



UNIVERSIDAD DE CHILE



FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS
ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS

EFFECTOS INDEPENDIENTES Y EN CONJUNTO DE LA FRAGMENTACIÓN
Y PÉRDIDA DE HÁBITAT SOBRE LA ABUNDANCIA, PERMANENCIA Y
MOVIMIENTO DE LOS COCCINÉLIDOS ASOCIADOS A ALFALFA (*Medicago
sativa* L.)

SANDRA ANDREA DÍAZ VIDAL

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

PROFESORA GUÍA: AUDREY A. GREZ

PROYECTO FONDECYT 1011041

SANTIAGO, CHILE

2006



UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS
ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS



EFFECTOS INDEPENDIENTES Y EN CONJUNTO DE LA FRAGMENTACIÓN
Y PÉRDIDA DE HÁBITAT SOBRE LA ABUNDANCIA, PERMANENCIA Y
MOVIMIENTO DE LOS COCCINÉLIDOS ASOCIADOS A ALFALFA (*Medicago
sativa* L.)

SANDRA ANDREA DÍAZ VIDAL

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

Nota Final:

| | | Nota | Firma |
|--------------------|---------------------|-------|-------|
| Profesora Guía | : Audrey Grez | | |
| Profesor Consejero | : Laura Huaquín | | |
| Profesor Consejero | : Ramiro Bustamante | | |

SANTIAGO, CHILE

2006

Dedico esta memoria de título con mucho cariño a mis padres y hermano por su infinito amor e incondicional apoyo.

A Bernardino, por ser mi amor y mi compañero.

AGRADECIMIENTOS

Con mucho afecto agradezco a todos los que me acompañaron y me apoyaron en este proceso.

A mis amigas del laboratorio, Galaxia Cortés, Marta Ríos, Aracely Burgos, Denise Donoso, Naia Menéndez por su cariño, trabajo en equipo y compañía.

A Astrid Pérez por su amistad, mucha ayuda y disposición en todo este proceso, especialmente en terreno y en los análisis.

A los profesores consejeros Laura Huaquín y Ramiro Bustamante por sus recomendaciones y tiempo en la corrección de esta memoria.

A Tania Zaviezo, por su simpatía, disposición y ayuda en terreno junto con el “team UC”.

A don Roberto, por su ayuda en terreno y su amabilidad.

A mi familia con mucho amor, por ser mi mayor apoyo, y por todo el esfuerzo colocado para que yo cumpla mis sueños.

A Bernardino por estar a mi lado, por su amor y apoyo en cada momento.

A mis “Totos”, por mostrarme cada día la belleza de estudiar esta profesión.

Y, especialmente a mi profesora guía, Audrey Grez, por su paciencia, dedicación y consejos, por mostrarme el valor de la responsabilidad y la importancia del trabajo en cada proyecto que uno tenga en la vida.

Sandra

Esta memoria fue financiada por el Proyecto FONDECYT 1011041

INDICE

| | | |
|------------------------|-------|----|
| INTRODUCCIÓN | | 1 |
| REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA | | 3 |
| HIPÓTESIS | | 15 |
| OBJETIVOS | | 15 |
| MATERIALES Y MÉTODOS | | 16 |
| RESULTADOS | | 22 |
| DISCUSIÓN | | 39 |
| CONCLUSIONES | | 47 |
| BIBLIOGRAFIA | | 48 |

RESUMEN

La fragmentación del hábitat es la transformación de un paisaje continuo en unidades más pequeñas y aisladas entre sí, inmersas en una matriz de estructura o composición diferente al paisaje original. La pérdida de hábitat se refiere sólo a la disminución del hábitat y recursos disponibles. Ambos procesos pueden presentarse en conjunto o por separado. La pérdida de hábitat tiene efectos usualmente negativos sobre la abundancia de las poblaciones; en cambio, la fragmentación puede tener incluso efectos positivos. Si embargo, los efectos de ambos procesos han sido usualmente confundidos. Los cambios en las abundancias poblacionales producto de la fragmentación o pérdida de hábitat pueden ocurrir debido a la modificación de la dispersión de los organismos. Para evaluar los efectos de la fragmentación y/o pérdida de hábitat sobre la abundancia y dispersión de coccinélidos en paisajes fragmentados, se realizaron experimentos de campo en un cultivo de alfalfa. Se establecieron 4 paisajes con distinto nivel de pérdida de hábitat (0, 55 u 84%) y fragmentación (sin fragmentación, 4 ó 16 fragmentos) replicados 5 veces. La abundancia de adultos y larvas de coccinélidos se evaluó en 9 muestreos, desde diciembre 2003 a mayo 2004. Para evaluar la permanencia y movimientos de coccinélidos en los diferentes paisajes se realizaron experimentos de marcaje y recaptura con *Eriopis connexa* e *Hippodamia variegata*, en sus periodos de mayor abundancia. La respuesta de los coccinélidos a la pérdida y fragmentación del hábitat fue especie-específica, siendo la mayoría de las especies y las larvas no afectadas por estos procesos. En cambio, *Hyperaspis sphaeridioides*, en el corto plazo, y *Adalia bipunctata* en el largo plazo, desarrollaron mayores abundancias en los paisajes fragmentados con alto nivel de pérdida de hábitat, independientemente de su nivel de fragmentación. Este incremento poblacional probablemente se debió a que, durante el periodo de colonización, hubo una mayor inmigración de los coccinélidos a estos paisajes que contienen una gran superficie de hábitat de borde. Por otro lado, no hubo efecto de la fragmentación y pérdida de hábitat sobre la permanencia de *E. connexa* e *H. variegata* en los distintos paisajes, lo que coincide con sus abundancias similares en todos los paisajes. Para el control biológico de plagas en agro-ecosistemas sería adecuado mantener una alta heterogeneidad en el paisaje que facilitara una alta densidad poblacional de coccinélidos y pronta agregación en parches de la plaga.

