada con una altura cercana a los 10 cm. En este caso la matriz no habría sido un hábitat inhóspito para los coleópteros epigeos, como es el mar que rodea a las islas oceánicas o como podría haber sido una matriz compuesta por suelo desnudo (Teoría de biogeografía de islas, MacArthur y Wilson, 1967). De hecho, una de las principales críticas que se hace al uso de la Teoría de biogeografía de

islas en estudios de fragmentación en ambientes terrestres, es que los fragmentos no son realmente islas y están insertos en un paisaje que interactúa con ellos. Por lo tanto, en este caso, la matriz juega un rol importante en las dinámicas poblacionales, ya que es un hábitat que también es utilizado por los diferentes organismos (Wiens, 1994; Ricketts, 2001; Cook *et al.*, 2002). El uso preferencial de la alfalfa segada por parte de insectos, ha sido demostrado anteriormente en un cultivo experimental de esta especie de planta en Australia, en el cual ciertos artrópodos se movilizan hacia la alfalfa recientemente segada y en activo crecimiento ya que esta representaría un recurso mucho más atractivo, en términos de calidad que la alfalfa sin cosechar, la que podría presentar diferentes grados de senescencia y una menor calidad o cantidad de recursos (Hossain *et al.*, 2002). Como fuera mencionado anteriormente esto no ocurriría con los depredadores quienes permanecerían en la alfalfa no segada probablemente por una mayor dependencia de las condiciones abióticas que imperan allí (e.g., mayor humedad, menores fluctuaciones térmicas).

Una explicación alternativa a la mayor abundancia y riqueza de coleópteros en la matriz, se basa en el funcionamiento de las trampas Barber, que además de ser la herramienta más utilizada para medir la densidad poblacional, mide también la actividad de los insectos epigeos. Esta actividad puede estar determinada, en parte, por el tipo de sustrato. En sustratos más lisos, como podría ser la matriz de alfalfa segada, los insectos tienden a moverse más rápido y linealmente que en un sustrato estructuralmente más complejo, como lo serían los fragmentos de alfalfa no segada. Por ello, en la matriz existiría una mayor probabilidad de que los coleópteros intercepten una trampa que en los fragmentos. Así por ejemplo, el movimiento de *Eleodes* spp. (Coleoptera: Tenebrionidae) es afectado por la estructura de la vegetación, moviéndose a mayor distancia sobre sustratos con vegetación de poca altura que en áreas cubiertas por una vegetación enmarañada o de mayor altura (Crist *et al.*, 1992; Crist y Wiens, 1995). Por lo tanto, la estimación de la densidad por parte de trampas Barber podría introducir un potencial sesgo en el muestreo, subestimando la abundancia de coleópteros dentro de los fragmentos y, por el contrario, sobrestimando la abundancia de coleópteros en la matriz (Southwood, 1978; McEwen, 1997).

Este mayor movimiento de los coleópteros en la matriz podría explicar la mayor abundancia de coleópteros en este tipo de hábitat en el paisaje 55% - 2 m o la tendencia similar en los paisajes 84% - 2 m y 84% - 6 m, en Enero del 2002 (véase Fig. 3). En este

estudio, todas las trampas dispuestas en la matriz se ubicaron entre los fragmentos, por lo tanto, parte de los individuos colectados en estas trampas pudo haber sido el reflejo del movimiento de individuos entre fragmentos. Se ha demostrado que cuando los fragmentos están más cercanos existe un mayor intercambio de coleópteros entre fragmentos que cuando éstos están más alejados (M. Ríos, 2003<sup>1</sup>). Por otra parte, fragmentos más pequeños, como los resultantes en los paisajes con 84% de pérdida de hábitat, facilitan la emigración de insectos debido a su mayor relación perímetro/área en relación a fragmentos más grandes (Grez y Prado, 2000). De esta forma, la menor distancia entre fragmentos o el menor tamaño de ellos en estos tres tipos de paisajes podría haber incrementado el movimiento entre fragmentos y, a su vez, incrementado la probabilidad de capturas en las trampas de la matriz, usando los coleópteros este hábitat sólo como un lugar de tránsito (Summerville y Crist, 2001).

