

# UNIVERSIDAD DE CHILE



FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS  
ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS



EFECTO DE LA FRAGMENTACION, PERDIDA DE HABITAT  
Y AISLAMIENTO DE ALFALFA SOBRE LA ABUNDANCIA Y  
DISPERSION DE *Eriopsis connexa* (COLEOPTERA:  
COCCINELLIDAE).

**LUISA MARGARITA MAUREIRA CEURA**

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



## EFECTO DE LA FRAGMENTACION, PERDIDA DE HABITAT Y AISLAMIENTO DE ALFALFA SOBRE LA ABUNDANCIA Y DISPERSION DE *Eriopsis connexa* (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE).

### LUISA MARGARITA MAUREIRA CEURA

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: PEDRO CATTAN	.....	.....
PROFESOR CONSEJERO: TANIA ZAVIEZO	.....	.....

SANTIAGO, CHILE

2003

Dedicado a mi familia, en especial a mi Padres, Esposo e Hijo.

Les dedico con mucho cariño esta Memoria de Título que significa tanto para mí, es el término de la etapa más importante de mi vida: mi Formación Profesional.

A mi querida Mami, por haberme dado fuerzas y todo su apoyo para seguir con esta carrera a pesar del gran dolor que significó la partida del hombre que más amábamos (mi papá).

A mi amado Esposo, por estar siempre conmigo y darme palabras de aliento cada vez que me sentí vencida.

A lo más grande que tengo en este mundo, mi pequeño Marcelito, por ser la luz que ilumina mi vida y quién me empuja a querer ser mejor cada día.

En especial quiero dedicar esta Tesis a la memoria de mi Padre...

Gracias Papi por todo lo que me entregaste, tu amor, tus enseñanzas, tus sacrificios. Sé que donde estés estarás sintiendo la misma felicidad que yo por estar terminando esta etapa que tú sólo alcanzaste a ver en su comienzo. Estoy segura que tarde o temprano nos volveremos a encontrar... en ese momento mi felicidad volverá a ser completa.

Luisa.

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a todos quienes hicieron posible la realización de esta memoria:

A Denise Donoso, por su inagotable paciencia y buena voluntad para ayudarme en todo: trabajo en terreno, construcción de los gráficos, estadística, etc, etc, ...¡y por pintar chinitas!

A Gonzalo Cid, por compartir conmigo sus traducciones de artículos científicos y por su ayuda en terreno, ...¡y por pintar chinitas!

A Tania Zaviezo por su gran ayuda en la realización del Proyecto y en la revisión de esta memoria. También por su ayuda en terreno.

A Lorena Pinto, Pablo Espinoza y Francisco Urra por su ayuda en terreno.

A Alberto Mancilla por su ayuda en algunos análisis estadísticos.

A Andrés Fierro y Danilo Cepeda por la identificación de los coccinélidos.

A Marta Ríos y Susana Reyes, por su ayuda en terreno, ...¡y por pintar chinitas!

Al Dr. Pedro Cattán por su ayuda en la revisión de esta Memoria.

A mi Esposo, por ayudarme a solucionar los problemas “de computador”, ...¡y por pintar chinitas!

A mi Mamá por cuidar a mi hijo cuando debía dedicarme a la tesis.

Pero en especial quiero agradecer a mi Profesora Guía, Sra. Audrey Grez, por toda la ayuda que me brindó desde el comienzo de este Proyecto, por su paciencia, por darme ánimo (y algunos retos necesarios) cuando me sentí sobrepasada por algunas dificultades, por enseñarme a redactar, por su ayuda en terreno... en fin, por hacer que esta tesis sea lo que es, ...¡y por pintar chinitas!

Esta Memoria de Título fue financiada por el proyecto FONDECYT 1011041.

## INDICE

RESUMEN .....	1
SUMMARY .....	3
INTRODUCCION .....	5
REVISION BIBLIOGRAFICA .....	7
HIPOTESIS.....	17
OBJETIVOS .....	18
MATERIALES Y METODOS .....	19
RESULTADOS .....	25
DISCUSION .....	45
CONCLUSIONES .....	52
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS .....	53

## RESUMEN

La fragmentación del hábitat es el proceso por el cual un hábitat relativamente continuo es subdividido en fragmentos más pequeños que quedan aislados entre sí por una matriz de composición o estructura diferente. La fragmentación y pérdida de hábitat tienen como efecto una posible disminución de las densidades de la fauna sobreviviente en los fragmentos remanentes. El aislamiento, por su parte, puede alterar las tasas de emigración e inmigración de los individuos entre fragmentos y la permanencia en el paisaje. Para evaluar el efecto de la fragmentación, pérdida de hábitat y aislamiento diferencial sobre la abundancia, distribución espacial y dispersión de coccinélidos se realizó un experimento de campo manipulativo en un cultivo experimental de alfalfa en que se establecieron cinco tipos de paisajes: un control no fragmentado y cuatro con fragmentación constante (4 fragmentos), variando la pérdida de hábitat (55% u 84%) y la distancia entre fragmentos (2 o 6 m). Estos tratamientos se repitieron en tres bloques. Para evaluar la variación en la abundancia de distintas especies de coccinélidos, especialmente de *Eriopis connexa*, en noviembre y diciembre del 2001 y enero y marzo del 2002 se muestrearon los coccinélidos adultos presentes en los fragmentos de los paisajes fragmentados y en el control. Para evaluar su distribución espacial, en diciembre, enero y marzo se hicieron muestreos intensivos de *E. connexa* adultos y de larvas de coccinélidos en los fragmentos y en la matriz de los distintos paisajes en un bloque. Finalmente, para evaluar la permanencia de *E. connexa* en los distintos paisajes, su movimiento entre fragmentos y matriz y entre fragmentos con distinto grado de aislamiento se realizaron experimentos de marcaje-recaptura de adultos. Las abundancias de las distintas especies de coccinélidos variaron a través del tiempo, siendo *E. connexa* una de las más abundantes a lo largo de todo el experimento. Aunque los coccinélidos en general no fueron afectados por la configuración espacial del paisaje los muestreos mensuales e intensivos indicaron una tendencia a que, inmediatamente luego de la fragmentación, *E. connexa* fuera más abundante en paisajes con menor pérdida de hábitat, sin embargo, este patrón se revirtió a través del tiempo, pasando a ser más abundante en paisajes fragmentados. A igual pérdida de hábitat la abundancia de *E. connexa* tendió a ser mayor en paisajes con fragmentos más cercanos. En un principio *E. connexa* fue más abundante en los fragmentos que en la matriz, sin embargo, hacia fines del experimento las diferencias en las abundancias entre ambos tipos

de hábitat prácticamente desaparecieron. Estos patrones son explicados por las conductas de dispersión de estas especies y por los cambios en la calidad del hábitat a través del tiempo. Es, por lo tanto, importante llevar a cabo estudios a largo plazo para poder evidenciar la variabilidad de estos efectos.

## SUMMARY

Habitat fragmentation is a process in which a relatively continuous habitat is subdivided into smaller fragments and isolated by a matrix of different structure or composition. Habitat fragmentation and habitat loss may reduce the density of the fauna surviving in the remaining fragments. Also, isolation between fragments may change the rate of emigration and immigration of individuals and their permanence in the landscape. To evaluate the effect of habitat fragmentation, habitat loss and isolation on the abundance, spatial distribution and dispersal of coccinellids we made a manipulative field experiment using an alfalfa crop. We established five kind of landscapes: an unfragmented control and four fragmented landscapes with a constant level of fragmentation (4 fragments) but varying in the amount of habitat loss (55% or 84%) and distance between fragments (2 or 6 m). The treatments were repeated in three blocks. To evaluate the variation in the abundance of different species of coccinellids, especially *E. connexa*, in november and december 2001, and january and march 2002 we sampled coccinellid adults in the fragments of the fragmented landscapes and in the control. To evaluate the spatial distribution of coccinellids, in december, january and march we made intensive samplings of adults and larvae, including the fragments and the matrix of the different landscapes in one block. Finally, to evaluate the permanence of *E. connexa* adults within the landscapes, their movement between fragments and matrix and between fragments with different level of isolation, we made mark-recapture experiments. The abundance of different species of coccinellids changed over time, being *E. connexa* one of the most abundant species throughout the experiment. Although coccinellids in general were not affected by landscape configuration, monthly and intensive samplings indicated that *E. connexa* initially tended to be more abundant in landscapes with lower habitat loss. However, this pattern reversed over time, with *E. connexa* becoming more abundant in fragmented landscapes. Within the landscapes with the same level of habitat loss, the abundance of *E. connexa* tended to be higher in those with closer fragments. Also, initially *E. connexa* was more abundant in fragments than in the matrix, however, at the end of the experiment the differences in the abundance between both kind of habitats practically disappeared. These patterns are explained by the species dispersal behavior and also by the changes in the quality of the

habitat over time. Therefore, long-term studies should be done in order to make evident the variability of the effects of habitat fragmentation.

## INTRODUCCION

La fragmentación del hábitat es el proceso por el cual áreas relativamente continuas de hábitat son subdivididas en pequeños parches o fragmentos que quedan aislados entre sí por una matriz, usualmente inhóspita para los organismos asociados a dichos fragmentos. La ruptura del hábitat puede alterar los patrones de abundancia y riqueza de especies y muchos procesos ecológicos tales como las interacciones entre especies, la reproducción, y la dispersión, tanto de plantas como de animales (Dooley y Bowers, 1988; Collinge, 2000; Golden y Crist, 2000). Si bien es cierto la fragmentación usualmente lleva acompañada una pérdida de hábitat, la pérdida de hábitat puede producirse sin que ocurra necesariamente una fragmentación. De hecho, ambas variables pueden tener efectos independientes sobre la sobrevivencia de los organismos (Fahrig y Grez, 1996; Golden y Crist, 2000). A pesar de ello muchos estudios las han confundido, lo que impide esclarecer si las consecuencias observadas derivan de la pérdida de hábitat, de la fragmentación, o de ambas (Fahrig y Grez, 1996; McGarigal y Cushman, 2002).

La fragmentación y pérdida de hábitat pueden resultar en una disminución en el número de especies en los fragmentos o en cambios en las abundancias poblacionales de las diferentes especies. Este efecto puede verse intensificado cuando los fragmentos remanentes son más pequeños o quedan más aislados, lo que eventualmente puede llevar a extinciones locales de estas poblaciones (Collinge, 1996; Golden y Crist, 2000).

Los insectos son altamente afectados por la fragmentación del hábitat. Sin embargo, al igual que en otros grupos de organismos, sus respuestas son muy variables, siendo algunas especies favorecidas y otras perjudicadas por la fragmentación. Esta variabilidad puede deberse a respuestas idiosincráticas de las especies, producto de diferentes atributos de historia de vida que las hacen más o menos susceptibles a cambios en la configuración espacial del paisaje (Didham *et al.*, 1996; Collinge y Forman, 1998; Tschardtke *et al.*, 2002).

Uno de estos atributos de historia de vida es la capacidad de dispersión de los individuos. Cambios en los patrones de movimiento o dispersión de los organismos pueden resultar en alteraciones en las tasas de inmigración y emigración de individuos a parches de hábitat y, por lo tanto, en cambios en las abundancias poblacionales (Saunders *et al.*, 1990;

Matter, 1996; Grez y Prado, 2000). Sin embargo, el efecto de la fragmentación del hábitat sobre la dispersión de organismos ha sido poco estudiado.

Entre los insectos, los coccinélidos (Coleoptera: Coccinellidae) son significativamente afectados por la fragmentación del hábitat, incluso cuando ésta ocurre a pequeña escala espacial (i.e., unos pocos metros). A medida que aumenta la fragmentación del hábitat, los coccinélidos disminuyen su abundancia debido a una menor inmigración y a una mayor emigración hacia o desde los fragmentos remanentes, lo que se debería al mayor aislamiento de éstos y/o a la mayor cantidad de borde que presentan (Kareiva, 1987; Grez, 1997; Grez y Prado, 2000).

Los coccinélidos son insectos depredadores, que se alimentan principalmente de áfidos (Hemiptera: Aphididae), insectos herbívoros que usualmente causan serios daños en la agricultura (Grez y Villagrán, 2000). Por ello, la evaluación de cómo la fragmentación del hábitat y pérdida de hábitat afecta a estos insectos es importante no sólo desde el punto de vista teórico sino también práctico.

En esta memoria de título se evaluó experimentalmente el efecto de la fragmentación, pérdida de hábitat y aislamiento diferencial de la vegetación sobre la abundancia y dispersión de coccinélidos asociados a alfalfa (*Medicago sativa* L.).

## REVISION BIBLIOGRAFICA

La fragmentación del hábitat es un proceso que ocurre a nivel de paisaje en el cual un hábitat específico es progresivamente subdividido en fragmentos más pequeños y aislados (Harris, 1984; Collinge y Forman, 1998; Golden y Crist, 2000; McGarigal y Cushman, 2002). Este proceso tiene dos consecuencias importantes para la biota. Primero, una reducción en el área total del hábitat aprovechable, proceso conocido como pérdida de hábitat, que tiene como efecto una posible disminución de las densidades de la fauna sobreviviente en los fragmentos remanentes. Segundo, el hábitat remanente se quiebra, quedando los fragmentos más o menos separados e inmersos en una matriz de composición o estructura diferente, lo que produce el aislamiento de las poblaciones al alterar las tasas de emigración e inmigración de los individuos entre fragmentos (Kareiva, 1987; Collinge, 1996; Grez y Prado, 2000). A mayor distancia entre fragmentos y mayor contraste entre los fragmentos y la matriz mayor será el aislamiento de las poblaciones, sobre todo para las especies especialistas de hábitat. Sin embargo, independientemente del contraste entre los fragmentos y la matriz, el sólo hecho de dispersarse a través de la matriz puede ser suficiente para provocar efectos negativos sobre las poblaciones por cuanto los individuos podrían no ser capaces de sobrevivir y reproducirse en ella (Fahrig, 2001).

La fragmentación generalmente aumenta la longitud de los bordes existentes entre los fragmentos y su hábitat circundante o matriz, lo que puede ocasionar cambios dramáticos en las características estructurales del hábitat (Murcia, 1995). Los fragmentos remanentes quedan expuestos a alteraciones físicas, debido a la influencia de la matriz circundante (Grez y Bustamante, 1995). El conjunto de los efectos de la matriz sobre un fragmento se conoce como efecto borde, el cual se puede manifestar en cambios abióticos y bióticos al interior de un fragmento, principalmente cerca de su perímetro (Grez y Bustamante, 1995; Collinge 1996).

Los efectos abióticos de la fragmentación son los que se producen sobre el medio ambiente físico. Los más evidentes son los cambios microclimáticos generados por la proximidad de la matriz, que produce un gradiente ambiental desde el borde hacia el interior del fragmento. Generalmente, la luminosidad, la evapotranspiración, la temperatura y la velocidad del viento disminuyen, mientras la humedad del suelo aumenta hacia el

interior del fragmento (Grez y Bustamante, 1995; Collinge, 1996). Este efecto borde puede, en algunos casos, penetrar varias decenas de metros hacia el interior del fragmento y su importancia relativa dependerá del tamaño de éste, pudiendo afectar a todo el fragmento cuando este es muy pequeño (Murcia, 1995; Collinge, 1996).