Palabras clave: Fragmentación, pérdida de hábitat, abundancia de coccinélidos, alfalfa, dispersión.

SUMMARY

Habitat fragmentation is the breaking apart of a continuous habitat into two or more fragments that become isolated by a structural or compositionally different habitat denominated matrix. Habitat loss refers only to the reduction in the amount of habitat and the resources available there. Both processes may co-occur or be independent. Habitat loss usually has negative effects on population abundance, while habitat fragmentation may have positive effects. Nevertheless, in the literature the effects of these processes have been usually confounded. The shifts in population abundance due to habitat loss or fragmentation may result from changes in the dispersal behavior of individuals. In order to evaluate the effects of habitat loss and/or fragmentation on the abundance and dispersal behavior of coccinellids, field experiments were conducted using alfalfa crops. We created four landscapes with different levels of habitat loss (0, 55 or 84%) and fragmentation (no fragmentation, 4 or 16 fragments) , replicated five times. Coccinellid adults and larvae abundance were evaluated in nine sampling dates, from December 2003 to May 2004. To study the residence time and movement behavior of coccinellids in the different landscapes, we run mark-recapture experiments with *Eriopis connexa* and *Hippodamia variegata*, when they were more abundant within the season. The responses of coccinellids to habitat loss and fragmentation were species-specific. Adults of most species and larvae were not affected by these processes. However, *Hyperaspis sphaeridioides*, in the short-term, and *Adalia bipuncta*, in the long-term, developed their highest abundances in landscapes with highest habitat loss, independently of their fragmentation level. This was probably due to a higher immigration of coccinellids to these landscapes, that have a large amount of edge habitat, during the colonization period. On the other hand, there was no effect of habitat loss or fragmentation on *E. connexa* and *H. variegata* residence time in the different landscapes, which is consistent with their similar abundance in all landscapes. To increase the efficiency of biological control of pests in agroecosystems it might be appropriate to keep a high degree of heterogeneity in the landscape, to enhance higher coccinellid densities and aggregation to pest patches quickly.

Key words: Fragmentation, habitat loss, coccinellid abundance, alfalfa, dispersal behavior.

INTRODUCCIÓN

La fragmentación y pérdida del hábitat son procesos frecuentes en la naturaleza, pero se han visto incrementados por la expansión de las actividades humanas (Fahrig y Grez, 1996). La fragmentación del hábitat es la transformación de un paisaje continuo en unidades más pequeñas y aisladas entre sí, cuya área resultante es mucho menor que la del paisaje original y cuyos remanentes se encuentran aislados e inmersos en una matriz de estructura o composición diferente al paisaje inicial (Bustamante y Grez, 1995; Grez *et al.*, 2004a). La pérdida de hábitat, por su parte, es la disminución del hábitat y recursos disponibles; ésta puede ir o no acompañada de una fragmentación en el paisaje (Fahrig, 2003). Estudios teóricos y empíricos sugieren que la pérdida de hábitat tiene efectos fuertes y usualmente negativos sobre la abundancia de las poblaciones; en cambio, la fragmentación tiene efectos más débiles que pueden ser tanto positivos como negativos. Ambos procesos pueden actuar en forma simultánea o por separado y, dado que los estudios previos habitualmente los han mezclado, existe una gran confusión respecto al efecto independiente de cada uno de ellos (Fahrig y Grez, 1996; Fahrig, 2003). Por ello, algunos autores han indicado la necesidad de realizar nuevos experimentos que controlen e identifiquen los efectos en conjunto y por separado de la pérdida y fragmentación del hábitat (McGarigal y Cushman, 2002; Fahrig, 2003).

Cambios en la estructura del paisaje producto de la pérdida y fragmentación del hábitat pueden alterar las abundancias poblacionales a través de la modificación de la dispersión de los organismos (Fahrig y Grez, 1996; Schtickzelle y Baguette, 2003). Modificaciones en los patrones de dispersión de las especies influirán en los movimientos que éstas realicen entre hábitat o fragmentos, obteniendo como resultado alteraciones en las tasas de inmigración y emigración a parches de hábitat. Así por ejemplo, los individuos tenderán a permanecer menos tiempo, por lo tanto, a emigrar más desde parches de menor tamaño. Este mecanismo modulador de los efectos de la fragmentación y pérdida de hábitat depende tanto de las características intrínsecas de las especies como de las características del paisaje (Fahrig y Grez, 1996; Fahrig, 2001).

La agricultura es una actividad que ha traído grandes beneficios al hombre, pero también ha provocado la pérdida y fragmentación de hábitat nativos. Por otra parte, los paisajes agrícolas en sí mismos han sido fuertemente fragmentados lo que puede afectar la dinámica poblacional de los organismos que los habitan, como por ejemplo insectos herbívoros y sus enemigos naturales. Por ello, los estudios de fragmentación y pérdida de hábitat son importantes en el manejo de plagas.

En Chile, los coccinélidos (Coleoptera: Coccinellidae) son insectos muy abundantes en cultivos de alfalfa e importantes controladores biológicos de plagas. Dos de las especies más comunes en este cultivo, *Eriopis connexa* e *Hippodamia variegata*, son afectadas por la pérdida de hábitat ó por la fragmentación (Maureira, 2003; Grez *et al.*, 2004b), pero se desconoce el efecto conjunto que sobre ellas tienen ambas variables. En esta memoria de título se evaluó, experimentalmente, los efectos de la fragmentación, pérdida de hábitat y de ambos procesos en conjunto sobre la abundancia, permanencia y movimiento de los coccinélidos asociados a alfalfa (*Medicago sativa* L.).