En este trabajo se utilizaron dos métodos para evaluar la abundancia de coleópteros en los distintos paisajes experimentales: un muestreo con ocho trampas en cada una de las tres réplicas de cada paisaje, y un segundo muestreo de carácter intensivo en que se muestreó a través de 113 trampas gran parte de cada uno de los paisajes pero de un sólo bloque (i.e., sin replicar). En general, ambos métodos coincidieron en sus resultados, salvo el efecto negativo de la pérdida de hábitat sobre carábidos, el que fue solamente detectado mediante el muestreo intensivo. Este último resultado sugiere que aumentar el número de trampas por paisaje o el número de réplicas de los distintos paisajes puede incrementar la probabilidad estadística de detectar efectos significativos. Sin embargo muestreos intensivos, como el reportado en este estudio, muchas veces no son posibles de replicar por un motivo de logística, por lo tanto implementar un método intermedio que capture los beneficios de ambos métodos sería lo más aconsejable.

Uno de los mecanismos que explican los patrones de abundancia en ambientes fragmentados es la dispersión de los organismos. Si este es un mecanismo importante, entonces, en estudios de marcaje y recaptura debería ocurrir una menor recaptura de estos

1- **Ríos, M.** 2003. Efectos de la fragmentación y aislamiento diferencial de la vegetación sobre la dispersión de *Eriopis connexa* (Germar 1824) (Coleoptera: Coccinellidae) asociados a alfalfa. Memoria de título en curso. Santiago, Chile. U. Chile, Fac. Cs. Veterinarias y Pecuarias, Depto. Ciencias Biológicas Animales.

individuos en aquellos paisajes o hábitats donde ellos son menos abundantes. En este trabajo, estudiamos la conducta de dispersión del tenebriónido *N. thoraxicus*. Se demostró que esta especie es de hábito nocturno, contrario a lo descrito para los tenebrionidos en general. Desafortunadamente, a pesar de que esta especie había sido colectada en otros cultivos de alfalfa anteriormente, por lo cual se decidió utilizarla como modelo de estudio, en este trabajo ella rara vez fue colectada en nuestros paisajes experimentales. De hecho, las bajas recapturas de estos tenebriónidos (0,8 a 3,4%) sugieren que la mayor parte de los individuos liberados habrían abandonado estos paisajes. Además, estas bajas recapturas, fueron una limitante para evaluar el movimiento entre fragmentos, si bien cuatro de los seis individuos que se movieron, lo hicieron entre fragmentos mas cercanos, este número de recapturas no sería suficiente para apoyar la predicción original. Por lo anterior, los resultados de los experimentos de marcaje y recaptura deben ser tomados con cautela para explicar los patrones de abundancias mostrados por los coleópteros encontrados en este estudio, por cuanto pueden no reflejar las conductas de dispersión propias de otros grupos de coleópteros. Se podría pensar que esta especie podría haber reflejado los patrones de abundancia de grupos afines, como las otras especies de tenebriónidos capturados. Sin embargo, esto no ocurrió. Por ejemplo en Enero, en aquellas situaciones donde los tenebriónidos fueron más abundantes (i.e., matriz) fue donde se obtuvo el menor porcentaje de recapturas de *N. thoraxicus*. Por otra parte, al coleccionar estos tenebriónidos para su marcaje, muy frecuentemente se encontraban asociados a carábidos, principalmente del género *Pterostichus*, insectos muy similares en forma, color y tamaño a *N. thoraxicus* (e.g., aunque los tenebriónidos son herbívoros y los carábidos principalmente depredadores), por lo tanto los resultados de los experimentos de marcaje y recaptura podrían haber reflejado los patrones de abundancia de carábidos. Sin embargo, sólo ocasionalmente esto ocurrió. Por ejemplo, en Enero hubo una mayor recaptura de *N. thoraxicus* en los fragmentos, coincidiendo con la mayor abundancia de carábidos allí, pero en Abril estos tenebriónidos fueron más recapturados en la matriz, pero los carábidos fueron muchísimo más abundantes en los fragmentos. Por lo tanto, no sería aconsejable en estudios futuros de dispersión de coleópteros epigeos en alfalfa, utilizar a *N. thoraxicus* como modelo de estudio. En reemplazo de esta especie se sugiere utilizar algunas de las especies de carábidos, las que en este estudio fueron muy abundantes, frecuentes y mostraron ser afectadas por la pérdida de

hábitat.