Los efectos bióticos de la fragmentación son los que se producen sobre la flora y fauna existentes en los fragmentos, y se dividen en efectos directos e indirectos. Los efectos bióticos directos son los cambios en la abundancia y distribución de especies causados por los efectos del borde sobre el medio ambiente físico y químico. Éstos cambios dependerán de la tolerancia fisiológica de las especies a las nuevas condiciones del borde. Las diferentes respuestas de las especies a los cambios en el medio ambiente físico del borde, resultarán en cambios localizados en la composición de especies. Los cambios en la composición de especies pueden estar dados por un aumento de especies nuevas provenientes desde la matriz, que vería en los bordes un medio ambiente favorable, a diferencia de las especies especialistas del hábitat original que son menos tolerantes a las nuevas condiciones (Grez y Bustamante, 1995; Murcia, 1995; Collinge, 1996).

Los efectos bióticos indirectos son los cambios que se producen sobre las dinámicas de las interacciones entre especies tales como competencia, depredación, herbivoría y polinización, a causa de los cambios bióticos directos. Estos efectos borde pueden iniciar una cascada de efectos que pueden extenderse a través de todo el ecosistema (Murcia, 1995).

### **Efectos de la fragmentación, pérdida de hábitat y aislamiento sobre las abundancias poblacionales**

La pérdida de hábitat y aislamiento, que usualmente acompañan al proceso de fragmentación, pueden afectar la estructura de las poblaciones y constituir una amenaza para la diversidad biológica (Collinge, 1996; Matter, 1996; Summerville y Crist, 2001; McGarigal y Cushman, 2002; Tschardtke *et al.*, 2002). Los hábitats proveen una variedad de recursos a los organismos que allí habitan, incluyendo alimentos, refugio y sitios de apareamiento. La disponibilidad de estos recursos puede verse afectada como resultado de

alguno de estos procesos, lo que puede afectar los patrones de abundancia de las especies que los utilizan dentro de los fragmentos de hábitat (Caley *et al.*, 2001).

A medida que la pérdida de hábitat aumenta, el interior de los fragmentos se convierte en el único hábitat apropiado para los organismos desplazados por la remoción del hábitat. Esto puede resultar en una rápida concentración o empaquetamiento de la biota residente dentro de los fragmentos, lo que al comienzo puede aumentar las densidades poblacionales por el establecimiento de especies invasivas y de borde, disminuyendo la cantidad de recursos disponibles debido a su sobreexplotación (Harris, 1984; Saunders *et al.*, 1991; Fahrig y Grez, 1996). Todo esto, finalmente, se puede traducir en una drástica disminución del tamaño de las poblaciones. El empaquetamiento también puede alterar las interacciones intra e interespecíficas. La intensidad de fenómenos competitivos o de depredación puede aumentar, lo que también se puede traducir en cambios en la sobrevivencia y tamaños poblacionales (Lovejoy *et al.*, 1986; Saunders *et al.*, 1991; Noss y Csuti, 1994). Poblaciones bajas se vuelven más propensas a la extinción al estar sometidas a una serie de eventos aleatorios, como son la estocasticidad demográfica (i.e., eventos aleatorios de sobrevivencia y reproducción de individuos y distribución de sexos), estocasticidad ambiental (i.e., eventos impredecibles tales como cambios climáticos, cambios abruptos en la disponibilidad de alimentos, en la presencia de depredadores o competidores, catástrofes naturales) y estocasticidad genética (i.e., retrocruza y pérdida de diversidad genética) (Goodman, 1987; Turner, 1996).

Cuando la pérdida de hábitat es acompañada por un proceso de fragmentación, que implica aislamiento entre fragmentos, la sobrevivencia de las poblaciones locales puede disminuir aún más debido a que la inmigración de individuos desde fragmentos vecinos se ve dificultada, ya que deben recorrer mayores distancias para llegar a hábitats adecuados, haciendo más improbable la colonización de otros fragmentos. La viabilidad de estas poblaciones, por lo tanto, dependerá del grado de aislamiento entre fragmentos y de la capacidad de movimiento de los individuos (Fahrig y Grez, 1996). Poblaciones aisladas, además, presentan fallas reproductivas dadas por la baja fecundidad de los individuos y la menor habilidad de adaptación a cambios en las condiciones medioambientales, ocasionadas por la disminución de la heterocigocidad producto de las bajas tasas de

intercambio genético (Brown y Kodric-Brown, 1977; Harris, 1984; Saunders *et al.*, 1991; Noss y Csuti, 1994).

La respuesta de la biota a la fragmentación también está determinada por el tiempo transcurrido desde el aislamiento (Saunders *et al.*, 1991; Noss y Csuti, 1994). A mayor tiempo transcurrido, mayor es la extinción de especies en los fragmentos. Esto se debe a que en el proceso de extinción de especies dentro de los fragmentos producto del aislamiento hay una pérdida continua de especies (Saunders *et al.*, 1991). Por ello es importante hacer un seguimiento en el tiempo de los efectos de la fragmentación. Por otra parte, la respuesta de los organismos a la fragmentación del hábitat también depende del tamaño de los individuos. Es así como especies de pequeño tamaño corporal, como por ejemplo los insectos, responden más rápidamente a la fragmentación que especies de mayor tamaño debido a su corto tiempo generacional, lo que implica el alcance de la madurez a edades tempranas y mayores tasas de mortalidad en períodos de tiempo cortos (Caley *et al.*, 2001).

### **Efectos de la fragmentación y aislamiento del hábitat sobre la abundancia de insectos**

Los insectos han sido muy utilizados para estudiar los efectos de la fragmentación del hábitat ya que responden a cambios a fina escala en la estructura del paisaje (Hassell y Southwood, 1978; Kareiva, 1987; Grez y González, 1995; Grez, 1997; Golden y Crist, 2000; Grez y Prado, 2000). Las respuestas de los insectos a las distintas configuraciones espaciales del hábitat, sin embargo, varían significativamente, y no siempre son predecibles (Collinge y Forman, 1998).

Uno de los efectos de la fragmentación del hábitat es el cambio que se produce en las abundancias poblacionales de los insectos. Este cambio está determinado por las características del paisaje, tales como la relación perímetro / área de los fragmentos, su número, tamaño y aislamiento (Golden y Crist, 2000; Hunter, 2002) y el tipo de vegetación que lo circunda (Kareiva, 1985). Así por ejemplo, fragmentos que poseen una alta relación perímetro / área son más susceptibles de interactuar con hábitats vecinos y sus organismos

asociados, lo que aumenta las tasas de emigración o inmigración, provocando finalmente cambios en las abundancias poblacionales (Kareiva, 1985).

Por otra parte, el tamaño de los fragmentos afecta significativamente la abundancia de insectos, aunque los efectos son variables y algunas veces contrastantes. El patrón más común es que la abundancia de insectos disminuya en fragmentos más pequeños. Por ejemplo, algunos escarabajos perciben los fragmentos grandes como hábitats colonizables, y perciben a los fragmentos pequeños simplemente como obstáculos al no contener recursos suficientes, lo cual resulta en bajas abundancias de estos escarabajos allí (McIntyre y Wiens, 1999). Sin embargo, la abundancia de insectos también puede aumentar en fragmentos pequeños debido a que ellos se concentran en los nuevos hábitats generados en los bordes. Esto normalmente se debe a que, producto de los cambios microclimáticos o estructurales en el borde, se facilita el ingreso de especies provenientes de la matriz (Aizen y Feinsinger, 1994; Didham, 1997).

Además, el aislamiento que se produce luego de la fragmentación afecta negativamente las densidades poblacionales y diversidad de los insectos. En un experimento de campo realizado en cultivos de *Vicia sepium* en Norteamérica, al aumentar el aislamiento entre los fragmentos, la colonización de insectos, herbívoros y parasitoides disminuyó drásticamente, con una consecuente disminución en la riqueza y abundancia de estos insectos, particularmente de los parasitoides (Kruess y Tscharntke, 2000). El grado de aislamiento entre fragmentos, sin embargo, dependerá del grado de especialización de las especies. Así, las especies especialistas de hábitat o de recursos, serán más afectadas por la fragmentación que las especies generalistas, lo que se traduce en una menor abundancia poblacional de estas especies, debido a que son incapaces de hacer uso de recursos o ambientes distintos, como pueden ser los de la matriz (Tscharntke *et al.*, 2002).

## **Efectos de la fragmentación y aislamiento del hábitat sobre la dispersión de insectos**

Uno de los mayores efectos de la fragmentación del hábitat sobre las poblaciones es la reducción de la dispersión de individuos entre los fragmentos de hábitat remanentes (Matthysen, 1994). Cuando el medio ambiente cambia en estructura los individuos residentes pueden también cambiar sus patrones de dispersión (Kareiva y Perry, 1989; Grez y González, 1995; McIntyre y Wiens, 1999; Hunter, 2002). Distintas especies e incluso diferentes estados de vida de la misma especie pueden percibir el medio ambiente de diferentes maneras, alterando sus patrones de movimiento de acuerdo a ello (With, 1994; Grez y Villagrán, 2000), lo que resultará en alteraciones en la abundancia poblacional y riqueza de especies en paisajes fragmentados (Golden y Crist, 2000).

Los organismos se mueven en un amplio rango de escalas temporales y espaciales. Los movimientos varían desde patrones de búsqueda diaria de pareja, alimento o hábitat, hasta migraciones estacionales a grandes distancias, y desde el movimiento de unos pocos individuos entre sitios adyacentes hasta movimientos masivos que implican cambios en las distribuciones geográficas de las especies (Hassell y Southwood, 1978; Matthysen, 1994; Travis y Dytham, 1999). Estas conductas de dispersión de los organismos pueden ser modificadas en respuesta a cambios a diferentes escalas en los patrones espaciales del paisaje. En insectos, esto ha sido demostrado por medio de experimentos de marcaje y recaptura (e.g., Kareiva, 1987; Mader *et al.*, 1990; Matter, 1996; Golden y Crist, 2000; Grez y Prado, 2000; Summerville y Crist, 2001).

La habilidad de las especies para colonizar un fragmento depende del modo de dispersión. Especies con dispersión a través del viento y vágiles llegan más comúnmente a fragmentos aislados. Sin embargo, esto es necesario pero no suficiente para el establecimiento en los fragmentos, por cuanto el establecimiento dependerá de los factores físicos y bióticos del hábitat tales como la disponibilidad de recursos o interacciones con otras especies (Mader *et al.*, 1990; Saunders *et al.*, 1991).

La dispersión de insectos se ve afectada por la estructura espacial del paisaje. Es así como la inmigración a fragmentos más grandes y cercanos a la fuente de colonizadores es mayor que a fragmentos pequeños y aislados (Matter, 1996). Por otra parte, fragmentos pequeños, que poseen una alta relación perímetro/área, tienen una mayor probabilidad de

que los insectos alcancen el borde y los abandonen, en relación con lo que ocurre con fragmentos de mayor tamaño. La migración de los insectos, sin embargo, no sólo depende de la relación perímetro/área del fragmento sino también de la calidad de la matriz que lo rodea (Hunter, 2002). Así, cuando la vegetación circundante al fragmento tiene una estructura o composición distinta, la probabilidad de migración de insectos hacia otros parches es menor que cuando la diferencia es sutil (Mader *et al.*, 1990; Grez, 1997). Algunas especies pueden tener la habilidad física para dispersarse grandes distancias, pero carecen de la capacidad para atravesar la matriz que circunda los fragmentos. Cuando esto ocurre, la matriz se transforma en una barrera para el desplazamiento de los individuos (Saunders *et al.*, 1991; Fahrig y Grez, 1996). Es por esto que las especies que poseen baja capacidad de dispersión estarán más aisladas que especies altamente móviles, ya que incluso pequeñas pérdidas de conectancia del paisaje pueden impedirles colonizar nuevos hábitats. Las especies con alta capacidad de dispersión pueden percibir el paisaje como funcionalmente conectado, aún cuando exista un alto grado de fragmentación, siendo capaces de cruzar la matriz y colonizar fragmentos aislados (Mader *et al.*, 1990; Grez y González, 1995). El tamaño del organismo también es importante. Así, unos pocos metros de matriz pueden ser una compleja barrera para organismos pequeños como los invertebrados pero no para organismos de mayor tamaño (Mader *et al.*, 1990; Saunders *et al.*, 1991).

### **Respuesta de los coccinélidos a la fragmentación del hábitat**

Los coccinélidos son importantes enemigos naturales de especies plaga, particularmente de áfidos, y son usados frecuentemente como controladores biológicos (Elliot y Kieckhefer, 2000). En cuanto a su conducta de alimentación, los coccinélidos poseen un área de búsqueda de presas restringida, pero cuando estas no se encuentran en una cantidad suficiente, ellos adoptan una conducta de búsqueda extensiva, abarcando un área mayor (Carter y Dixon, 1982). Sin embargo, esta conducta de búsqueda puede ser modificada por la configuración espacial del paisaje y no sólo por la presencia de presas (Grevstad y Klepetka, 1992; Elliot y Kieckhefer, 2000; Grez y Villagrán, 2000).

En general, los coccinélidos son más abundantes en hábitats continuos debido a que estos hábitats usualmente poseen una mayor concentración de presas (Kareiva, 1987; Grez, 1997; Elliot y Kieckhefer, 2000). Además, la abundancia de coccinélidos es afectada por el tamaño del fragmento, la vegetación circundante y la forma del fragmento debido a modificaciones en los procesos de emigración e inmigración. La emigración es mayor en fragmentos pequeños con una alta relación perímetro/área, en cambio la inmigración, es más afectada por el tipo de vegetación que rodea al fragmento (Grez, 1997; Grez y Prado, 2000). Si la matriz es permeable a los coccinélidos (e.g., malezas), entonces estos alcanzan igual abundancia en paisajes fragmentados que en un ambiente continuo. En cambio, cuando la matriz no es utilizada por estos insectos (e.g., suelo desnudo), ellos disminuyen su abundancia en los paisajes fragmentados (Grez, 1997; Grez y Prado, 2000).

Los cambios en las abundancias de coccinélidos producto de la fragmentación del hábitat pueden llegar a desestabilizar la relación depredador-presa, al impedir la dispersión de los coccinélidos entre fragmentos y su rápida agregación en parches de presas. Por ejemplo, hábitats fragmentados de *Solidago sp.* promueven explosiones poblacionales de áfidos. Sin embargo, no hay evidencias que sugieran que estos aumentos en las densidades de áfidos sean un resultado directo de la fragmentación del hábitat, sino que se deberían a que el aislamiento entre fragmentos interfiere con las conductas azarosas de búsqueda y agregación de los coccinélidos (Kareiva, 1987; Kareiva y Perry, 1989). Es por esto que las consecuencias de la fragmentación del hábitat sobre coccinélidos puede desencadenar efectos en cascada hacia los niveles tróficos inferiores.