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

La fragmentación y pérdida del hábitat ocurren frecuentemente en la naturaleza como consecuencia de inundaciones, terremotos y erupciones. Pero, el desarrollo agrícola, explotación forestal, construcción de represas, explotación minera y desarrollo urbano han llevado a que la intervención humana incremente la tasa de modificación de los paisajes naturales, alterando la cantidad y calidad del hábitat. Todas estas alteraciones afectan la estructura espacial y sobrevivencia de las poblaciones (Fahrig y Grez, 1996; Simonetti y Acosta, 2002).

La fragmentación del hábitat es la ruptura de un paisaje que originalmente era continuo, quedando éste conformado por fragmentos (i.e., parches) más pequeños y aislados por un hábitat (i.e., matriz) de composición o estructura diferente al original (McGarigal y Cushman, 2002). Este proceso generalmente va acompañado por una pérdida del hábitat entre los fragmentos remanentes. La pérdida de hábitat, por su parte, es la reducción del área disponible para los organismos y no siempre provoca una fragmentación, como cuando ocurre una disminución del área desde los bordes, lo que sólo provoca una disminución del tamaño del parche (Fahrig, 2003). Ambas variables pueden tener consecuencias independientes sobre la biodiversidad (Fahrig y Grez, 1996) y, aunque estos procesos se presentan usualmente en forma conjunta, es necesario diferenciar los efectos provocados por cada uno de ellos. Uno de los mayores problemas es que en la mayor parte de los estudios ambos procesos se han confundido (Doak *et al.*, 1992; McGarigal y Cushman, 2002; Fahrig, 2003).

Pérdida del Habitat

Una revisión reciente indica que la pérdida de hábitat tiene efectos consistentemente negativos sobre la abundancia de las poblaciones y sus efectos son más fuertes que los de la fragmentación del hábitat *per se* (i.e., fragmentación sin pérdida de hábitat, Fahrig, 2003), existiendo una correlación negativa entre la probabilidad de extinción de una población y la

cantidad de hábitat en el paisaje (Hames *et al.*, 2001). Un ejemplo de este efecto negativo se pudo demostrar a través de simulaciones, en las que una reducción de hábitat en parches de bosque en el Amazonas disminuyó la abundancia poblacional del anfibio *Colostethus stephensi* (Funk y Mills, 2003). Otro ejemplo se documentó empíricamente en praderas de Alemania, donde la riqueza de abejas, avispas y sus enemigos naturales aumentaron significativamente con el área del hábitat (Steffan-Dewenter, 2003).

Generalmente, parches de mayor tamaño contienen poblaciones más grandes que parches más pequeños (Debinski y Holt, 2000). Ellos son más fáciles de ser localizados por parte de individuos colonizadores, cuentan con más recursos para los organismos, lo que se traduce en un mayor éxito reproductivo y en una mayor sobrevivencia de las poblaciones que parches pequeños (Lefkovitch y Fahrig, 1985; Fahrig y Grez, 1996). En los fragmentos pequeños las poblaciones suelen deprimirse numéricamente por una disminución en la sobrevivencia, o por un aumento en la emigración debido a la facilidad de los individuos de llegar al borde y salir del parche (Fahrig y Grez, 1996; Barbosa y Marquet, 2002). Además, la perturbación que reduce el hábitat puede resultar en la pérdida directa de individuos desde el hábitat alterado y en la pérdida de los recursos que allí se encuentran, lo que también hace disminuir la abundancia de la población (Wolf *et al.*, 1997; Caley, 2001). Esta caída de los tamaños poblacionales incrementa la probabilidad de extinción por deriva genética o procesos aleatorios demográficos y ambientales en los cuales los individuos pueden desaparecer simultáneamente, haciendo poco viable la persistencia de las poblaciones en fragmentos pequeños (Simonetti y Acosta, 2002).

Fragmentación del hábitat

La fragmentación del hábitat es considerada una importante amenaza para la biodiversidad (Barbosa y Marquet, 2002; Tschardtke *et al.*, 2002a; Grez *et al.*, 2004a). Este proceso resulta en un aumento en el número de fragmentos, una disminución de sus tamaños, un aumento en el aislamiento entre éstos y un aumento en la cantidad de borde existente en el paisaje (Fahrig, 2003). Todas estas características afectan la continuidad del paisaje alterando las dinámicas poblacionales y comunitarias (Fahrig y Grez, 1996). Sin embargo, estudios teóricos y empíricos han demostrado que la fragmentación cobra

relevancia sólo a altos niveles de pérdida de hábitat (i.e., 70 – 80%) (Andrén, 1994). Por ejemplo, cuando el hábitat del roedor *Lemmus lemmus* cubre 50% o menos del paisaje, la fragmentación tiene efectos negativos sobre el tamaño y viabilidad de su población (Schneider, 2001).