Por lo anteriormente expuesto, contrario a las predicciones originales, en este estudio la mayor parte de las familias de coleópteros, salvo carábidos, no habrían respondido a los paisajes con distintas combinaciones de pérdida de hábitat y aislamiento en forma distinta al control. Probablemente éstos fueron percibidos como paisajes relativamente homogéneos, con diferentes combinaciones de altura de la alfalfa. A pesar de que algunos grupos fueron capturados más frecuentemente en la matriz de alfalfa segada, esto no sería suficiente para manifestar cambios en las abundancias entre paisajes. Esto muy probablemente se debió al tipo de matriz generada, la cual resultó no ser hostil para la mayoría de la fauna de coleópteros. Por tanto, y a la luz de estos resultados, para entender de mejor manera cual es el efecto de la fragmentación, pérdida de hábitat y aislamiento sobre la abundancia y riqueza de especies de coleópteros en paisajes fragmentados, se hace necesario en investigaciones futuras generar una pérdida más drástica de la cobertura vegetal de la alfalfa en la matriz (e.g., dejando un suelo desnudo).

En consecuencia, y bajo las condiciones de este diseño experimental, los efectos de la fragmentación, pérdida de hábitat y aislamiento no son necesariamente negativos, ya que podrían depender de las condiciones generales del hábitat luego de la fragmentación, y del uso del mismo por parte de los organismos.

## CONCLUSIONES

- La gran diversidad taxonómica y funcional de coleópteros confirma a la alfalfa como un cultivo al que se le asocia una alta diversidad de insectos.
- La mayor abundancia y riqueza de especies de coleópteros coincidió con el inicio del verano.
- La abundancia de las distintas familias de coleópteros varió a través del tiempo. En Noviembre la familia más abundante fue Staphylinidae, en Diciembre y Enero Anthicidae y en Febrero lo fue Coccinellidae.
- En general la abundancia y riqueza de coleópteros no presentó diferencias significativas entre los paisajes fragmentados, ni entre éstos y el control.
- A nivel de familia, sólo Carabidae fue afectada negativamente por la pérdida de hábitat aunque no por el aislamiento entre fragmentos.
- La mayor parte de las familias no diferenciaron entre fragmentos y matriz. Contrario a lo esperado, la riqueza de especies y la abundancia de coleópteros, en particular de las familias Anthicidae, Elateridae y Tenebrionidae, fue generalmente mayor en la matriz.
- Los tres puntos anteriores sugieren que la matriz generada resultó no ser hostil para la mayoría de la fauna de coleópteros. Investigaciones futuras debieran considerar una pérdida más drástica de la cobertura vegetal en la matriz (e.g., suelo desnudo).
- Se sugiere aumentar el número de trampas por paisaje o el número de réplicas de los distintos paisajes para tener una mayor probabilidad estadística de detectar efectos significativos.
- Los resultados de los experimentos de marcaje y recaptura de *N. thoraxicus* no reflejan las conductas de dispersión propias de otros grupos de coleópteros. Se sugiere usar otra especie de coleóptero para estudios futuros.
- La fragmentación, pérdida de hábitat y aislamiento entre fragmentos puede no tener efectos negativos sobre la biota, dependiendo del tipo de mosaico de hábitat resultante y del uso de estos hábitat por parte de los organismos.

## REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- **ANDRÉN, H.** 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71:355-366.
- **ARTIGAS, J. N.** 1994. Entomología económica: insectos de interés agrícola, forestal, médico y veterinario. Ediciones Universidad de Concepción. Concepción, Chile. 2 v.
- **BROWN, J.H.; KODRIC-BROWN, A.** 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* 58:445-449.
- **BUSTAMANTE, R.; GREZ, A.A.** 1995. Consecuencias ecológicas de la fragmentación de los bosques nativos. *Ambiente y Desarrollo* 11:58-63.
- **COLLINGE, S.K.** 1996. Ecological consequences of habitat fragmentation: implications for landscape architecture and planning. *Landscape and Urban Planning* 36:59-77.
- **COLLINGE, S.K.** 2000. Effects of grassland fragmentation on insect species loss, colonization, and movement patterns. *Ecology* 81:2211-2226.
- **COLLINGE, S.K.; FORMAN, R.T.T.** 1998. A conceptual model of land conversion processes: predictions and evidence from a microlandscape experiment with grassland insects. *Oikos* 82:66-84.
- **COOK, W.M.; LANE, K.T.; FOSTER, B.L.; HOLT, R.D.** 2002. Island theory, matrix effects and species richness patterns in habitat fragments. *Ecology Letters* 5:619-623.
- **CRIST, T.O.; GUERTIN, D.S.; WIENS, J.A.; MILNE, V.T.** 1992. Animal movement in heterogeneous landscape: an experiment with *Eleodes* beetles in shortgrass prairie. *Functional Ecology* 6:536-544.
- **CRIST, T.O.; WIENS, J.A.** 1995. Individual movements and estimation of population size in darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae). *Journal of Animal Ecology* 64:733-746.
- **DAVIES, K.F.; MARGULES, C.R.** 1998. Effects of habitat fragmentation on carabid beetles: experimental evidence. *Journal of Animal Ecology* 67:460-471.
- **DIAMOND, J.** 1986. Overview: laboratory experiment, field experiment and natural experiment. **In:** Diamond, J.; Case T.J. (eds.). *Community, Ecology*. Harper and Row. New York, U.S.A. pp. 3-22.