### **Aproximaciones experimentales al estudio de la fragmentación del hábitat**

Existe un amplio consenso de que los estudios de los efectos de la fragmentación del hábitat son urgentes y deben recibir especial prioridad (Saunders, 1990; McGarigal y Cushman, 2002). En respuesta a esto han sido cientos los estudios teóricos y empíricos de los efectos ecológicos de la fragmentación del hábitat realizados los últimos 15 años. A pesar de estos esfuerzos, el conocimiento adquirido a través de estos estudios es confuso, lo cual en parte se debe a problemas metodológicos (McGarigal y Cushman, 2002). Es por

esto importante la realización de experimentos adecuados que generen la información necesaria para conocer estas respuestas.

En ecología se pueden distinguir tres tipos de experimentos: de laboratorio, naturales y de campo (Diamond, 1986). Los experimentos de laboratorio son los que se llevan a cabo dentro de un laboratorio y el experimentador puede regular tanto el medio ambiente abiótico (e.g., temperatura, luz, humedad) como biótico (e.g., composición de las comunidades en estudio). La desventaja de estos experimentos es la falta de realismo y la gran restricción de espacio en que se desarrollan.

La mayor parte de los estudios de fragmentación se ha hecho utilizando la aproximación de experimento natural. En este tipo de experimentos el investigador aprovecha sistemas ya fragmentados para poner a prueba determinadas hipótesis. Es decir, el investigador no establece las perturbaciones del sistema, sino elige un sistema ya perturbado. Estos experimentos tienen el problema de que generalmente hay que esperar un largo tiempo para observar las causas y los efectos de la fragmentación. Además es muy difícil controlar las variables independientes y replicar los experimentos adecuadamente (Diamond, 1986).

Los experimentos de campo son aquellos en que el experimentador genera la perturbación en el terreno, y usualmente se realizan a escalas espaciales de unos pocos metros o hectáreas (Diamond, 1986). En estudios de fragmentación, es el investigador quien fragmenta el sistema para poner a prueba, de manera controlada, una determinada hipótesis (Debinski y Holt, 2000). Este usualmente manipula sólo una o unas pocas variables independientes tales como el tamaño de los fragmentos o el aislamiento entre ellos. Los experimentos de campo tienen muchas ventajas sobre los otros tipos de experimentos en ecología. Éstos son aplicados *in situ*, al sistema y especies en estudio, por lo tanto, no es necesario extrapolarlo a otras escalas ni especies (McGarigal y Cushman, 2002). Mediante ellos se pueden crear pequeños fragmentos experimentales en cortos períodos de tiempo, en contraste con los largos períodos de tiempo en que ocurre la fragmentación a gran escala (Golden y Crist, 2000). A pesar de la limitada escala espacial generalmente utilizada en experimentos de campo, las respuestas a estos cambios servirán para entender procesos que ocurren a escalas mayores. Así por ejemplo, al estudiar el movimiento animal a través de un experimento de campo se pueden identificar o interpretar

los patrones de distribución y la dinámica poblacional de especies similares que responden a cambios a mayor escala (With, 1994). Los experimentos de campo también permiten evaluar algunos parámetros que alimentan modelos de simulación que permiten inferir procesos a diferentes escalas (Fahrig, 2001; Fahrig, 2002). Es por estas características que los experimentos de campo tienen un gran valor heurístico y pueden servir como un intermediario entre la abstracción inherente a las simulaciones y lo que se observa en el mundo real (Dooley y Bowers, 1998).

El diseño experimental en los experimentos de campo es más controlado. Así, a través de la distribución aleatoria de los tratamientos en las unidades experimentales y de la selección de alguna de ellas como control, el investigador puede minimizar algunas fuentes de variación que afectan las variables dependientes de interés, y que potencialmente pueden confundir la interpretación de los resultados. De esta manera se puede establecer una relación causa – efecto directa asociada a un tratamiento específico, lo que entregará inferencias fuertes y, por lo tanto, información fidedigna (McIntyre y Wiens, 1999; McGarigal y Cushman, 2002). Así por ejemplo, por medio de estos experimentos se pueden evaluar en forma independiente los efectos de la pérdida de hábitat y de la fragmentación sobre la abundancia, distribución o riqueza de especies, lo que resultaría muy difícil de hacer a través de experimentos naturales (Fahrig, 2002).

Dadas las ventajas comparativas que poseen los experimentos de campo sobre los naturales, las últimas revisiones han sugerido fuertemente incrementar el número de estudios de este tipo (Hunter, 2002; McGarigal y Cushman, 2002).

## **HIPOTESIS**

La fragmentación, pérdida de hábitat y aislamiento afectará la abundancia y dispersión de coccinélidos. A partir de esta hipótesis se predice que:

a) La abundancia de coccinélidos será mayor en parches no fragmentados, con menor pérdida de hábitat y menor aislamiento que en parches fragmentados, con mayor pérdida de hábitat y mayor aislamiento.

b) La dispersión de coccinélidos entre fragmentos será mayor cuando los fragmentos estén cerca que cuando estén lejos y, por lo tanto, tenderán a permanecer más en paisajes con menor aislamiento.

c) La dispersión de coccinélidos será mayor desde la matriz hacia los fragmentos y, por lo tanto tenderán a permanecer dentro de éstos.

## **OBJETIVOS**

### **Objetivo general:**

Evaluar experimentalmente el efecto de la fragmentación, pérdida de hábitat y aislamiento diferencial de la vegetación sobre los patrones de abundancia y dispersión de coccinélidos adultos asociados a la alfalfa.

### **Objetivos específicos:**

- 1.- Comparar la abundancia de coccinélidos en parches no fragmentados y en parches fragmentados con pérdida de hábitat y aislamiento diferencial.
- 2.- Evaluar el porcentaje de coccinélidos adultos recapturados en parches de alfalfa con pérdida de hábitat y aislamiento diferencial.
- 3.- Evaluar la dispersión de coccinélidos adultos entre fragmentos y matriz en parches de hábitat que difieren en pérdida de hábitat y aislamiento.
- 4.- Evaluar las distancias a las cuales son recapturados los coccinélidos que realizan eventos de dispersión.

## MATERIALES Y METODOS

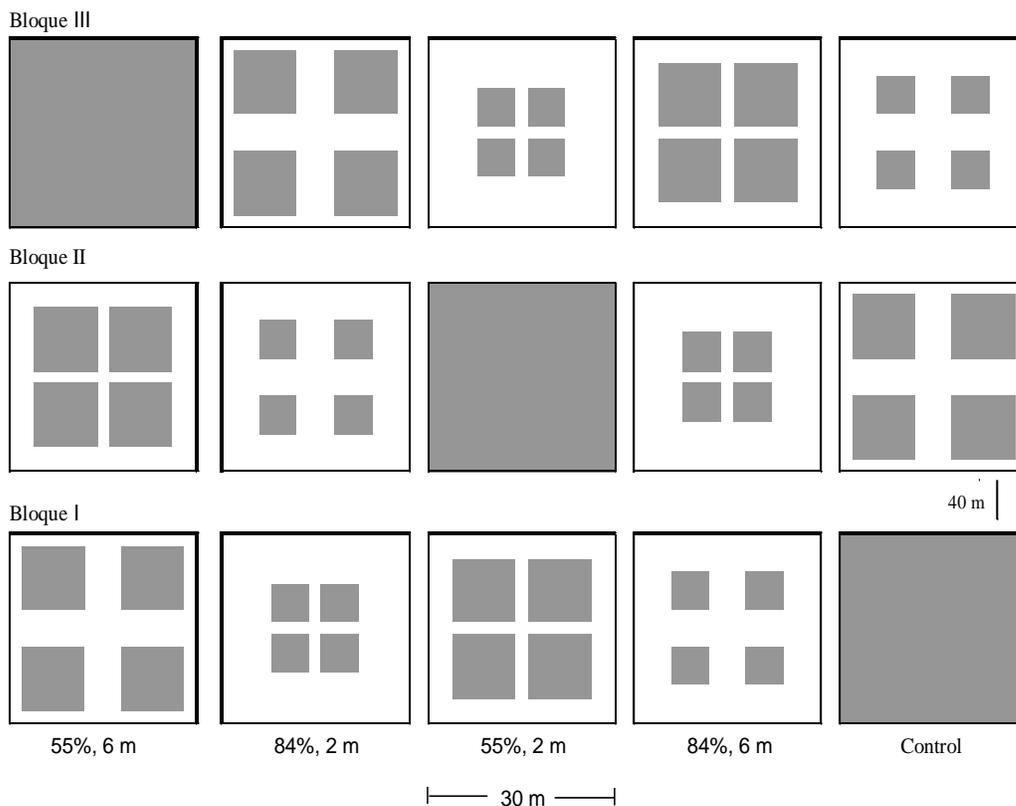
### Diseño experimental

Este estudio se llevó a cabo en el Campus Antumapu de la Universidad de Chile, en un cultivo de alfalfa de aproximadamente dos años de edad. La alfalfa es un cultivo que mantiene poblaciones abundantes de coccinélidos y, por lo tanto, constituye un sustrato vegetacional adecuado para trabajar con este grupo de insectos (Grez y Prado, 2000).

Se realizó un experimento de campo mediante el cual fue posible controlar adecuadamente las variables independientes de interés (Golden y Crist, 2000). Para una mejor comprensión del diseño experimental es necesario precisar la nomenclatura. Se denomina “parche” a la unidad experimental a la que se le asignará 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” es cada subunidad de hábitat que se obtiene dentro de un parche luego que éste es fragmentado, en el cual la alfalfa se dejará crecer libremente y “matriz” corresponde a la alfalfa que se corta al interior de cada parche al producir la fragmentación.

Inicialmente la alfalfa cubría 5 ha. La primera semana de octubre del 2001 se pasó una rastra eliminando la alfalfa de manera tal de dejar 15 parches de alfalfa de 30 x 30 m, distribuidos linealmente en 3 bloques de 5 parches cada uno. Cada bloque se separó por 40 m y la distancia entre parches dentro de cada bloque fue de 20 m. La segunda semana de noviembre, 12 parches de alfalfa se fragmentaron en 4 fragmentos cada uno, removiendo el 55% o el 84% del hábitat y separando los fragmentos por 2 o 6 m entre sí, lo que resultó en paisajes con pérdida de hábitat y aislamiento diferencial. Los otros 3 parches no fueron fragmentados, permaneciendo como control. En cada bloque se distribuyeron al azar los siguientes 5 tratamientos o paisajes: 1) Control, parche no cortado, 2) 4 fragmentos de 100 m<sup>2</sup> separados por 6 m (55%, 6 m), 3) 4 fragmentos de 100 m<sup>2</sup> separados por 2 m (55%, 2 m), 4) 4 fragmentos de 36 m<sup>2</sup> separados por 6 m (84%, 6 m), 5) 4 fragmentos de 36 m<sup>2</sup> separados por 2 m (84%, 2 m). La fragmentación se hizo mediante una segadora manual, dejando la alfalfa que rodeaba a los fragmentos a una altura aproximada de 10 cm. La

segadora se pasó permanentemente hasta marzo para mantener la alfalfa en la matriz a esta altura (Fig. 1).



**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. Las distancias entre bloques y entre parches no están a la misma escala.

## **Efecto de la fragmentación y pérdida de hábitat sobre la abundancia de coccinélidos.**

### ***a) Abundancias mensuales de coccinélidos***

Para evaluar el efecto de la pérdida de hábitat y aislamiento diferencial sobre las abundancias de coccinélidos, luego de la fragmentación, aproximadamente una vez al mes (i.e., 16 de noviembre, 14 de diciembre, 21 de enero y 1 de marzo), se muestrearon coccinélidos adultos en los parches experimentales de alfalfa. Esto se hizo mediante redes entomológicas desmontables, con una apertura de 30 cm de diámetro. En cada muestreo se pasó la red cuatro veces, equivalente a muestrear 2 m<sup>2</sup>. Se hizo un total de 4 muestreos por parche (i.e., uno en cada fragmento y en cuatro puntos espacialmente equivalentes en el control), 20 por bloque y 60 en los tres bloques. En el laboratorio se separaron los insectos, contando e identificando los coccinélidos presentes en cada red.

Para evaluar si las abundancias de las distintas especies de coccinélidos variaban en las distintas fechas de muestreo se realizó un análisis de varianza (ANDEVA) de una vía para medidas repetidas. Las comparaciones múltiples fueron realizadas a través de la prueba de Tukey, con  $\alpha = 0,05$  (Zar, 1996).

Para evaluar el efecto del tipo de paisaje sobre la abundancia de coccinélidos en general y de *E. connexa* en particular, se realizaron ANDEVAs de una vía para medidas repetidas. Para evaluar si la abundancia de coccinélidos variaba en función de la distancia entre fragmentos y de la pérdida de hábitat se realizó un ANDEVA de medidas repetidas de 2 vías. En este último análisis no se incluyeron los datos provenientes del control, ya que en este no existen fragmentos ni matriz. Los datos fueron transformados con  $\log(x + 1)$  cuando no se distribuían normalmente.

## ***b) Distribución espacial de la densidad de E. connexa***

Para evaluar el efecto de la pérdida de hábitat y aislamiento diferencial sobre la distribución espacial de las densidades de *E. connexa* adultos y larvas de coccinélidos en los distintos tipos de hábitat (i.e., fragmentos vs matriz), en diciembre del 2001 cada uno de los parches de un bloque fue subdividido en 225 celdas de 4 m<sup>2</sup>, las cuales fueron marcadas con estacas a ras de suelo. Los fragmentos de los paisajes con 84% de pérdida de hábitat quedaron divididos en nueve celdas cada uno y la matriz en 189 celdas. Los fragmentos de los paisajes con 55% de pérdida de hábitat quedaron divididos en 25 celdas cada uno y la matriz en 125 celdas. En diciembre, enero y marzo se hicieron muestreos intensivos en las 225 celdas de cada paisaje, pasando la red ocho veces en cada una de ellas cubriendo toda su superficie. En cada celda se anotó el número de individuos de *E. connexa*, adultos o larvas, colectados, los cuales fueron devueltos a la celda muestreada previamente. Esta información fue mapeada, lo cual permitió tener una imagen visual de cómo se distribuían estos insectos en el espacio. Se calculó la densidad promedio de *E. connexa* en los fragmentos y en la matriz de cada paisaje. Estos valores se compararon mediante el método de Intervalos de confianza, los cuales se construyeron con las medias  $\pm 2$  errores estándar (Zar, 1996). Este método indica que cuando los intervalos de confianza se superponen entonces no hay diferencias significativas entre distintos tipos de hábitat (i.e., matriz vs fragmentos). Además, se calculó la incidencia (% de celdas ocupadas sobre el total de celdas de cada paisaje) de *E. connexa* en los diferentes paisajes y en los diferentes tipos de hábitat dentro de cada paisaje.