Sin embargo, recientemente se ha descrito que la fragmentación, al separarla de los efectos de la pérdida, puede tener efectos mayoritariamente neutros sobre la biota o, incluso, positivos, incrementando la abundancia poblacional o la riqueza de especies en los fragmentos remanentes (Fahrig y Jonsen, 1998; Fahrig, 2003). Una explicación a este fenómeno es el “empaquetamiento”, que consiste en una acumulación de individuos y especies en los fragmentos debido a la colonización de organismos que utilizaban el hábitat removido y que pasó a constituir la matriz. Este efecto se ha observado en ranas asociadas a fragmentos de bosques amazónicos. Inmediatamente luego de la fragmentación de este bosque, las ranas aumentaron su diversidad en los fragmentos debido a la entrada de especies generalistas (Laurance y Bierregard, 1996). Sin embargo, el empaquetamiento usualmente es un fenómeno transiente, ocurriendo sólo por un breve periodo de tiempo posterior a la remoción del hábitat. Luego, debido a un agotamiento en la calidad de los recursos, los fragmentos se hacen insuficientes para mantener esos niveles poblacionales altos. Esto se ha registrado en aves boreales de bosque en Canadá, en las que el empaquetamiento desapareció después de dos años de cursado el estudio (Schmiegelow *et al.*, 1997). Para saber si ocurre empaquetamiento en los fragmentos es necesario saber lo que pasa con las especies en un paisaje antes y después de provocada la fragmentación y pérdida de hábitat, procedimiento raramente realizado en estudios de fragmentación (Wolf y Schaubert, 1997). Otra explicación al aumento de la densidad poblacional con la fragmentación es el comportamiento social de algunos organismos (Grez *et al.*, 2004b). Por ejemplo, la fragmentación de corales incrementa la densidad del cangrejo territorial *Trapezia cymodoce* por cuanto al dividir las colonias de corales incrementa el número total de territorios disponibles para esta especie (Caley *et al.*, 2001).

Otra situación donde la fragmentación del hábitat muestra efectos positivos sobre las especies es en el sistema depredador-presa, en el que éstas últimas incrementan en abundancia debido a que la fragmentación disminuye la habilidad de los enemigos naturales de llegar prontamente a controlar sus poblaciones. Esto ha sido observado en el áfido

Uroleucon nigrotuberculatum el que en paisajes fragmentados de *Solidago canadensis* desarrolla niveles de plaga por cuanto su depredador, el coccinélido *Coccinella septempunctata*, altera su comportamiento de búsqueda y disminuye su capacidad de agregación en parches del áfido producto de la fragmentación (Kareiva, 1987). Algo similar ha sido detectado a mayores escalas espaciales en bosques boreales de Canadá, en que la mayor cantidad de borde provocada por la fragmentación del bosque de *Populus tremuloides*, afecta negativamente la llegada de los enemigos naturales de *Malacosoma tremuloides* aumentando la duración del brote de esta plaga (Roland, 1993).

La riqueza de especies también puede verse incrementada por la fragmentación del hábitat. Por ejemplo, en Alemania paisajes más fragmentados de pastizales calcáreos soportan comunidades de lepidópteros más diversas que pastizales más continuos. Esto sería consecuencia de la mayor heterogeneidad de hábitats que abarcan los fragmentos que usualmente se encuentran más alejados (Tschardtke *et al.*, 2002b). Esto mismo se ha observado en coleópteros asociados a paisajes fragmentados de alfalfa (Grez *et al.*, 2004a)

Efectos de la fragmentación y pérdida de hábitat

Los cambios en la configuración espacial del paisaje producto de la fragmentación y pérdida del hábitat tienen efectos bióticos (i.e. directos e indirectos) y abióticos en los fragmentos remanentes (Bustamante y Grez, 1995, Murcia 1995). Los efectos bióticos directos corresponden a los cambios en los patrones poblacionales o comunitarios, como lo es la abundancia y riqueza de las especies. Por ejemplo, la fragmentación del bosque de *Eucalyptus* en Australia provocó que dos especies de carábidos disminuyeran su abundancia en los fragmentos más pequeños y aislados por *Pinus radiata* (Davies y Margules, 1998). Similarmente, la fauna de pequeños mamíferos asociados a la selva tropical de Brasil fueron menos abundantes y diversos en fragmentos pequeños y medianos comparados con fragmentos grandes y selva continua (Pardini *et al.*, 2005). Los efectos bióticos indirectos corresponden a los cambios en las interacciones ecológicas entre especies como la depredación, herbivoría, parasitismo, competencia o polinización. Un ejemplo de esto es la disminución de la polinización realizada por *Euglossa spp.*, al

disminuir su abundancia en los fragmentos pequeños de bosques de la Amazonía Central (Powell y Powell, 1987). Algo similar ocurre en el Chaco Serrano, donde la invasión de la abeja de la miel, *Apis mellifera*, a fragmentos pequeños de bosque y la concurrente disminución de los polinizadores nativos en dichos fragmentos resultó en una disminución de la eficiencia en la polinización de varias especies vegetales (Aizen y Feinsinger 1994a, 1994b). Los efectos abióticos se refieren a cambios ambientales, particularmente en los bordes de los fragmentos, donde generalmente la luminosidad, la evapotranspiración, la temperatura y la velocidad del viento se incrementan mientras que la humedad disminuye.

Respuestas de las especies en un ambiente fragmentado

Como se ha descrito, la fragmentación y pérdida de hábitat no afectan a todas las especies por igual. Hay algunas en que la disminución en el tamaño de los fragmentos, el aislamiento o los cambios en el hábitat, las afectan negativamente. En este grupo encontramos a especies que se encuentran en niveles altos de la cadena trófica como son los depredadores, los que tienen ámbitos de hogar mayores, una menor capacidad de dispersión y poblaciones más pequeñas que sus presas (Didham *et al.*, 1996; Gilbert *et al.*, 1998; Braschler *et al.*, 2003; Ewers y Didham, 2006). Un ejemplo de efectos negativos de la fragmentación es el que ocurre con mamíferos depredadores de Malasia, los que disminuyen su riqueza y cambian su composición comunitaria original en fragmentos de bosque de menor tamaño (Laidlaw, 2000). Otro caso es el demostrado a partir de simulaciones para mustélidos, cuyas poblaciones disminuyen con la fragmentación y pérdida de hábitat (Jager *et al.*, 2006). Otras especies que se ven afectadas por la fragmentación son las especialistas de hábitat o de recursos, las que por estas condiciones no pueden hacer uso de la matriz o de hábitat degradados como los bordes de los fragmentos. En Alemania, por ejemplo, las especies de mariposas especialistas de hábitat redujeron su abundancia en fragmentos pequeños de pastizales calcáreos, lo que no ocurrió con las especies generalistas debido a que estas últimas ocupaban la matriz circundante (Stephan-Dewenter y Tschardtke, 2000). El mayor tamaño corporal también hace a las especies más sensibles a la fragmentación (Ewers y Didham, 2006). Estas se reproducen