- **DIDHAM, R.K.** 1997a. An overview of invertebrate responses to forest fragmentation. **In:** Watt, A.D.; Stork, N.E.; Hunter, M.D. (eds.). Forests and insects. Chapman & Hall. London, U.K. pp. 303-320.
- **DIDHAM, R.K.** 1997b. The influence of edge effects and forest fragmentation on leaf litter invertebrates in Central Amazonia. **In:** Laurence, W.F.; Bierregaard, R.O. (eds.). Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities. University of Chicago Press. Chicago, U.S.A. pp. 55-70.
- **DIDHAM, R.K.; GHAZOUL, J.; STORK, N.E.; DAVIS, A.J.** 1996. Insect in fragmented habitats. *Trends in Ecology and Evolution* 11:255-260.
- **DOAK, P.** 2000. Population consequences of restricted dispersal for an insect herbivore in a subdivided habitat. *Ecology* 81:1828-1841.
- **DOOLEY, J.L., JR.; BOWERS, M.A.** 1998. Demographic responses to habitat fragmentation: experimental tests at the landscape and patch scale. *Ecology* 79:969-980.
- **ETCHÉGARAY, J.** 1982. Variación temporal de los estados de desarrollo de *Eriopsis connexa* (Germar) (Coccinellidae) en Chile central. *Ambientes Terrestres* 6:3-8.
- **ETCHÉGARAY, J; BARRIOS, S.** 1979. Ciclo de vida de *Eriopsis connexa* (Germar, 1824) (Coleoptera: Coccinellidae). *Anales del Museo de Historia Natural (Valparaíso)* 12:185-190.
- **FAHRIG, L.** 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on species extinction. *Journal of Wildlife Management* 61:603-610.
- **FAHRIG, L.; GREZ, A.A.** 1996. Population spatial structure, human-caused landscape changes and species survival. *Revista Chilena de Historia Natural* 69:5-13.
- **FAHRIG, L; JONSEN, I.** 1998. Effect of habitat patch characteristics on abundance and diversity of insects in an agricultural landscape. *Ecosystems* 1:197-205.
- **FOURNIER, E.; LOREAU, M.** 2002. Foraging activity of the carabid beetle *Pterostichus melanarius* H11. in field margin habitats. *Agricultural Ecosystems & Environment* 89:253-259.
- **GIBBS, J. P.; STANTON, E. J.** 2001. Habitat fragmentation and arthropod community change: carrion beetles, phoretic mites, and flies. *Ecological Applications* 11:79-85.
- **GOLDEN, D.M.; CRIST, T.O.** 2000. Experimental effects of habitat fragmentation on rove beetles and ants: patch area or edge? *Oikos* 90:525-538.