## **Efecto de la fragmentación y pérdida de hábitat sobre la dispersión de *E. connexa* adultos**

### ***a) Dispersión de E. connexa***

Para evaluar el movimiento de coccinélidos en los diferentes paisajes, en diciembre, enero y marzo se realizaron experimentos de marcaje-recaptura de *E. connexa* adultos, una de las especies de coccinélido más abundantes en la alfalfa (Montes, 1970). Estos fueron colectados en cultivos de alfalfa cercanos, ubicados en el Instituto de Investigación Agropecuaria, La Platina, Santiago, los que fueron llevados al laboratorio y mantenidos en una cámara de crianza con temperatura y fotoperíodo controlados (i.e., 15°C durante 12 horas luz para simular condiciones diurnas y 10°C durante 12 horas de oscuridad para simular condiciones nocturnas). A cada individuo se le marcaron los élitros con pintura acrílica de diferentes colores, identificando por medio de los colores y la ubicación de la marca el lugar donde sería liberado (Fig.2).

De las 225 celdas de cada paisaje se escogieron al azar 45, quedando representadas las celdas de fragmentos y matriz de manera proporcional a su representación en cada paisaje. En el centro de cada celda se liberaron grupos de 10 individuos marcados de igual forma. Se liberaron 450 individuos en cada uno de los paisajes de un bloque, completando un total de 2250 coccinélidos liberados en cada experimento. Debido al alto número de coccinélidos que debieron colectarse y marcarse para tener una mayor probabilidad de recaptura, los experimentos se realizaron sólo en un bloque cada vez. Experiencias previas indican que la mayor parte de las recapturas de coccinélidos se hacen entre el primer y segundo día del experimento (Grez y Prado, 2000). Por ello, las recapturas se llevaron a cabo transcurridas aproximadamente 20 horas desde la liberación. Las recapturas de individuos marcados se realizaron al mismo tiempo en que se evaluó la distribución espacial de coccinélidos, por lo tanto se usó la misma metodología indicada más arriba. En cada muestreo se anotó el número de coccinélidos de cada color presentes en cada celda. Con esta información se calculó el porcentaje de recaptura de coccinélidos en los diferentes paisajes, lo que es un indicador de su emigración (i.e., a mayor recaptura menor emigración). Además, se calculó el porcentaje de individuos que migraron ya sea entre

fragmentos, desde la matriz a los fragmentos o desde los fragmentos hacia la matriz del mismo parche, o entre distintos paisajes. Estos datos fueron analizados a través de pruebas de chi cuadrado (Zar, 1996). Para evaluar si la dispersión de coccinélidos era mayor en paisajes con fragmentos separados por 2 m o 6 m se contó el número de individuos que pasó de un fragmento a otro dentro de cada paisaje.



**Figura 2:** *Eriopis connexa* marcada con pintura acrílica.

### ***b) Distancias recorridas por E. connexa***

Los lugares de recaptura de los coccinélidos marcados fueron mapeados lo que permitió estimar las distancias lineales mínimas recorridas por cada uno de ellos luego de 20 h. Si bien es cierto, los individuos pueden haber recorrido un mayor trecho en las 20 h, esta es la única manera de estimar, en forma relativa, cuánto se mueven los individuos en los distintos paisajes (McIntyre y Wiens, 1999). Con estos datos se construyeron distribuciones de frecuencia de las distancias recorridas en cada paisaje por los adultos recapturados, estimándose además la distancia lineal media recorrida en cada situación. Para este análisis se agruparon los datos de los tres experimentos de recaptura.

## RESULTADOS

### Efecto de la fragmentación y pérdida de hábitat sobre la abundancia de coccinélidos.

#### *a) Abundancias mensuales de coccinélidos*

En este estudio se encontró un total de diez especies de coccinélidos asociados a alfalfa: *Eriopis connexa* (Germ.), *Hyperaspis sphaeridioides* Mulsant, *Hyppodamia convergens* Guerin, *Hyppodamia variegata* (Goeze), *Stethorus sp.*, *Adalia bipunctata* (L), *Coccidophilus citricola* Brèthes, *Coccidophilus sp.*, *Scymnus bicolor* Mulsant y *Scymnus loewi* Germain. De éstas, *E. connexa*, *H. sphaeridioides* y *S. bicolor* son nativas de nuestro país, el resto son especies introducidas (Prado, 1991).

La especie más abundante en nuestro estudio y que estuvo presente en todos los muestreos fue *E. connexa*, seguida en abundancia por *H. variegata*; sin embargo, esta última especie no estuvo presente en todos los muestreos. El resto de las especies presentaron bajas abundancias y estuvieron ausentes en la mayoría de los muestreos (Tabla 1). Lo anterior se ve reflejado en un efecto estadísticamente significativo de la especie y de la interacción fecha \* especie en el ANDEVA (Tabla 2).

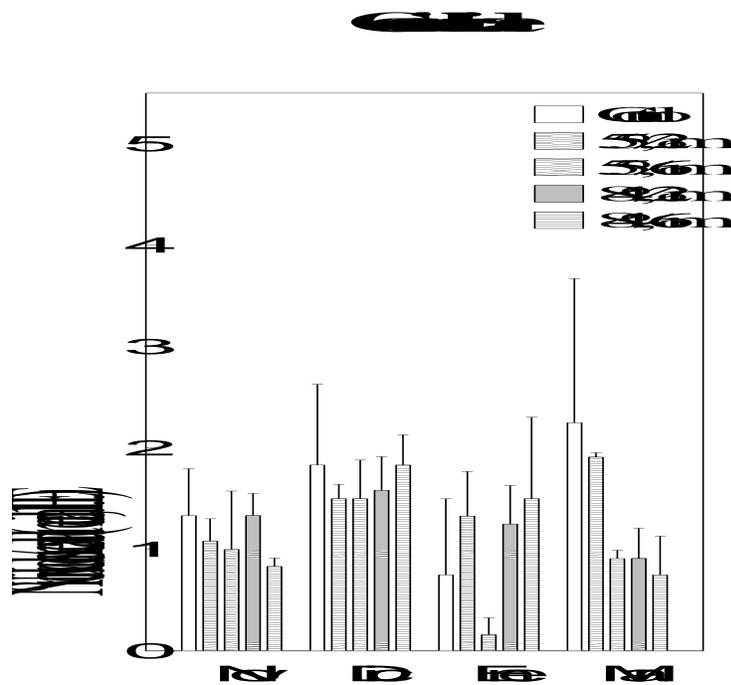
**Tabla 1:** Abundancias totales (media  $\pm$  1E.E.) de distintas especies de coccinélidos capturados mediante redes entomológicas en los meses de noviembre y diciembre del 2001 y enero y marzo del 2002. Letras distintas en la misma columna indican diferencias significativas entre las distintas fechas según Tukey ( $\alpha = 0,05$ ). Entre paréntesis se indica el número total de individuos capturados en cada fecha.

Especie	Abundancia			
	Noviembre	Diciembre	Enero	Marzo
<i>E. connexa</i>	0,72 $\pm$ 0,14 b (44)	1,5 $\pm$ 0,10 b (91)	0,95 $\pm$ 0,35 b (57)	0,43 $\pm$ 0,25 ab (26)
<i>H. sphaeridioides</i>	0 a (0)	0,03 $\pm$ 0,02 a (2)	0,05 $\pm$ 0,05 a (3)	0,01 $\pm$ 0,02 a (1)
<i>H. convergens</i>	0,21 $\pm$ 0,13 ab (13)	0 a (0)	0 a (0)	0,01 $\pm$ 0,02 a (1)
<i>H. variegata</i>	0,13 $\pm$ 0,04 a (6)	0 a (0)	0 a (0)	0,86 $\pm$ 0,25 b (52)
<i>S. bicolor</i>	0,05 $\pm$ 0,03 a (3)	0,08 $\pm$ 0,02 a (5)	0 $\pm$ 0 a (0)	0 a (0)
Otras	0,02 a (2)	0,02 $\pm$ 0,02 a (2)	0 a (0)	0,02 a (1)

**Tabla 2:** Resultados del ANDEVA para medidas repetidas para evaluar el efecto de la especie y de la fecha sobre la abundancia de coccinélidos. Los datos fueron transformados mediante  $\log(x+1)$ .

Fuente de variación	g.l	C.M	F	<i>P</i>
Especie	5	0,120	35,81	< 0,001
Error	12	0,003		
Fecha	3	0,002	1,05	0,34
Especie * Fecha	15	0,017	7,28	< 0,001
Error (Fecha)	36	0,002		

En relación a la abundancia de coccinélidos totales en los diferentes paisajes, en enero el paisaje 55%, 6 m tuvo abundancias aparentemente bajas respecto al resto de los paisajes y a las diferentes fechas estudiadas. En cambio, en marzo el control y el paisaje 55%, 2 m tuvieron las mayores abundancias (Fig. 3). Sin embargo, al analizar estadísticamente la abundancia de coccinélidos no se encontraron diferencias significativas atribuibles al tipo de paisaje, a la fecha, ni a la interacción entre ambas variables, como tampoco atribuibles al efecto de la pérdida de hábitat, a la distancia entre fragmentos, ni a su interacción (Tablas 3 y 4).



**Figura 3:** Abundancia de coccinélidos en distintos tipos de paisajes y fechas.

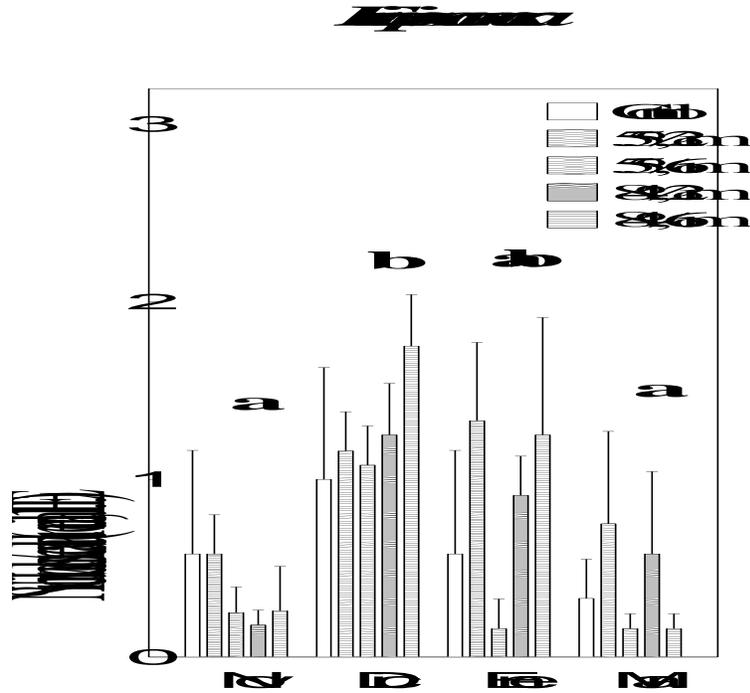
**Tabla 3:** Resultados del ANDEVA para medidas repetidas para evaluar el efecto del tipo de paisaje sobre la abundancia de coccinélidos en las distintas fechas de muestreo.

Fuente de variación	gl	C M	F	<i>P</i>
Paisaje	4	0,50	0,55	0,70
Error	10	0,91		
Fecha	3	0,60	0,68	0,57
Paisaje * Fecha	12	0,80	0,90	0,55
Error (Fecha)	30	0,89		

**Tabla 4:** Resultados del ANDEVA para medidas repetidas para evaluar el efecto de la pérdida de hábitat y distancia entre fragmentos sobre la abundancia de coccinélidos.

Fuente de variación	gl	C M	F	P
Pérdida	1	0,06	0,07	0,80
Distancia	1	1,10	1,23	0,30
Pérdida * Distancia	1	0,81	0,91	0,37
Error	8	0,88		
Fecha	3	0,82	1,67	0,20
Fecha * Pérdida	3	0,75	1,53	0,23
Fecha * Distancia	3	0,28	0,58	0,63
Fecha * Pérdida * Distancia	3	0,46	0,94	0,43
Error (Fecha)	24	0,49		

*E. connexa*, la especie más abundante en nuestro estudio, presentó las más altas abundancias en los meses de diciembre y enero, y las menores abundancias durante noviembre y marzo. En enero y marzo, el paisaje 55%, 6 m presentó las menores abundancias de *E. connexa* en relación a los otros tipos de paisajes, mientras que el paisaje 84%, 6 m presentó una alta variabilidad en la abundancia de este coccinélido durante las fechas estudiadas, presentando los meses de diciembre y enero altas abundancias y noviembre y marzo abundancias bajas (Fig. 4). Sin embargo, el análisis estadístico de la abundancia de *E. connexa* mostró diferencias significativas atribuibles solamente a la fecha de muestreo, pero no al tipo de paisaje ni a la interacción entre estos. Tampoco hubo diferencias atribuibles a la pérdida de hábitat, a la distancia entre fragmentos ni a la interacción entre estas últimas variables (Tablas 5 y 6). Sin embargo, destaca que la interacción Pérdida \* Distancia presenta  $P = 0,09$ , lo que refleja la tendencia a que en los paisajes con 55% de pérdida de hábitat esta especie tenga mayores abundancias en los separados por 2 m que en los separados por 6 m.



**Figura 4:** Abundancia de *E. connexa* en distintos paisajes y fechas. Letras distintas indican diferencia significativa entre fechas (Tukey  $\alpha = 0,05$ ).

**Tabla 5:** Resultados del ANDEVA para medidas repetidas para evaluar el efecto del tipo de paisaje sobre la abundancia de *E. connexa* en distintas fechas.