lentamente, necesitan más energía, recursos y espacio para sus actividades diarias, aunque las favorece tener una mayor capacidad de dispersión. Además, se ven afectadas las especies raras, las especies mutualistas (i.e., polinizadores, dispersores) y las que tienen poblaciones inestables, ya que cualquier perturbación pondría en peligro la sobrevivencia poblacional (Debinsky y Holt, 2000; Tschardtke *et al.*, 2002a).

Teoría ecológica relacionada con la pérdida y fragmentación del hábitat

Los estudios en paisajes fragmentados se han basado principalmente en dos teorías: la Teoría de Biogeografía de islas (Mac Arthur y Wilson, 1967) y la teoría de Metapoblaciones (Levins 1969). La teoría de biogeografía de islas predice el número de especies en una isla en función de su tamaño y cercanía a la fuente de colonizadores. Según esta teoría, la riqueza de especies en una isla estaría determinada por la tasa de inmigración y extinción de especies en cada “isla”. Islas más grandes y más cercanas soportarían una mayor riqueza de especies que aquellas pequeñas y alejadas. Por otro lado, las islas cercanas a un continente tendrán más posibilidades de recibir inmigrantes de aquellas especies que se hayan extinguido en el parche. Haciendo la analogía con ambientes fragmentados, según esta teoría fragmentos pequeños y aislados soportaría un menor número de especies que fragmentos grandes y cercanos a la fuente de colonizadores. No obstante ser una herramienta útil y un concepto importante en ecología espacial, esta teoría ha sido cuestionada principalmente porque da por hecho que la matriz siempre es inhóspita para las especies, como lo sería el mar para una especie terrestre (Cook *et al.*, 2002). Sin embargo esto no siempre es así, la matriz podría ser un hábitat rico en ciertos recursos complementarios, ausentes en los fragmentos, o puede facilitar el intercambio de individuos entre islas y por lo tanto ser un hábitat importante en modular la estructura comunitaria en los fragmentos (Tschardtke *et al.*, 2005; Ries y Sisk, 2004).

La teoría de metapoblaciones, por otra parte, se refiere a la sobrevivencia regional de un grupo de poblaciones locales a través del intercambio de individuos entre éstas, lo que determina el rescate de aquellas poblaciones locales susceptibles a la extinción (Fahrig y Grez, 1996). Muchas especies existen como metapoblaciones (Nee y May, 1992) y las extinciones de poblaciones locales en paisajes fragmentados son comunes (Fahrig y

Merriam, 1994). La subsistencia de la metapoblación dependerá de una mayor tasa de inmigración y una menor tasa de extinción. La relevancia que la teoría de metapoblaciones le confiere a la dispersión como proceso modulador de la sobrevivencia de las poblaciones en ambientes heterogéneos la hace un excelente marco conceptual para estudios de ambientes fragmentados, considerando que una de las consecuencias inmediatas de la pérdida y fragmentación del hábitat es la interrupción de la dispersión o movimiento de individuos entre fragmentos (Doak *et al.*, 1992; With *et al.*, 1999). Un estudio realizado con mariposas indica que la fragmentación afecta más a su dispersión que a su demografía (Mennechez *et al.*, 2003). Por su parte, la pérdida de hábitat disminuye el número de poblaciones locales y por lo tanto el número de dispersores para la recolonización, lo que puede llevar a disminuir el éxito de colonización de fragmentos cercanos y conducir a una extinción local, poniendo en riesgo a la sobrevivencia regional (Fahrig y Grez, 1996).

El rol de la dispersión de individuos en ambientes fragmentados

La dispersión se define como el intercambio de individuos entre fragmentos (Turchin, 1993; Schtickzelle y Baguette, 2003). La mayoría de las especies se dispersan en búsqueda de alimento, refugio, pareja y para evitar la depredación y endogamia (Jonson y Taylor, 2000; Caley *et al.*, 2001), todo esto tiene un costo en cuanto a energía, tiempo y riesgo de ser depredado (Matthysen, 1994). La distancia máxima a la cual un organismo puede percibir la presencia de otro fragmento influye en la probabilidad de dispersarse con éxito (Zollner, 2000). Esta habilidad para localizar un hábitat disponible es un factor importante en sus patrones de distribución y abundancia en el paisaje (Fahrig, 2001), puesto que el movimiento entre fragmentos resta y adiciona individuos a una población, suministra variabilidad genética y puede rescatar a las poblaciones de la extinción (Turchin, 1998). Por lo tanto, precisar la capacidad de dispersión determina el grado de intercambio de individuos entre fragmentos y la estructura espacial de la población (Fahrig y Grez, 1996).