- **GONZÁLEZ, A.; LAWTON, L.H.; GILBERT, F.S.; BLACKBURN, T.M.; EVANS-FREKE, L.** 1998. Metapopulation dynamics, abundance and distribution in a microecosystem. *Science* 281:2045-2047.
- **GONZÁLEZ, R.H.** 1989. Insectos y ácaros de importancia agrícola cuarentenaria en Chile. Universidad de Chile. Santiago, Chile. 310 p.
- **GREZ, A.A.** 1997. Effect of habitat subdivision on the population dynamics of herbivorous and predatory insects in central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 70:481-490.
- **GREZ, A.A.; PRADO, E.** 2000. Effect of plant patch shape and surrounding vegetation on the dynamics of predatory coccinellids and their prey *Brevicoryne brassicae* (Hemiptera: Aphididae). *Environmental Entomology* 29:1244-250.
- **GREZ, A.A.; VILLAGRÁN P.** 2000. Effect of structural heterogeneity of a laboratory arena on the movement patterns of adult *Eriopsis conexa* and *Hippodamia variegata*. *Environmental Entomology* 17:563-566.
- **HOSSAIN, Z.; GURR, G.M.; WRATTEN, S.D.; RAMAN, A.** 2002. Habitat manipulation in lucerne *Medicago sativa*: arthropod population dynamics in harvested and “refuge” crop strips. *Journal of Applied Ecology* 39:445-454.
- **HUNTER, M.D.** 2002. Landscape structure, habitat fragmentation, and the ecology of insects. *Agricultural and Forest Entomology* 4:159-166.
- **JOHNSON, A.R.; WIENS, J.A.; MILNE B.T.; CRIST, T.O.** 1992. Animal movements and population dynamics in heterogeneous landscape. *Landscape Ecology* 1:63-75.
- **KAREIVA, P.** 1987. Habitat fragmentation and the stability of predator-prey interactions. *Nature* 326:388-390.
- **KLEIN, B.C.** 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central amazonia. *Ecology* 70:1715-1725.
- **KRUESS, A.; TSCHARNTKE, T.** 1994. Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science* 264:1581-1584.
- **KRUESS, A.; TSCHARNTKE, T.** 2000. Species richness and parasitism in a fragmented landscape: experiments and field studies with insects on *Vicia sepium*. *Oecologia* 122:129-137.
- **LAWRENCE, J. F.; BRITTON, E.B.** 1991. Coleoptera. **In:** Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation (eds.). *The insects of Australia*. Melbourne University Press. Carlton, Australia. pp: 543-683.

- **MACARTHUR, R.H.; WILSON, E.O.** 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press. New Jersey, U.S.A. 192 p.
- **MADER, H.J.; SCHELL, C; KORNACKER,P.** 1990. Linear barriers to arthropod movements in the landscape. *Biological Conservation* 54:209-222.
- **MATTER, S.F.** 1996. Interpatch movement of the red milkweed beetle, *Tetraopes tetraophthalmus*: individual responses to patch size and isolation. *Oecologia* 105:447-453.
- **MATTER, S.F.** 1997. Population density and area: the role of between- and within-patch processes. *Oecologia* 110:533-538.
- **MCEWEN, P.** 1997. Sampling, handling and rearing insects. **In:** Dent, D.R.; Walton, M.P (eds.). *Methods in Ecological and Agricultural Entomology*. CAB International. pp. 5-26.
- **MCGARIGAL, K.; CUSHMAN, S.A.** 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications* 2:335-345.
- **MCINTYRE, N.E.; WIENS, J.A.** 1999. How does habitat patch size affect animal movement? An experiment with darkling beetles. *Ecology* 80:2261-2270.
- **MURCIA, C.** 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10:58-62.
- **NOSS, R.F.; CSUTI, B.** 1994. Habitat fragmentation. **In:** Meffe, G.K.; Carroll, C.R. (eds). *Principles of Conservation Biology*. Sinauer Associates. Sunderland, U.S.A. pp: 237-264.
- **PRADO, E.** 1991. Artrópodos y sus enemigos naturales asociados a plantas cultivadas en Chile. *Bol. Técnico* 169. Instituto de Investigaciones Agropecuarias (Chile). 207 p.
- **RICKETTS, T.H.** 2001. The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *The American Naturalist* 158:87-99.
- **ROBINSON, G.R.; HOLT, R.; GAINES, M.S.; HAMBURG, S.P.; JOHNSON, M.L; FITCH, H.S.; MARTINKO, E.A.** 1992. Diverse and contrasting effects of habitat fragmentation. *Science* 257:524 -526.
- **SAUNDERS, D.A.; HOBBS, R.J.; MARGULES, C.R.** 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation. *Conservation Biology* 5:18-32.