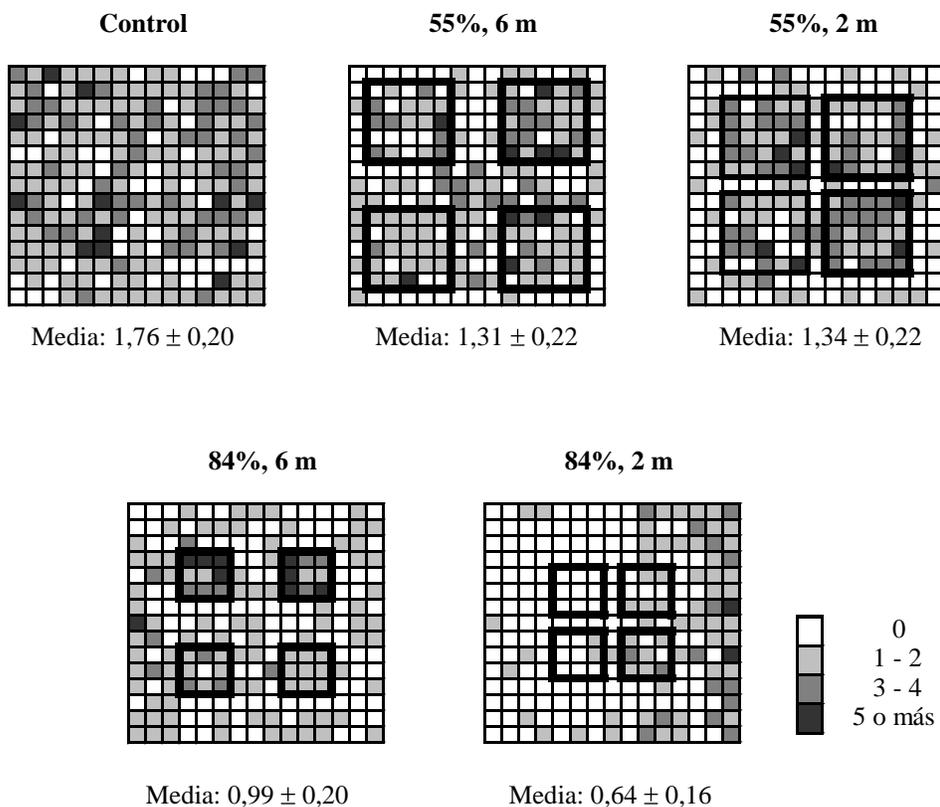
Fuente de variación	g.l.	C.M.	F	P
Paisaje	4	0,53	1,00	0,45
Error	10	0,52		
Fecha	3	2,63	7,06	< 0,05
Paisaje * Fecha	12	0,25	0,68	0,76
Error (Fecha)	30	0,37		

**Tabla 6:** Resultados del ANDEVA para medidas repetidas para evaluar el efecto de la pérdida de hábitat y distancia entre fragmentos sobre la abundancia de *E. connexa* en distintas fechas.

Fuente de variación	g.l	C.M	F	P
Pérdida	1	0,13	0,35	0,57
Distancia	1	0,52	1,40	0,27
Pérdida * Distancia	1	1,33	3,58	0,09
Error	8	0,37		
Fecha	3	2,58	9,27	< 0,05
Fecha * Pérdida	3	0,26	0,93	0,44
Fecha * Distancia	3	0,31	1,11	0,36
Fecha * Pérdida * Distancia	3	0,25	0,91	0,45
Error (Fecha)	24	0,28		

## b) Distribución espacial de la densidad de *E. connexa*

En diciembre se capturaron 1358 *E. connexa* adultos. En la Figura 4 se muestra la distribución espacial de *E. connexa* adultos durante este mes.



**Figura 4:** Distribución espacial de la densidad de *E. connexa* adultos (individuos / 4 m<sup>2</sup>) en diciembre 2001. Se muestran celdas con 0, entre 1 y 2, entre 3 y 4 o con más de 5 coccinélidos. En línea más gruesa se muestran los límites de los fragmentos.

En general, *E. connexa* fue 3 veces más densa en los fragmentos que en la matriz ( $1,94 \pm 0,08$  v/s  $0,63 \pm 0,4$  respectivamente). Esta diferencia de densidad entre fragmentos y matriz también se observa al interior de cada uno de los paisajes, a excepción del paisaje con 84%, 2 m donde la densidad de coccinélidos fue similar y baja tanto en fragmentos como en la matriz (Tabla 7).

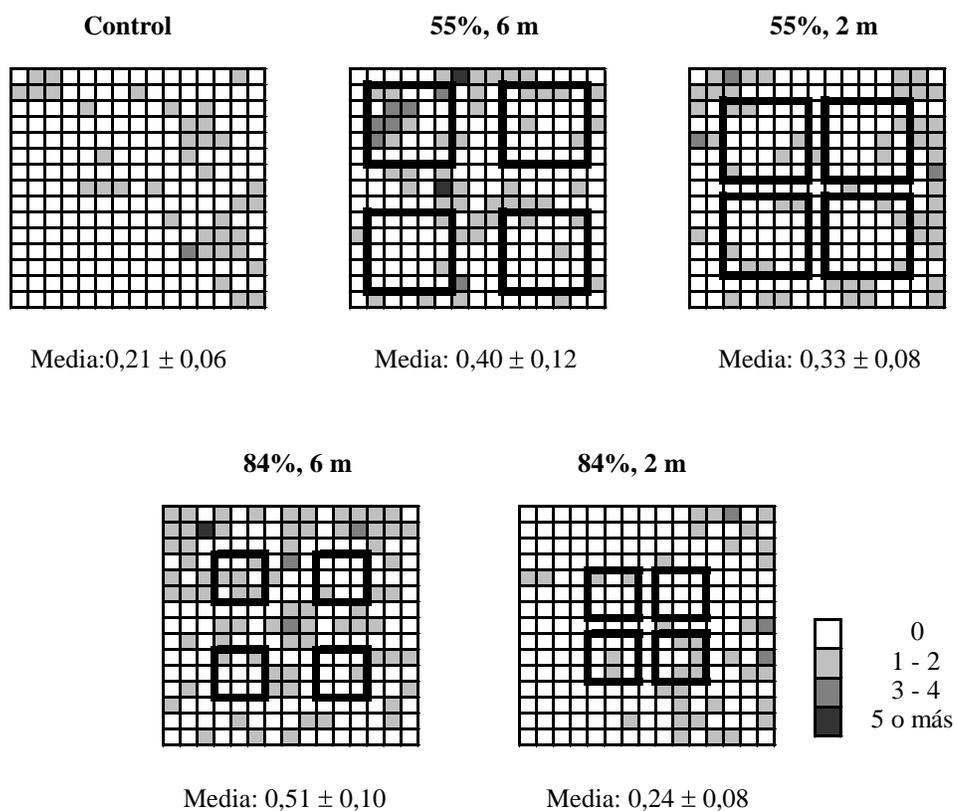
Con respecto a la incidencia de individuos, en diciembre el control presentó la mayor parte de sus celdas ocupadas (79,5%). Los paisajes 55%, 6 m y 55%, 2 m tuvieron un poco más de la mitad de sus celdas ocupadas (58,2% y 56%, respectivamente) y en el paisaje 84%, 6 m esto ocurrió en un 52,9% de las celdas. Finalmente, el paisaje 84%, 2 m solamente tuvo un 34,2% de las celdas ocupadas. En cuanto a la incidencia según tipo de hábitat en cada paisaje, en el paisaje 55%, 6 m la mayor incidencia de individuos ocurrió en los fragmentos (79% de las celdas ocupadas), con menos de la mitad de las celdas ocupadas en la matriz (41,6%). Lo mismo ocurrió en el paisaje 55%, 2 m en que también una alta incidencia ocurrió en los fragmentos (85%), y una baja en la matriz (32,8%). En el paisaje 84%, 6 m casi la totalidad de las celdas de los fragmentos presentaron coccinélidos (97,2%) y en la matriz esto ocurrió en sólo el 44,4% de las celdas. Por último, en el paisaje 84%, 2 m el porcentaje de celdas ocupadas por coccinélidos fue bajo tanto en los fragmentos como en la matriz (38,9% y 33,3%, respectivamente).

**Tabla 7:** Comparación de los promedios de densidad de *E. connexa* entre fragmentos y matriz en los distintos tipos de paisaje según el método de Intervalos de confianza, diciembre 2001. ns: diferencia no significativa, \*: intervalos no se superponen, por lo tanto, son diferentes.

		55%, 6 m	55%, 2 m	84%, 6 m	84%, 2 m
Fragmentos	Media $\pm$ 2 E.E.	1,97 $\pm$ 0,38	2,43 $\pm$ 0,36	3,00 $\pm$ 0,72	0,58 $\pm$ 0,34
	I. de confianza	[1,59 – 2,35]	[2,07 – 2,79]	[2,28 – 3,72]	[0,24 – 0,92]
Matriz	Media $\pm$ 2 E.E.	0,78 $\pm$ 0,20	0,46 $\pm$ 0,14	0,61 $\pm$ 0,14	0,65 $\pm$ 0,18
	I. de confianza	[0,58 – 0,98]	[0,32 – 0,60]	[0,47 – 0,75]	[0,47 – 0,83]
		*	*	*	n s

En enero del 2002 se capturaron sólo 382 *E. connexa* adultos. En la figura 5 se muestra la distribución espacial de adultos de esta especie durante este mes. *Eriopis connexa* fue levemente más densa en la matriz que en los fragmentos ( $0,41 \pm 0,03$  vs  $0,25 \pm 0,03$  respectivamente). Sin embargo, las diferencias en densidades entre hábitats fue sólo significativamente mayor en la matriz en el paisaje 55%, 2 m (Tabla 8).

En relación a la incidencia de coccinélidos, a pesar de la baja abundancia de coccinélidos en el control los individuos estuvieron presentes sólo en el 16,8% de las celdas. En los paisajes 55%, 6 m y 55%, 2 m la incidencia de coccinélidos fue baja (25,3% en ambos casos), similar a lo ocurrido en ambos paisajes con 84% de pérdida de hábitat en que la incidencia alcanzó un 34,7%. El porcentaje de celdas ocupadas por los individuos en la matriz de los paisajes 55%, 6 m y 55%, 2 m alcanzó sólo un 28,8% y un 32,8% respectivamente, siendo aún más bajo en los fragmentos, con un 21% en ambos paisajes. En el paisaje 84%, 6 m, la matriz tuvo un mayor porcentaje de celdas ocupadas por coccinélidos (36,5%) que en el 84%, 2 m (16,4%) y en los fragmentos de ambos paisajes la incidencia fue sólo de un 25%.



**Figura 5:** Distribución espacial de la densidad de *E. connexa* adultos (individuos / 4 m<sup>2</sup>) en enero 2002. Se muestran celdas con 0, entre 1 y 2, entre 3 y 4 o con más de 5 coccinélidos. En línea más gruesa se muestran los límites de los fragmentos.

**Tabla 8:** Comparación de los promedios de densidad de *E. connexa* entre fragmentos y matriz en los distintos tipos de paisaje según el método de Intervalos de Confianza, enero 2002. ns: diferencia no significativa, \*: intervalos no se superponen, por lo tanto, las densidades son diferentes.

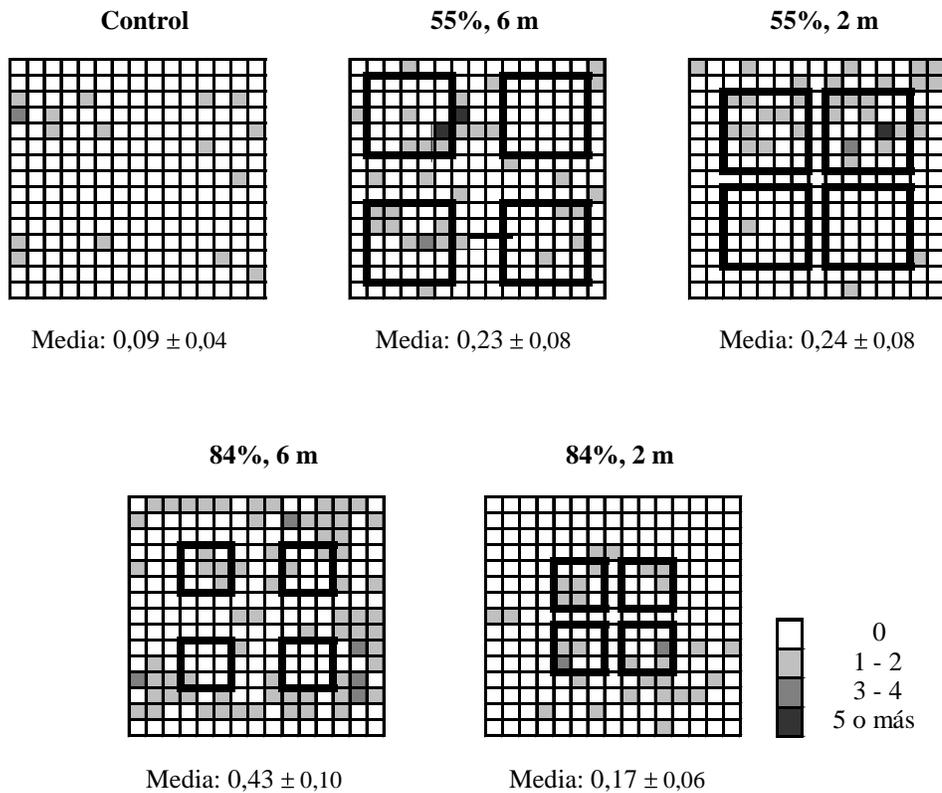
		55%, 6 m	55%, 2 m	84%, 6 m	84%, 2 m
Fragmentos	Media $\pm$ 2 E.E.	0,38 $\pm$ 0,18	0,19 $\pm$ 0,10	0,31 $\pm$ 0,2	0,28 $\pm$ 0,18
	I. de confianza	[0,20 - 0,56]	[0,09 - 0,29]	[0,11 - 0,51]	[0,10 - 0,46]
Matriz	Media $\pm$ 2 E.E.	0,42 $\pm$ 0,16	0,45 $\pm$ 0,14	0,54 - 0,12	0,24 $\pm$ 0,081
	I. de confianza	[0,26 - 0,58]	[0,31 - 0,59]	[0,42 - 0,66]	[0,16 - 0,32]
		ns	*	ns	ns

En marzo se capturaron 261 *E. connexa* adultos. La Figura 6 muestra la distribución espacial de las densidades de esta especie para esta fecha. En general, la densidad de *E. connexa* fue igual en los fragmentos y la matriz (0,23  $\pm$  0,03 y 0,23  $\pm$  0,02, respectivamente). Lo mismo ocurre al interior de cada uno de los paisajes, excepto en el paisaje 84%, 2 m, en que la densidad fue mayor en los fragmentos (Tabla 9).

La incidencia de coccinélidos fue muy baja en todos los paisajes. La incidencia más baja se observó en el control, con sólo el 7,1% de las celdas ocupadas, en cambio la más alta se obtuvo en el paisaje 84%, 6 m, con un 32 % de incidencia. Los paisajes 55%, 6 m y 55%, 2 m presentaron una incidencia de un 15,6% y el paisaje 84%, 2 m presentó el 13,8% de sus celdas ocupadas.

El porcentaje de celdas ocupadas por los coccinélidos en los paisajes 55%, 6 m y 55%, 2 m, tanto en la matriz como en los fragmentos fue bajo. En la matriz la incidencia fue de 14,4% y de 11,2% en cada paisaje respectivamente y en los fragmentos fue de 17% y 21%. En el paisaje 84%, 6 m la matriz presentó un mayor porcentaje de celdas ocupadas

que los fragmentos (34,4% y 19,4% respectivamente), en cambio, en el paisaje 84%, 2 m ocurrió lo inverso (39,8% de incidencia en los fragmentos vs 9% en la matriz).



**Figura 6:** Distribución espacial de la densidad de *E. connexa* adultos (individuos / 4 m<sup>2</sup>) en marzo 2002. Se muestran celdas con 0, entre 1 y 2, entre 3 y 4 o con más de 5 coccinélidos. En línea más gruesa se muestran los límites de los fragmentos.