El éxito de la dispersión depende tanto de los atributos de los organismos como de las cualidades del paisaje (Fahrig y Grez, 1996; Fahrig, 2001). Estas características hacen variar la respuesta de diferentes especies frente a un mismo paisaje fragmentado o de una

misma especie frente a diferentes paisajes fragmentados (Doak *et al.*, 1992). Y aunque el grado de aislamiento en que se puede encontrar una especie es difícil de determinar, debido a la limitada información sobre la capacidad de dispersión de los organismos, se ha descrito que especies de mayor tamaño, con alas o especies muy vágiles podrían percibir a un paisaje fragmentado como continuo (Tscharntke *et al.*, 2002a). Por ejemplo, especies de escarabajos menos voladores fueron más vulnerables a la perturbación en paisajes agrícolas australianos, que aquellos que sí podían volar (Driscoll y Weir, 2005).

En relación con los atributos del paisaje, dos aspectos de los fragmentos son particularmente relevantes para la dispersión de los individuos en el paisaje: su tamaño y su forma (Stamps *et al.*, 1987). Fragmentos pequeños e irregulares tienen una mayor relación perímetro/área (P/A) que parches grandes y regulares, por lo que una mayor proporción del área del fragmento estará en estrecho contacto con la matriz circundante (Fahrig y Merriam, 1994; Grez y Prado, 2000). Esto puede provocar una mayor emigración de los individuos desde los fragmentos, disminuyendo su abundancia, o por el contrario, una mayor inmigración. Por ejemplo, la mariposa *Procllossiana eunomia* abandona con mayor probabilidad parches pequeños que grandes (Schtickzelle y Baguette, 2003), en tanto la mariposa *Pieris brassicae* inmigra más hacia fragmentos alargados, con mayor P/A que a fragmentos cuadrados (Muriel y Grez, 2002).

El aislamiento de los fragmentos puede estar dado por la distancia entre ellos o por la matriz que los circunda (Bustamante y Grez, 1995). En fragmentos más aislados disminuye el flujo de individuos y, por lo tanto, el flujo de genes, lo que resultaría en una disminución en el tamaño poblacional y un aumento en la probabilidad de extinción. Cuando la matriz es de una composición tal que impide la vida o tránsito por ella (Cronin, 2003), disminuyen las tasas de inmigración o emigración haciendo que los bordes de los fragmentos se vuelan impermeables, evitando el traspaso de las especies entre fragmentos (Stamps *et al.*, 1987). Por ejemplo, en paisajes fragmentados de alfalfa cuyos fragmentos se encuentran separados por una matriz de suelo desnudo, los coccinélidos adultos permanecen en los fragmentos o, al salir de ellos, generalmente abandonan el paisaje sin cruzar hacia el fragmento vecino por la matriz (Grez *et al.*, 2005).

La emigración e inmigración son dos parámetros poblacionales que han tenido menor consideración que otros como la natalidad y la mortalidad y el motivo principal es su

difícil estudio, y la dificultad de separar la emigración de la mortalidad (Fahrig, 2001). Para estudiar la dispersión de individuos en un paisaje se pueden realizar experimentos de marcaje recaptura. Éstos consisten en marcar los individuos con un método inocuo que no afecte su comportamiento, para liberarlos en un lugar determinado y luego recapturarlos registrando el punto de recaptura (Wallin, 1986; Turchin, 1998). Colorear los organismos o alguna parte de ellos ha sido el método más ampliamente usado en este tipo de experimentos (Turchin, 1998; Grez y Prado, 2000; Maureira, 2003). Los insectos son marcados individualmente aplicando pequeños puntos de diferentes colores en el élitro o pronoto en el caso de los coleópteros, y en las alas para las mariposas (Turchin, 1998). Algunos supuestos son que todos los individuos, marcados y no marcados, tienen una misma probabilidad de sobrevivir y de ser capturados en los muestreos. Los individuos pueden migrar libremente entre las áreas en estudio, provienen de una población homogénea y se comportan independientemente unos de otros (Arnason, 1972).

Efectos de la Fragmentación y Pérdida de hábitat sobre los coccinélidos

Los insectos son altamente susceptibles a los efectos adversos de la fragmentación (Didham *et al.*, 1996). Los depredadores son un componente importante en las comunidades de insectos y poco es sabido de ellos en ambientes fragmentados (Didham *et al.*, 1996). Dentro de los insectos depredadores un grupo abundante son los coccinélidos, con alrededor de cinco mil especies descritas en el mundo (Gordon, 1985). Su ciclo de vida es de alrededor de un mes, dependiendo de la temperatura y de la especie, y una vez adultos pueden vivir desde meses a un año (Saini, 2004). Los adultos migran hacia lugares de dormancia, el que está determinado por factores genéticos, climáticos y nutritivos. Luego de la dormancia los coccinélidos se dispersan hacia los sitios de reproducción, localizan parches con presencia de áfidos y sus larvas se alimentan de ellos pudiendo tener una gran descendencia en aquellos hábitat donde las presas son abundantes. Pueden oviponer entre 20 y 1000 huevos de alrededor de 1 milímetro de largo y permanecen así por alrededor de 4 días. Las larvas pasan por 4 estados larvales durante 17 a 20 días y el estado de pupa por alrededor de 4 días (Saini, 2004). Adultos y larvas buscan activamente a sus presas siendo estas últimas particularmente voraces (Ferran y Dixon, 1993). Los factores abióticos y

bióticos que afectan el forrajeo son las condiciones ambientales (i.e., temperatura, humedad, intensidad de luz), las características químicas y físicas de las plantas, densidad de las plantas, calidad del recurso, distancia entre los parches y distribución de la presa (Ferran y Dixon, 1993). Por ejemplo, para *Hippodamia convergens* e *Hippodamia tredecimpunctata* el consumo de áfidos está relacionado con la temperatura y densidad de la presa (Elliot *et al.*, 2000).