- **SOUTHWOOD, T.R.E.** 1978. *Ecological Methods*. 2a ed. Chapman & Hall. London, U.K. 523 p.
- **STATSOFT.** 2000. *Statistica*. Vol. 1: General conventions and statistics. Statsoft, Tulsa.
- **SUMMERVILLE, K.S.; CRIST, T.O.** 2001. Effect of experimental fragmentation on patch use by butterfly and skippers (Lepidoptera). *Ecology* 85:1360-1370.
- **TRAVIS, J.M.J.; DYTHAM, C.** 1999. Habitat persistence, habitat availability and the evolution of dispersal. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 266:723-728.
- **TSCHARNTKE, T.; STEFFA-DEWENTER, I.; KRUESS A.; THIES, C.** 2002. Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecological Applications* 2:354-363.
- **WIENS, J.A.** 1994. Habitat fragmentation: island v landscape perspectives on bird conservation. *Ibis* 137:S97-S104.
- **WITH, K.A.** 1994. Ontogenetic shifts in how grasshoppers interact with landscape structure: an analysis of movement patterns. *Functional Ecology* 8:477-485.
- **ZAR, J.H.** 1996. *Biostatistical Analysis*. 3<sup>a</sup> ed. Prentice–Hall. New Jersey, U.S.A. 662 p.
- **ZAVIEZO, T.; GREZ, A. A.; DONOSO, D.** 2003. Dinámica temporal de coleópteros asociados a alfalfa. *Ciencia e Investigación Agraria*. (en prensa).

**ANEXO 1**  
**Resultados de las pruebas de Tukey**

**Tabla 1:** Resultados de la prueba *a posteriori* de Tukey, para Noviembre del 2001. \* : indica la pertenencia de cada una de las familias a alguno de los 3 grupos, conformados según el nivel de abundancia.

<b>Familia</b>	<b>Promedio</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>
Corylophidae	0	*	*	
Cryptophagidae	0	*	*	
Cantharidae	0	*	*	
Archeocrypticidae	0	*	*	
Chrysomelidae	0,00341	*	*	
Tenebrionidae	0,00341	*	*	
Anthicidae	0,00682	*	*	
Curculionidae	0,01023	*	*	
Scarabaeidae	0,01328	*	*	
Lathridiidae	0,0201	*	*	*
Elateridae	0,0201	*	*	*
Melyridae	0,02728	*	*	*
Coccinellidae	0,06414	*	*	*
Carabidae	0,09265		*	*
Staphylinidae	0,10358			*

**Tabla 2:** Resultados de la prueba *a posteriori* de Tukey, para Diciembre del 2001. \* : indica la pertenencia de cada una de las familias a alguno de los 3 grupos, conformados según el nivel de abundancia.

<b>Familia</b>	<b>Promedio</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>
Cryptophagidae	0	*		
Cantharidae	0	*		
Chrysomelidae	0,00341	*		
Archeocrypticidae	0,00341	*		
Corylophidae	0,00341	*		
Tenebrionidae	0,01328	*		
Curculionidae	0,01364	*		
Scarabaeida	0,0201	*		
Melyridae	0,03338	*	*	
Lathridiidae	0,04367	*	*	
Elateridae	0,04536	*	*	
Staphylinidae	0,05849	*	*	
Coccinellidae	0,07242	*	*	
Carabidae	0,10773		*	
Anthicidae	0,30799			*

**Tabla 3:** Resultados de la prueba *a posteriori* de Tukey, para Enero del 2002. \* : indica la pertenencia de cada una de las familias a alguno de los 3 grupos, conformados según el nivel de abundancia.

<b>Familia</b>	<b>Promedio</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>
Melyridae	0	*			
Chrysomelidae	0,00341	*			
Curculionidae	0,00341	*			
Scarebaeidae	0,00341	*			
Cantharidae	0,00728	*			
Cryptophagidae	0,02466	*			
Archeocrypticidae	0,04157	*			
Lathridiidae	0,05145	*			
Corylophidae	0,05667	*			
Staphylinidae	0,07668	*			
Coccinellidae	0,08059	*			
Elateridae	0,16944		*		
Carabidae	0,17729		*		
Tenebrionidae	0,29474			*	
Anthicidae	0,38742				*

**Tabla 4:** Resultados de la prueba *a posteriori* de Tukey, para Febrero del 2002. \* : indica la pertenencia de cada una de las familias a alguno de los 3 grupos, conformados según el nivel de abundancia.

<b>Familia</b>	<b>Promedio</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>
Chrysomelidae	0	*		
Melyridae	0	*		
Archeocrypticidae	0	*		
Tenebrionidae	0,00341	*		
Cryptophagidae	0,00341	*		
Corylophidae	0,00682	*		
Anthicidae	0,01023	*		
Scarabaeidae	0,01023	*		
Elateridae	0,01669	*		
Cantharidae	0,01715	*		
Curculionidae	0,03083	*	*	
Staphylinidae	0,04752	*	*	*
Lathridiidae	0,07694	*	*	*
Carabidae	0,1141		*	*
Coccinellidae	0,12306			*