**Tabla 9:** Comparación de los promedios de densidad de *E. connexa* entre fragmentos y matriz en los distintos tipos de paisaje según el método de Intervalos de confianza, marzo 2002. ns: diferencia no significativa, \*: intervalos no se superponen, por lo tanto, las densidades son diferentes.

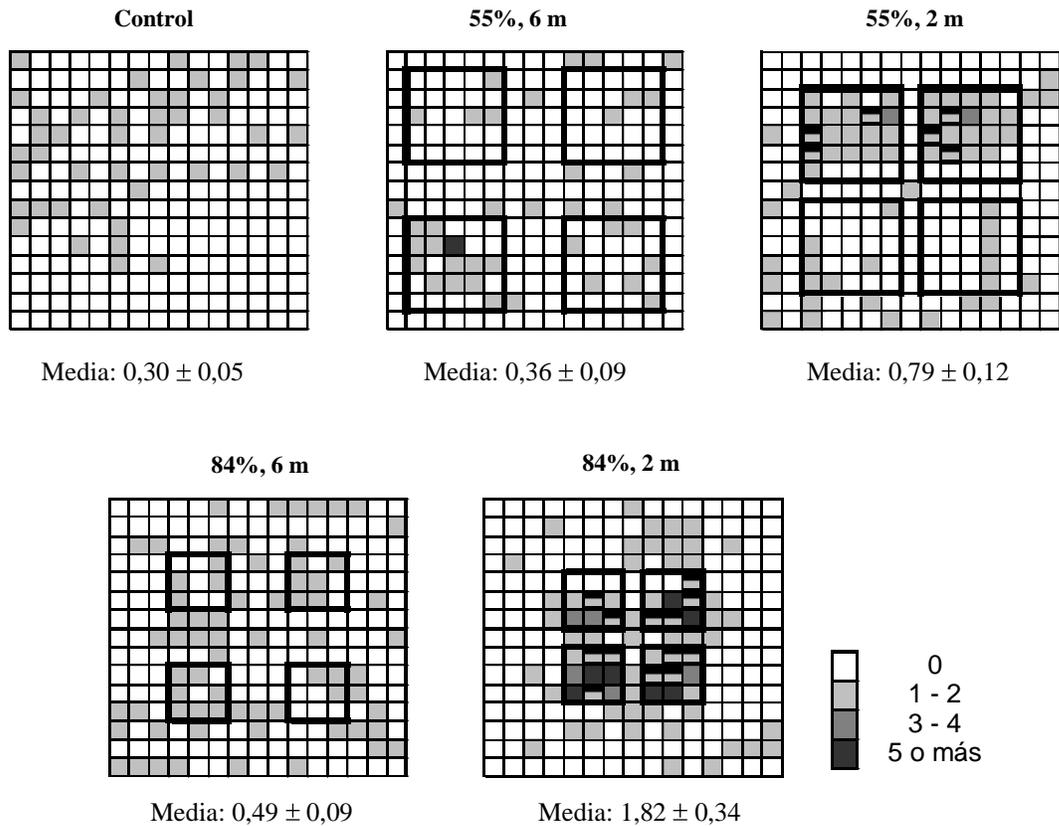
		55%, 6 m	55%, 2 m	84%, 6 m	84%, 2 m
Fragmentos	Media $\pm$ 2 E.E.	0,29 $\pm$ 0,14	0,36 $\pm$ 0,16	0,28 $\pm$ 0,18	0,56 $\pm$ 0,30
	I. de confianza	[0,15 - 0,43]	[0,20 - 0,52]	[0,10 - 0,46]	[0,26 - 0,86]
Matriz	Media $\pm$ 2 E.E.	0,18 $\pm$ 0,10	0,14 $\pm$ 0,08	0,46 - 0,10	0,24 $\pm$ 0,04
	I. de confianza	[0,08 - 0,28 ]	[0,06 - 0,22]	[0,36 - 0,56]	[0,06 - 0,14 ]
		ns	ns	ns	*

En diciembre, enero y marzo se evaluó también la densidad de larvas de coccinélidos. En diciembre y enero las abundancias de larvas fueron bajas, con 48 y 198 individuos respectivamente. Sin embargo, en marzo hubo un aumento de ellas, colectándose un total de 847 individuos. Este mes las larvas de coccinélidos fueron 10 veces más densas en los fragmentos que en la matriz ( $3,06 \pm 0,45$  v/s  $0,29 \pm 0,03$  respectivamente). Esta diferencia de densidad entre fragmentos y matriz se observó también al interior de cada paisaje, siendo siempre mayor en los fragmentos (Tabla 10).

Con respecto a la incidencia de individuos, en marzo el control presentó sólo el 20% de sus celdas ocupadas, el paisaje 55%, 6 m el 17,3%, el paisaje 55%, 2 m el 29,3% y los paisajes 84%, 6 m y 84%, 2 m un poco más del 30%. Las incidencias también siempre fueron mayores en los fragmentos que en la matriz: 27% vs 9,6% en el paisaje 55%, 6 m, 48% vs 14,4% en el paisaje 55%, 2 m, 55,5% vs 26,5% en el paisaje 84%, 6 m y 86,2 vs 23,8%, en el paisaje 84%, 2 m.

**Tabla 10:** Comparación de los promedios de densidad de larvas de coccinélidos en los distintos tipos de paisaje según el método de Intervalos de Confianza, marzo 2002. ns: diferencia no significativa, \*: intervalos no se superponen, por lo tanto, son diferentes.

		55%, 6 m	55%, 2 m	84%, 6 m	84%, 2 m
Fragmentos	Media $\pm$ 2 E.E.	0,68 $\pm$ 0,20	1,54 $\pm$ 0,26	1,08 $\pm$ 0,22	9,25 $\pm$ 1,63
	I. de confianza	[0,28 – 1,08]	[1,02- 2,06]	[0,64 – 1,52]	[5,99 – 12,50]
Matriz	Media $\pm$ 2 E.E.	0,10 $\pm$ 0,03	0,19 $\pm$ 0,05	0,38 - 0,05	0,41 $\pm$ 0,06
	I. de confianza	[0,04 – 0,16]	[0,09 – 0,29]	[0,28 – 0,48]	[0,29 – 0,53]
		*	*	*	*



**Figura 7:** Densidad de larvas de coccinélidos (individuos / 4 m<sup>2</sup>). marzo 2002. Se muestran celdas con 0, entre 1 y 5, entre 6 y 10, entre 11 y 15 o con más de 16 larvas. En línea más gruesa se muestran los límites de los fragmentos.

## Efecto de la fragmentación y pérdida de hábitat sobre la dispersión de *E. connexa* adultos

### a) *Dispersión de individuos*

En diciembre 38 coccinélidos fueron recapturados (1,7% de los individuos liberados). Del total de recapturas, el 34,2% corresponde a individuos que se mantuvieron en el mismo lugar donde fueron liberados y el 65,8% se movió, ya sea dentro del mismo

tipo de hábitat o entre la matriz y los fragmentos. El mayor porcentaje de recapturas fue en el control, seguido por los paisajes fragmentados con menor pérdida de hábitat y el paisaje 84%, 6 m, mientras que el menor porcentaje de recapturas fue en el paisaje 84%, 2 m. Las diferencias sólo fueron significativas al 7% (Tabla 11). En los paisajes fragmentados, el 62,5% de los coccinélidos fue recapturado en los fragmentos y el 37,5% en la matriz, con un 29,2% recapturado en el mismo fragmento en que fueron liberados. De los individuos que se movieron ( $n = 17$ ), siete lo hicieron de fragmento a fragmento, pero ninguno se movió desde un fragmento a la matriz. Igual número de individuos ( $n = 5$ ) se movió desde la matriz a los fragmentos y de matriz a matriz. Estas diferencias fueron estadísticamente significativas ( $P = 0,02$ ) (Tabla 12). Dentro del mismo paisaje sólo en el 84%, 2 m hubo un individuo que se desplazó entre fragmentos. Sólo un individuo se movió entre paisajes y lo hizo entre la matriz del paisaje 84%, 2 m hacia el control.

En enero fueron recapturados 30 coccinélidos (1,3% del total liberado). De estos, el 23,3% permaneció en el mismo lugar en que fueron liberados y el 76,7% se desplazó, ya sea dentro del mismo tipo de hábitat o entre la matriz y los fragmentos. El mayor porcentaje de recapturas fue en los paisajes con menor pérdida de hábitat, pero, en general, las recapturas no difirieron entre paisajes (Tabla 11). El 48% de los individuos se recapturó en los fragmentos y el 52% se recapturó en la matriz. Sólo un individuo se desplazó entre fragmentos del mismo paisaje, esto fue en el paisaje 55%, 2m. Hubo cuatro individuos que migraron entre paisajes. En general, no se observaron diferencias significativas entre los porcentajes de individuos que migraron entre distintos tipos de hábitats (Tabla 12). En marzo se recapturaron 42 individuos (1,9% del total liberado). De estos el 40,5% se mantuvo en su lugar de liberación y el 59,5% se movió entre fragmentos y matriz, o dentro del mismo tipo de hábitat en que fueron liberados. El mayor porcentaje de recapturas fue en el paisaje 55%, 6 m seguido por los dos paisajes con 84% de pérdida de hábitat y el control. Las menores recapturas fueron en el paisaje 55%, 2 m. Estas diferencias fueron significativas sólo al 10% (Tabla 11). En los paisajes fragmentados, el 52,8% de los individuos fue recapturado en los fragmentos y el 47,2% en la matriz, con un 44,4% recapturado en el mismo lugar en que fueron liberados. De los individuos que se movieron ( $n = 20$ ), la mayoría de ellos permanecieron en el mismo tipo de hábitat y sólo tres de ellos se movieron de un hábitat a otro. Ningún individuo se movió entre fragmentos del mismo

paisaje. Hubo sólo un individuo que se movió entre paisajes, haciéndolo desde el control hacia el paisaje 55%, 6 m. El 60% de los cochinélicos que se desplazaron (i.e., 12 de 20 individuos) permaneció en la matriz, y sólo el 25% lo hizo en los fragmentos (Tabla 12).

**Tabla 11:** Porcentaje de *E. connexa* adultos recapturados en diferentes tipos de paisajes, en diciembre 2001, enero y marzo 2002. En cada paisaje fueron liberados 450 individuos, en diciembre, enero y marzo se recapturaron 38, 30 y 42 individuos respectivamente.

<b>Recapturas (%)</b>							
	<b>Control</b>	<b>55%, 6m</b>	<b>55%,2m</b>	<b>84%, 6m</b>	<b>84%, 2m</b>	$\chi^2$ (gl=4)	<i>P</i>
<b>Diciembre</b>	3,1	1,6	1,8	1,3	0,7	8,73	0,07
<b>Enero</b>	1,1	1,3	2,0	1,1	1,1	2,03	0,73
<b>Marzo</b>	1,3	2,9	0,7	2,4	2,0	7,79	0,10

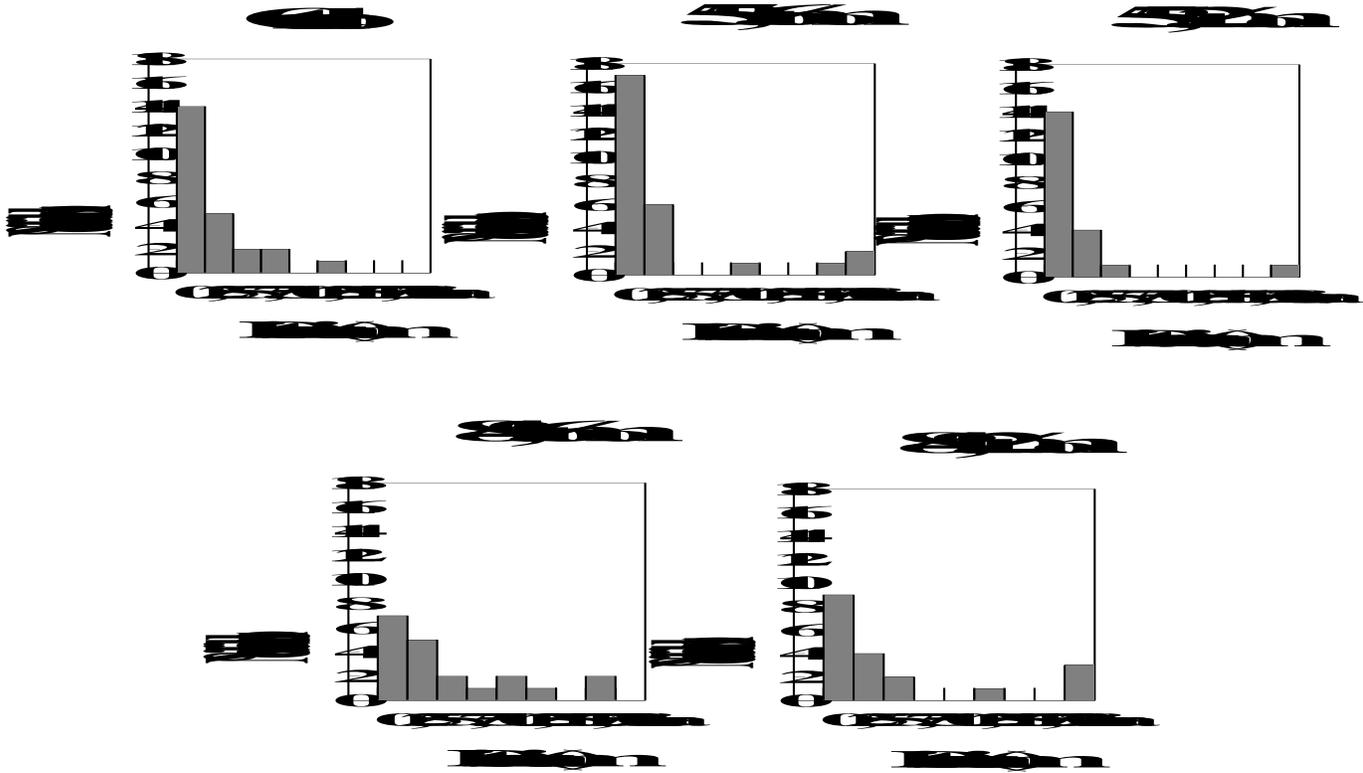
**Tabla 12:** Número y porcentaje (sobre el total de liberados) de *E. connexa* que migró desde la matriz hacia el interior de un fragmento, desde el interior de un fragmento hacia la matriz, de matriz a matriz, y de fragmento a fragmento (puede ser el mismo fragmento), en diciembre 2001, enero y marzo 2002. Sólo se consideraron en este análisis las recapturas de individuos que se movieron desde el lugar de liberación, excluido el control. Fueron liberados 1240 y 560 coccinélidos en la matriz y fragmentos respectivamente.