Los coccinélidos son altamente sensibles a la fragmentación y pérdida del hábitat. En Chile, se encuentran varias especies de coccinélidos, tanto nativos como introducidos. Dentro de las especies nativas se encuentran *E. connexa* e *H. sphaeridioides*; y dentro de las introducidas están *A. bipunctata*, *H. convergens* y *H. variegata*. De todas estas especies *E. connexa* e *H. variegata*, son las más comunes y ocupan una amplia variedad de hábitat. Ambas especies son afectadas diferencialmente por la fragmentación ó por la pérdida de hábitat. Por una parte, al variar la pérdida de hábitat y aislamiento entre fragmentos (pero manteniendo constante la fragmentación), *E. connexa* fue menos abundante en los paisajes con mayor pérdida, pero no así *H. variegata*, especie que no se vio afectada (Maureira, 2003). Por otra parte, al variar la fragmentación y aislamiento entre fragmentos (pero manteniendo constante la pérdida de hábitat), *H. variegata* obtuvo densidades mayores en paisajes más fragmentados y menos aislados, sin embargo *E. connexa* no fue afectada por la fragmentación ni por el aislamiento (Grez *et al.*, 2004b). Además, ambas especies fueron más abundantes en los fragmentos de alfalfa que en la matriz, compuesta esta última por alfalfa segada o suelo desnudo. Ambas especies desarrollan sus mayores abundancias en períodos distintos. *Eriopis connexa* es más abundante en diciembre mientras que *H. variegata* lo es en marzo (Grez 1997, Maureira, 2003; Grez *et al.*, 2004b). Estudios para evaluar la dispersión de *E. connexa* indicaron que ella permanece más tiempo en paisajes de alfalfa con menor pérdida de hábitat, y sus movimientos son significativamente mayores desde la matriz a la alfalfa que viceversa. Además, ellas se mueven con mayor frecuencia entre fragmentos cercanos que lejanos (Grez *et al.* 2005). No hay experimentos previos que evalúen cómo la fragmentación o pérdida de hábitat afectan la dispersión de *H. variegata*. Además, los estudios señalados acá (Maureira, 2003, Grez *et al.*, 2004b) se realizaron ya sea manipulando ó la fragmentación ó la pérdida de hábitat, pero se desconoce cuales serían los efectos de ambos procesos actuando simultáneamente sobre estas especies.

Control biológico en ambientes fragmentados

El enfoque que generalmente se le da a la fragmentación y pérdida de hábitat es la conservación de especies y los efectos negativos que estos procesos tendrían en ellas (Debinsky y Holt, 2000), no obstante ambos también se relacionan directamente con el control biológico de plagas en sistemas agrícolas (Tscharntke y Kruess, 1999).

Se entiende como plaga a una especie capaz de producir daño económico a un cultivo, lo cual justifica que se tomen medidas para su disminución poblacional. Un ejemplo de plaga son los áfidos. Distintas especies de este grupo como *Aphis craccivora* y *Acyrtosiphon kondai* causan daño directo provocando mermas al succionar la savia, extraen los nutrientes de la planta, alteran el balance hormonal, provocando profundas deformaciones y en casos extremos detienen el crecimiento de los brotes y, cuando atacan alfalfa y trébol, disminuyen la producción de semillas (Artigas, 1994).

El control biológico tiene como objetivo aumentar la producción de enemigos naturales de plagas para reducir sus poblaciones (Elliot *et al.*, 1996). Un grupo eficiente en el control biológico de áfidos son los coccinélidos (Elliot *et al.*, 2000). Tal es el caso de *Harmonía axiridis*, la que ha sido un importante control del áfido *Aphis spiraecola* en manzanas de Virginia, Estados Unidos (Brown y Millar, 1998)

La pérdida de hábitat y fragmentación se han convertido en un serio impedimento para el control biológico de insectos plaga en agroecosistemas (With *et al.*, 2002), puesto que la estructura del paisaje es una influencia importante en el efecto del depredador sobre la presa (Schneider, 2001). Además, los fragmentos soportan una menor diversidad de enemigos naturales y los depredadores tienen una mayor susceptibilidad que los herbívoros frente a los cambios en el paisaje, modificándose más notoriamente sus patrones de dispersión, impidiendo su llegada a tiempo a los parches de presas (Kareiva, 1987; With *et al.*, 2002). Es por esto que una característica importante en un controlador biológico incluye la habilidad para colonizar rápidamente nuevos hábitat, persistir en el ecosistema en ausencia de la especie blanco, ser oportunistas y polífagos (Elliot *et al.*, 1997). La idea es dirigir las prácticas agrícolas hacia la conservación de poblaciones de enemigos naturales para apuntar primariamente a realzar la abundancia o riqueza de especies benéficas (Tscharntke y Kruess, 1999; Bommarco y Fagan, 2002).