	Tipo de movimiento (% recapturado)				$\chi^2$ (gl=3)	P
	Matriz	Fragmento	Matriz	Fragmento		
	a	a	a	a		
	Fragmento	Matriz	Matriz	Fragmento		
<b>Diciembre</b>	5 (0,004)	0 (0)	5 (0,004)	7 (0,013)	9,39	0,02
<b>Enero</b>	5 (0,004)	3 (0,005)	7 (0,005)	3 (0,005)	0,37	0,95
<b>Marzo</b>	2 (0,002)	1 (0,002)	12 (0,010)	5 (0,009)	9,90	0,01

**b) Distancias recorridas por *E. connexa***

Al evaluar las distancias recorridas por los 110 individuos de *E. connexa* adultos recapturados en los experimentos de dispersión de diciembre, enero y marzo se observó que estos coccinélidos se desplazaron un promedio de  $8,7 \pm 2,6$  m. En todos los paisajes la mayor cantidad de individuos recapturados (n = 61) se mantuvo en el mismo lugar en que fueron liberados o se desplazaron distancias menores a 2,5 m, es decir, permanecieron en la celda en que fueron liberados o migraron hacia la celda vecina. Veinticuatro individuos se movieron sólo entre 2,5 y 5 m, 19 se desplazaron entre 5 y 20 m y 6 recorrieron distancias

mayores a 30 m, abandonando el paisaje en que inicialmente fueron liberados. El desplazamiento promedio en los distintos paisajes varió entre 3,0 y 20 m aproximadamente (Fig. 8).



**Figura 8:** Distancias recorridas (metros) por *E. connexa* adultos en los distintos tipos de paisaje en diciembre 2001, enero y marzo 2002. Fuera: indica individuos que se movieron entre paisajes.

## DISCUSION

En este trabajo se encontraron diez especies de coccinélidos asociados a los cultivos de alfalfa. De estas, la mayor parte son especies exóticas las cuales fueron introducidas al país para el control biológico de áfidos (Zúñiga *et al.*, 1986). Sólo una de ellas, *E. connexa*, fue colectada en todos los muestreos realizados. Esta especie es nativa y tiene una amplia área de distribución, se extiende desde el extremo norte del país hasta la Patagonia, por lo tanto, se le puede colectar en cualquier región de nuestro territorio. Además, *E. connexa* es especialmente abundante en cultivos de leguminosas infestados de áfidos de diversas especies (Montes, 1970; Martos y Niemeyer, 1990). Por lo anterior, no es extraño encontrarlas en nuestro cultivo experimental en forma permanente y abundante.

La abundancia de las distintas especies de coccinélidos varió a lo largo del período de tiempo evaluado (noviembre a marzo), siendo las especies más abundantes *E. connexa* e *H. variegata*, lo que coincide con otros estudios que las muestran como las especies más comunes asociadas a cultivos de alfalfa (Grez, 1997; Grez y Prado 2000). Las otras especies de coccinélidos, en general, obtuvieron muy bajas abundancias probablemente porque o son naturalmente raras (i.e., poco frecuentes poco abundantes, Rabinowitz *et al.*, 1986) o porque sus actividades de alimentación y/o reproducción no dependen prioritariamente de la alfalfa. Las fluctuaciones en las abundancias de las distintas especies y la ausencia de algunas de ellas en ciertas fechas se debe probablemente a las diferencias en su biología en cuanto a época reproductiva que varía en función de las condiciones ambientales imperantes. Se ha demostrado que incluso dentro de una misma especie de coccinélido la eclosión de los huevos y la duración de los estados inmaduros de desarrollo (i.e., larvas y pupas) están regulados por la temperatura y humedad ambiental (Hagen, 1962; Etchégaray y Barrios, 1979; Etchégaray, 1982). Así por ejemplo, a 23°C el período de incubación de los huevos de *E. connexa* es de cuatro días, el período larvario de 13 a 15 días y el de pupa de 7 a 8 días, mientras que a 20°C estos períodos de tiempo son de seis, 17 y 8,5 días respectivamente. Además la temperatura afecta el porcentaje de eclosión de huevos, siendo el óptimo de 23°C, a la cual eclosiona el 60% de los huevos (Etchégaray y Barrios, 1979; Etchégaray, 1982). Es posible que las especies más tardías requieran mayor temperatura acumulada (i.e., grados-días) que *E. connexa* para iniciar su actividad. La

temporalidad de los diferentes coccinélidos también podría depender de la temporalidad de las diferentes especies de presas, las que podrían aparecer en diferentes épocas del año. Sin embargo, los coccinélidos son especies bastante generalistas, consumiendo una gran variedad de especies de áfidos, además de huevos de lepidópteros, otros insectos y polen, por lo que esta hipótesis parece poco probable.

*Eriopsis connexa*, especie en la que se centró este estudio, durante el período de tiempo evaluado generalmente presentó las abundancias más altas en diciembre y enero y las menores en noviembre y marzo. Esta especie, como otros coccinélidos, hiberna (Hagen, 1962). A inicios de primavera, con el aumento de la temperatura ambiental, los adultos se activan y comienzan a colonizar nuevos hábitats para alimentarse y reproducirse (Etchégaray, 1982). En octubre la alfalfa de este estudio fue segada y comenzó a crecer activamente. Esto probablemente gatilló la colonización de este cultivo por parte de insectos, entre ellos áfidos sobre los cuales se alimentan los coccinélidos. Así, en noviembre, *E. connexa* comenzó a colonizar el sistema, luego que las condiciones ambientales (i.e., recursos alimenticios y clima) le habrían sido favorables. En diciembre y enero, los niveles poblacionales de *E. connexa* se incrementaron no sólo debido a la permanente colonización desde otros hábitats sino además debido a la reproducción dentro de los parches experimentales, lo cual se evidenció por la presencia de larvas ya a partir de diciembre. En marzo su abundancia comenzó a disminuir, pasando a un segundo lugar con respecto a *H. variegata*. Los patrones de abundancia de estas dos especies a lo largo del tiempo coinciden con lo descrito en trabajos anteriores, que muestran que las poblaciones de *E. connexa* se concentran al inicio del verano, en cambio las de *H. variegata* lo hacen hacia fines de esta estación (Martos y Niemeyer, 1990; Grez, 1997). La dinámica temporal desfasada de estas dos especies de coccinélidos es interesante por cuanto podría estar indicando un mecanismo de evasión de competencia inter-específica. Ambas especies utilizan más o menos los mismos recursos y por lo tanto, el separarse en el tiempo podría ser una estrategia adecuada para acceder a una mayor cantidad de ellos. Sin embargo esta es una hipótesis que debe ser demostrada.

Contrario a la tendencia general en que la abundancia de insectos se ve influenciada por la configuración espacial del paisaje (Grez, 1995; Collinge y Forman, 1998; McIntire y Wiens, 1998; Collinge, 2000), en este estudio los muestreos mensuales de coccinélidos no

mostraron un efecto significativo del tipo de paisaje sobre la abundancia de coccinélidos totales. Aún cuando inicialmente (noviembre) *E. connexa* tendió a ser más abundante en el control y en uno de los paisajes con menor pérdida de hábitat (55%, 2 m), en general la pérdida de hábitat no afectó significativamente la abundancia de esta especie. Sin embargo, a igual pérdida de hábitat, la abundancia de *E. connexa* tendió a depender de la distancia entre fragmentos (Efecto pérdida de hábitat \* distancia = 0,09, Tabla 6). En los paisajes con 55% de pérdida de hábitat, en general, *E. connexa* tuvo mucho mayores abundancias (i.e., abundancias hasta 7 veces mayores) en aquellos cuyos fragmentos estaban separados por 2 m que en los separados por 6 m. En los paisajes con 84% de pérdida de hábitat, si bien en noviembre, diciembre y enero *E. connexa* fue levemente más abundante en los paisajes con fragmentos separados por 6 m, en marzo se mantiene la tendencia observada en los paisajes con 55% de pérdida de hábitat. Lo anterior sugiere que los coccinélidos desarrollarían mayores abundancias en paisajes más continuos. Esto es, una distancia de 2 m no sería suficiente para que *E. connexa* percibiera el paisaje como fragmentado.

Si bien en noviembre las mayores abundancias de *E. connexa* se encontraron en los paisajes control y 55%, 2 m, como era lo esperado, a partir de diciembre fue muy frecuente observar mayores abundancias de coccinélidos en paisajes fragmentados que en el control (con la sola excepción de algunos de los paisajes separados por 6 m, como se hizo notar anteriormente). Esto podría deberse al “empaquetamiento” que suele ocurrir después de la fragmentación, acumulándose los individuos en los fragmentos remanentes debido a la colonización de organismos que utilizaban el hábitat perdido (Collinge y Forman, 1998). Estos individuos comenzarían a reproducirse y a permanecer en abundancias mayores en estos hábitats reducidos. Por lo anterior, aún cuando inicialmente los coccinélidos tendieron a ser más abundantes en paisajes con menor pérdida de hábitat y menor aislamiento, en general la fragmentación no afectaría negativamente la abundancia de coccinélidos; por el contrario, esta podría aumentar la concentración de individuos en los hábitats remanentes. Esto ha sido observado anteriormente en insectos de pastizales, donde ambientes fragmentados soportan una mayor abundancia y riqueza de especies que ambientes no fragmentados (Collinge y Forman, 1998).

A partir de los muestreos intensivos se observó que inicialmente la abundancia e incidencia de *E. connexa* fueron mayores en el control y en los paisajes con 55% que en los

paisajes con 84% de pérdida de hábitat, concordando con lo predicho al inicio de este estudio (véase predicción a). En enero y marzo, cuando los adultos de *E. connexa* fueron escasos, su abundancia e incidencia fueron bajas en todos los paisajes. Además, las mayores abundancias e incidencias de *E. connexa* ocurrieron en el paisaje 84%, 6 m y las menores en el control. El hecho de que en un principio los coccinélidos hayan sido más abundantes y frecuentes en paisajes con menor pérdida de hábitat, incluido el control, y que un tiempo más tarde lo hayan sido en los paisajes con mayor pérdida de hábitat, indica que los efectos de la fragmentación son variables en el tiempo.

En cuanto a las larvas, su abundancia e incidencia fue baja en diciembre y enero, y muy alta en marzo, debido a la fenología de estos insectos. Trabajos realizados en parches de alfalfa posteriormente a este estudio (FONDECYT 1011041) en los que se pudo identificar las larvas a nivel de especies, indican que las larvas de *E. connexa*, *H. convergens* y *H. variegata* son todas muy poco abundantes a principio de verano, aumentando paulatinamente a través del tiempo hasta alcanzar su mayor abundancia en marzo. En este mes la especie dominante como larva es *H. variegata*, con hasta seis veces mayores abundancias que las otras dos especies. Por lo tanto, los patrones de abundancia de larvas en marzo reflejan principalmente lo que ocurre con las de *H. variegata*. Similar a lo ocurrido para coccinélidos adultos, en marzo la mayor incidencia de larvas de coccinélidos la tuvieron los paisajes con 84% de pérdida de hábitat y la menor el paisaje no fragmentado. Por otra parte, las larvas, en esta época del año se concentran en los fragmentos, aún cuando para los adultos esto fue menos evidente. Dado que las larvas tienen una muy baja capacidad de dispersión, su abundancia en un determinado hábitat muy probablemente refleja eventos de reproducción de los adultos allí y no eventos de inmigración de ellas a estos hábitats. Por esto, el análisis de la abundancia de larvas es un indicador de la adecuación biológica de los adultos en paisajes fragmentados. Así, los resultados de larvas muestran que los paisajes pequeños, con alta pérdida de hábitat fueron más apropiados para la reproducción de los adultos. Además, dada su baja capacidad de dispersión, ellas resultaron más agrupadas en los fragmentos a diferencia de los adultos que podían más fácilmente moverse a la matriz.

En diciembre la distribución espacial de los coccinélidos adultos puede ser explicada por sus conductas de dispersión. En general, en los paisajes en que los

coccinélidos fueron más abundantes se recapturaron más individuos. El control tuvo la mayor abundancia y también el mayor porcentaje de recaptura, mientras el paisaje 84%, 2 m presentó los menores valores para ambas variables. Dado que las recapturas serían un indicador de la emigración (i.e., a menores recapturas mayor emigración), los resultados sugieren que el efecto de la fragmentación del hábitat sobre los coccinélidos depende, al menos en parte, de su emigración desde los diferentes tipos de paisajes. Sin embargo, en enero y marzo, los patrones de abundancia no son tan coincidentes con los de recaptura, por cuanto si bien en ambos meses, principalmente en marzo, las abundancias de coccinélidos entre paisajes difirieron levemente, los porcentajes de recaptura no lo hicieron.

La variación temporal de las densidades de los coccinélidos entre paisajes es también evidente cuando se observa su distribución dentro de los paisajes. Mientras en diciembre los adultos fueron usualmente más abundantes en los fragmentos que en la matriz, en enero y marzo esta diferencia generalmente desaparece (i.e., la mayoría de los casos sin diferencias significativas, véase tablas 8 y 9). Estos cambios en el uso relativo de ambos tipos de hábitat pueden ser explicados por los cambios en la calidad relativa de la vegetación en los fragmentos y la matriz, los cuales pueden determinar las condiciones bióticas y abióticas que afectan la sobrevivencia de coccinélidos. De hecho, se ha demostrado que las características de la alfalfa tales como la altura de la planta, su estado de crecimiento, o la cobertura vegetal juegan un rol crucial sobre la abundancia de coccinélidos, ya que ellas al modular las variables bióticas (e.g., abundancia de presas) y abióticas (e.g., humedad del aire, temperatura) podrían favorecer la reproducción o sobrevivencia de los coccinélidos (Elliot *et al.*, 2002; Hossain *et al.*, 2002). A pesar de esto, la literatura sobre fragmentación del hábitat ha ignorado el rol que juega la calidad de la matriz (Fahrig, 2003) y usualmente considera a los fragmentos como unidades invariables. Pero, tanto la matriz como los fragmentos pueden cambiar a través del tiempo. De hecho este fue el caso en el presente estudio. En diciembre la alfalfa en los fragmentos estaba en activo crecimiento vegetativo y reproductivo, con hojas verdes y abundantes flores, mientras la matriz estaba constituida por alfalfa de baja altura, con menor cobertura vegetativa y sin flores. Entonces, en esta época del año los fragmentos habrían entregado a los coccinélidos un hábitat de mejor calidad que la matriz. Experimentos paralelos a esta Memoria de Título demostraron que en esta época los coccinélidos sobrevivían más en los

fragmentos que en la matriz lo que apoya lo propuesto anteriormente (Grez *et al.*, 2003). En enero la alfalfa en los fragmentos (que nunca fue cortada) comenzó a semillar y a envejecer, llegando en marzo a estar constituida en gran medida por hojas secas. Dada estas condiciones, probablemente en estos meses los fragmentos soportaron una baja cantidad de recursos alimenticios. Por el contrario, en esta época la matriz presentaba alfalfa corta pero verde y en activo crecimiento vegetativo. Esto explicaría las menores diferencias en las abundancias de coccinélidos entre fragmentos y matriz en esta época del año.

Los cambios en la calidad de la matriz y los fragmentos pueden haber afectado los patrones de densidad de los coccinélidos dentro de un paisaje a través de sus efectos sobre las conductas de dispersión de estos insectos. En diciembre, en los paisajes fragmentados, la mayoría de los coccinélidos tendieron a permanecer en los fragmentos y ninguno de ellos se desplazó desde los fragmentos hacia la matriz, lo cual coincide con las mayores abundancias de coccinélidos en los fragmentos que en la matriz. En enero y marzo, en cambio, ellos tienen la misma probabilidad de permanecer en la matriz que en los fragmentos, lo cual es también consistente con la similar densidad en fragmentos y matriz en esta época del año. Un fenómeno parecido fue observado por Hossain *et al.* (2002), quien estudió los patrones de movimiento de artrópodos entre alfalfa segada y no segada. Inmediatamente después del corte de la alfalfa los artrópodos tendieron a desplazarse hacia la vegetación no segada. Después de un corto período de tiempo (1 a 3 días) estos movimientos disminuyeron y, después que la alfalfa segada comenzó a rebrotar (20 días) algunas especies, incluidos depredadores, migraron hacia ella desde la alfalfa no segada. Ellos concluyen que esto fue probablemente en respuesta al hacinamiento de los artrópodos o a la disminución en la calidad de los recursos alimenticios en la alfalfa no segada (Hossain, 2002).

Los resultados de dispersión de *E. connexa* adultos además indicaron que ellos son insectos que, en general, están por un lado en permanente movimiento, y por otro, que se pueden desplazar grandes distancias. Lo primero es apoyado por las bajas recapturas obtenidas en diciembre, enero y marzo (i.e., un máximo de 2,9% de recapturas del total de liberados) y lo segundo por el hecho de que seis individuos fueron recapturados a más de 200 m. Esto también ha sido observado en *H. variegata*, la que luego de un año de su introducción en Australia fue colectada a 800 km del lugar donde fue detectada por primera

vez (Franzmann, 2002). Además, se ha documentado que los coccinélidos adultos vuelan grandes distancias en busca de nuevos hábitats para hibernar (Hagen, 1962). La alta capacidad de movimiento de los coccinélidos les permitiría emigrar en busca de hábitats más favorables cuando las condiciones de su hábitat se tornan inapropiadas. Sin embargo, en la época reproductiva, al permanecer en un hábitat ellas generalmente se desplazan distancias cortas (i.e., en un día distancias inferiores a 2,5 m, como lo observado en este trabajo).

En resumen, de esta Memoria de Título se desprende que si bien inmediatamente luego de la fragmentación, los coccinélidos tienden a ser menos abundantes en aquellos paisajes con mayor pérdida de hábitat y aislamiento esto puede variar e incluso revertirse a través del tiempo de acuerdo a los cambios en las condiciones de la vegetación. Por lo tanto, futuros estudios de la configuración espacial del paisaje sobre las abundancias de insectos deben contemplar escalas temporales suficientemente amplias como para detectar los efectos dinámicos que sólo pueden ser observados a largo plazo.

## CONCLUSIONES

- Las abundancias de las distintas especies de coccinélidos variaron a través del tiempo.
- Las especies de coccinélidos más abundantes en cultivos de alfalfa fueron *Eriopis connexa* e *Hyppodamia variegata*.
- *Eriopis connexa* fue la especie de coccinélido más abundante a inicios del verano, en cambio *H. variegata* lo fue a fines del verano.
- Inmediatamente luego de la fragmentación tanto los muestreos mensuales como los intensivos indican una tendencia a que *E. connexa* sea más abundantes en paisajes con menor pérdida de hábitat, incluido el control, como era lo esperado. Sin embargo este patrón se revierte a través del tiempo, pasando esta especie a ser más abundante en paisajes fragmentados.
- A igual pérdida de hábitat la abundancia de *E. connexa* tendió a depender de la distancia entre fragmentos, siendo mayor en paisajes con fragmentos más cercanos.
- Inicialmente *E. connexa* fue usualmente más abundante en los fragmentos que en la matriz, sin embargo, hacia fines del experimento estas diferencias prácticamente desaparecieron.
- Los patrones de abundancia de *E. connexa* son explicados parcialmente por sus patrones de dispersión.
- Los cambios temporales en la abundancia de *E. connexa* en fragmentos y matriz y su dispersión entre estos hábitats estarían regulados por el estado de la vegetación.
- Los efectos de la fragmentación, pérdida de hábitat y distancia entre fragmentos sobre la abundancia y conductas de dispersión de los coccinélidos son dinámicos, pudiendo variar e incluso revertirse en el tiempo. Por ello, se requieren estudios a largo plazo para poder evidenciar la variabilidad de estos efectos.

## REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- **Aizen M.A.; Feinsinger P.** 1994. Habitat fragmentation, native insects pollinators, and feral honeybees in Argentine "Chaco serrano". *Ecol. Appl.* 4: 378-392.
- **Brown, J.H.; Kodric-Brown, A.** 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* 58: 445-449.
- **Caley, M.J.; Buckley, K.A.; Jones, G.P.** 2001. Separating ecological effects of habitat fragmentation, degradation, and loss on coral commensals. *Ecology* 82 (12): 3435-3448.
- **Carter, M.C.; Dixon, A.F.** 1982. Habitat quality and the foraging behaviour of coccinellid larvae. *Anim. Ecol* 51: 865-878.
- **Collinge, S.K.** 1996. Ecological consequences of habitat fragmentation: implications for landscape architecture and planning. *Landscape Urban Plann.* 36: 59-77.
- **Collinge, S. K.; Forman, R.T.** 1998. A conceptual model of land conversion processes: predictions and evidence from a microlandscape experiment with grassland insects. *Oikos* 82: 66-84.
- **Collinge, S.K.** 2000. Effects of grassland fragmentation on insect species loss, colonization, and movement patterns. *Ecology* 81 (8): 2211-2226.
- **Debinski, D.M.; Holt, R.D.** 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conserv. Biol.* 14 (2): 342-355.
- **Didham, R.K.; Ghazoul, J.; Stork, N.E; Davis, A.J.** 1996. Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecol. Evol* 11: 255-260.
- **Didham, R.K.** 1997. An overview of invertebrate responses to forest fragmentation. In: Watt A.D., N.E. Stork y M.D. Hunter (eds.) *Forests and insects.* Chapman y Hall, London, U.K. pp 303-320.

- **Diamond, J.** 1986. Overview: laboratory experiments, fields experiments, and natural experiments. **In:** Case, T.J. and Diamond, J.(eds). Community Ecology. Harper & Row Publ., New York, USA. pp 3-22.
  
- **Dooley, J.; Bowers, M.** 1998. Demographic responses to habitat fragmentation: experimental test at the landscape and patch scale. Ecology 79: 969-980.
  
- **Elliott, N.C.; Kieckhefer, R.W.** 2000. Response by coccinellids to spatial variation in cereal aphid density. Popul. Ecol. 42: 81-90.
  
- **Elliott, N.C.; Kieckhefer, R.W.; Michels, G.J.; Giles K.L.** 2002. Predator abundance in alfalfa fields in relation to aphid, within – field vegetation, and landscape matrix. Environ. Entomol. 31 (2):254-260.
  
- **Etchégaray, J; Barrios, S.** 1979. Ciclo de vida de *E. connexa* (Germar, 1824) (Coleoptera: Coccinellidae). An. Mus. Hist. Nat. 12: 185-190.
  
- **Etchégaray, J.** 1982. Variación temporal de los estados de desarrollo de *E. connexa* (Germar) (Coccinellidae) en Chile central. Ambientes Terrestres 6 (1): 3-8.
  
- **Fahrig, L.; Grez, A.A.** 1996. Population spatial structure, human-caused landscape changes and species survival. Rev. Chil. Hist. Nat. 69: 5-13.
  
- **Fahrig, L.** 2001. How much habitat is enough?. Biol. Conserv 100: 65-74.
  
- **Fahrig L.** 2002. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. Ecol. Appl. 12: 346-353.
  
- **Fahrig L.** 2003. Effect of habitat fragmentation on biodiversity. Ann. Rev. Ecol. Syst. (en prensa).
  
- **Franzmann, B.A.** 2002. Hippodamia variegata (Goeze) (Coleoptera: Coccinellidae), a predaceous ladybird new in Australia. Aust. Entomol. 41 (4): 375-377.
  
- **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.

- **Goodman, D.** 1987. Considerations of stochastic demography in the design and management of biological reserves. *Nat. Resour. Model.* 1: 205-234.
  
- **Grevstad, F.S.; Klepetka, B.W.** 1992. The influence of plants architecture on the foraging efficiencies of a suite of ladybird beetles feeding on aphids. *Oecologia* 92: 399-404.
  
- **Greza, A.A.; Bustamante, R.** 1995. Consecuencias ecológicas de la fragmentación de los bosques nativos. *Cienc.Amb.* 11: 58-63.
  
- **Greza, A.A.; González R.H.** 1995. Resource concentration hipotesis: effect of host plant patch size on density of hervivorous insects. *Oecologia* 103: 471-474.
  
- **Greza, A.A.** 1997. Effect of habitat subdivision on the population dynamics of herbivorous and predatory insects in central Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 70: 481-490.
  
- **Greza, 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). *Environ. Entomol.* 29: 1244-1250.
  
- **Greza, A.A.; Villagrán, P.** 2000. Effects of structural heterogeneity of a laboratory arena on the movement patterns of adult *Eriopsis connexa* and *Hippodamia variegata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Eur. Entomol.* 97: 563-566.
  
- **Greza, A.A.; Zaviezo, T.** 2002. Efectos inmediatos de la fragmentación del hábitat sobre la abundancia de insectos en alfalfa. *Cienc. Invest. Agrar.* 29: 28-33.
  
- **Greza, A.A.; Zaviezo, T.; Ortega R.** 2003. Temporal variation of the spatial distribution and dispersal of coccinellids in experimentally fragmented enviroments. *Environ. Entomol.* (en revisión).
  
- **Hagen, K.S.** 1962. Biology and ecology of predaceous coccinellidae. *Annu. Rev. Entomol.* 7: 289-326.
  
- **Hassell, M. P.; Southwood, T.R.** 1978. Foraging strategies of insects. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9: 75-98.

- **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. *Appl. Ecol.* 39: 445-454.
  
- **Hunter, M.D.** 2002. Landscape structure, habitat fragmentation, and the ecology of insects. *Agric. For. Entomol.* 4: 159-166.
  
- **Kareiva, P.** 1985. Finding and losing host plants by *Phylotreta*: patch size and surrounding habitat. *Ecology* 66: 1809-1816.
  
- **Kareiva, P.** 1987. Habitat fragmentation and the stability of predator-prey interactions. *Nature* 326: 388-390.
  
- **Kareiva, P.; Perry R.** 1989. Leaf overlap and the ability of ladybirds beetles to search among plants. *Ecol. Entomol.* 14: 127-129.
  
- **Kruess, A.; Tschardt, T.** 2000. Species richness and parasitism in a fragmented landscape: experiments and field studies with insects on *Vicia sepium*. *Oecologia* 122: 129-137.
  
- **Lovejoy, T. E; Bierregaard, R.O; Rylands, A.B; Malcolm, J.R.; Quintela, C.E; Harper, L.H.; Brown, K.S; Powell, A.H.; Powell, G.V; Schubart, H.O.; Hays, M.B.** 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. **In:** Soulé M. E. (ed) *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts. pp 257-285.
  
- **Mader, H. J.; Schell, C.; Kornacker, P.** 1990. Linear barriers to arthropod movements in the landscape. *Biol. Conserv.* 54: 209-222.
  
- **Martos, A.; Niemeyer, H.** 1990. Dos estudios sobre crianza masal del coccinélido *Eriopis connexa* Germar. *Rev. Per. Ent.* 32: 50-52.
  
- **Matter, S.F.** 1996. Interpatch movement of the red milkweed beetle, *Tetraopes tetraophthalmus*: individual responses to patch size and isolation. *Oecologia* 105: 447-453.

- **Matthysen, E.** 1994. Dispersal as the key process in fragmented landscapes. **In:** Birds numbers 1992: distribution, monitoring and ecological aspects. Proceedings of the 12<sup>th</sup> International Conference of IBCC and EOAC. Noordwijkerhout, Netherlands. 14–18 septiembre 1992. pp 111-116.
  
- **McGarigal, K.; Cushman, S.A.** 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecol. Appl.* 12 (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 (7): 2261-2270.
  
- **Montes, F.** 1970. Biología y morfología de *Eriopis connexa* Germar 1824 y de *Adalia bipunctata* Linnaeus 1758 (Coleoptera). Publicaciones del Centro de Estudios Entomológicos, Universidad de Chile 10: 43-56.
  
- **Murcia, C.** 1995. Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Tree* 10 (2):58-62.
  
- **Noss, R. F.; Csuti, B.** 1994. Habitat fragmentation. **In:** Meffe G. K y Carroll C.R. (eds) Principles of Conservation Biology. Sinauer Associates. Sunderland Massachusets. pp 237-264.
  
- **Prado E.C.** 1991. Artrópodos y sus enemigos naturales asociados a plantas cultivadas en Chile. INIA. Boletín Técnico N° 169. Estación experimental La Platina. Santiago, Chile. 207 p.
  
- **Rabinowitz, D.; Cairns, S.; Dillon, T.** 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. **In:** Soulé M.E. (ed.). Conservation Biology: the science of scarcity and diversity. Sinauer. Sunderland, Massachusets. pp 182-204.
  
- **Saunders, D.A.; Hobbs, R.J.; Margules, C.R.** 1990. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conserv. Biol.* 5 (1): 18-27.
  
- **Summerville, K.; Crist, T.O.** 2001. Effects of experimental habitat fragmentation on patch use by butterflies and skippers (Lepidoptera). *Ecology* 82: 1360-1370.

- **Tscharntke, T.; Steffan-Dewenter, I; Kruess, A.; Carsten T.** 2002. Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland – cropland landscapes. *Ecol. Appl.* 12 (2) :354-363.
- **Travis, J.M.; Dytham, C.** 1999. Habitat persistence, habitat availability and the evolution of dispersal. *Proceedings of the Royal Society of London B* 266: 723-728.
- **Turner I.M.; Corlett R.T.** 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends in Ecol. Evol.* 11: 330-333.
- **With, K.A.** 1994. Ontogenetic shifts in how grasshoppers interact with landscape structure: an analysis of movement patterns. *Funct. Ecol* 8: 477-485.
- **Zar, J.H.** 1996. *Biostatistical Analysis*. 3th ed. Prentice–Hall. New Jersey, USA. 662 p.
- **Zúñiga, E.; Van Den Bosch, R.; Drea, J.J.; Gruber, F.** 1986. Control biológico de los áfidos (Hom: Aphididae) de los cereales en Chile. II. Obtención, introducción y cuarentena de depredadores y parasitoides. *Agric. Téc.* 46: 479-487.