Tipos de experimentos utilizados en estudios de fragmentación

Para poder llevar a cabo los estudios en los paisajes fragmentados, los ecólogos han utilizado experimentos mensurativos o descriptivos y experimentos manipulativos (McGarigal y Cushman, 2002). En los primeros el investigador hace mediciones que describen un fenómeno y aquí podemos encontrar a los experimentos naturales. En cambio, en los manipulativos es el investigador quien maneja alguna variable en el sistema. Dentro de este grupo se encuentran los experimentos de laboratorio y de campo (Diamond, 1986). Los experimentos de laboratorio tienen el más alto nivel de control de las variables independientes por parte del investigador, pero carece de realismo y no se pueden usar para generalizar un fenómeno en la naturaleza. En estudios de fragmentación, los más ampliamente usados son los experimentos naturales. En ellos se aprovecha algún escenario perturbado y sus ventajas son el alto grado de realismo y extrapolación de resultados, pero la regulación de las variables de interés y replicabilidad es mínima. Por último, los experimentos de campo, son aquellos donde el investigador diseña y genera los cambios en el sistema, por lo tanto tiene un mayor control de las variables en estudio, se realizan in situ para el sistema y la especie en cuestión, existe un mayor conocimiento de las condiciones anteriores a la perturbación, un buen grado de realismo y alta replicabilidad (McGarigal y Cushman, 2002). Las desventajas se refieren principalmente a costo del diseño, la escala espacial y temporal y la dificultad de imitar los ambientes naturales. Generalmente los experimentos de campo se realizan a escalas espaciales que abarcan desde unos pocos metros hasta algunas hectáreas, usando como modelo de estudio pastizales o agroecosistemas y organismos de pequeño tamaño como los insectos (Kareiva, 1987; Grez, 1997; Grez y Prado 2000). Este tipo de experimento ha sido fuertemente sugerido en las últimas revisiones sobre fragmentación (Hunter, 2002; McGarigal y Cushman 2002) debido a que una de sus mayores ventajas es la posibilidad de separar los efectos de la pérdida de hábitat con los de la fragmentación, beneficio que no se ha aprovechado en los diseños experimentales (Caley *et al.*, 2001). Por ello, en esta Memoria de Título se adoptó la aproximación de experimento de campo.

HIPÓTESIS

La pérdida y fragmentación del hábitat afectarán la abundancia, permanencia y movimiento de coccinélidos en paisajes de alfalfa.

OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar experimentalmente los patrones de abundancia, permanencia y movimiento de coccinélidos en paisajes que varíen en fragmentación o pérdida de hábitat y en paisajes en los cuales ambos procesos varíen en conjunto.

Objetivos específicos

1. Evaluar la abundancia de coccinélidos en paisajes que difieren en fragmentación o pérdida de hábitat y en paisajes en los cuales ambos procesos varíen en conjunto.
2. Evaluar el porcentaje de individuos que permanecen en los paisajes que difieren en fragmentación o pérdida de hábitat y en paisajes en los cuales ambos procesos varíen en conjunto.
3. Analizar el movimiento de coccinélidos dentro de paisajes que difieren en fragmentación o pérdida de hábitat y en paisajes en los cuales ambos procesos varíen en conjunto. En particular, evaluar el movimiento de individuos entre fragmentos de un mismo paisaje y entre hábitat (i.e., desde matriz hacia fragmento y viceversa).

MATERIAL Y MÉTODO

Este estudio se realizó a través de un experimento de campo efectuado en la temporada primavera-verano 2003-2004, en un terreno de aproximadamente 5 há ubicado en el Campus Antumapu de la Universidad de Chile. En agosto del 2003 se sembraron 20 parches de 30 x 30 m de alfalfa (*Medicago sativa* L.) de la variedad WL528HQ, cultivo que se seleccionó por presentar una vegetación continua con poblaciones abundantes de coccinélidos (Fahrig y Jonsen, 1998; Grez y Prado, 2000). Los parches de alfalfa se dispusieron en 5 bloques, quedando 4 parches en cada bloque separados entre sí por 20 m (Fig. 1). La vegetación existente entre los parches se removió mediante un arado, aplicación de herbicidas y manualmente, de manera de dejar los parches rodeados sólo por tierra con escasa cobertura de vegetación.

En diciembre, a cada bloque se le asignaron aleatoriamente 4 tratamientos, o tipos de paisajes, que variaron en el nivel de pérdida (0, 55 u 84%) y fragmentación (sin fragmentación, 4 ó 16 fragmentos) del hábitat (Fig. 1). Estudios teóricos indican que existe un umbral de pérdida de hábitat, 70 %, sobre el cual se detectan los efectos de la fragmentación en la abundancia poblacional de las especies residentes (Andrén, 1994; Fahrig, 1998). Por ello, una remoción del 55 u 84% de la alfalfa permitió establecer paisajes bajo y sobre este umbral. En relación al nivel de fragmentación, estudios previos han demostrado que algunas especies de coccinélidos presentan niveles poblacionales diferentes en paisajes de alfalfa con 4 ó 16 fragmentos (Grez *et al.*, 2004b).

La fragmentación y pérdida de hábitat se realizaron pasando un arado, dejando el suelo que rodeaba los fragmentos de alfalfa desnudo de vegetación, lo que pasó a constituir la “matriz”. La distancia entre los fragmentos fue de 6 m, que correspondió al mayor grado de aislamiento utilizado en estudios anteriores y que afectó el desplazamiento entre fragmentos de los coccinélidos (Maureira, 2003; Grez, *et al.*, 2004b; Grez *et al.* 2005). La alfalfa fue regada cada 15 días y, para mantener su largo en aproximadamente 30-40 cm e impedir su senescencia, ésta fue segada 3 veces: el 17 enero, 23 febrero y 10 de mayo.

Los paisajes experimentales fueron (Fig. 1):

- 1) **Control** : 0 fragmentación y 0% pérdida de hábitat.
- 2) **4F -55%**: 4 fragmentos de 100 m² cada uno y 55% pérdida, lo que corresponde a una baja fragmentación y a una baja pérdida de hábitat.
- 3) **4F - 84%**: 4 fragmentos de 36 m² cada uno y 84% pérdida, lo que corresponde a una baja fragmentación y alta pérdida de hábitat.
- 4) **16F-84%**: 16 fragmentos de 9 m² cada uno y 84% pérdida, lo que corresponde a una alta fragmentación y alta pérdida de hábitat.

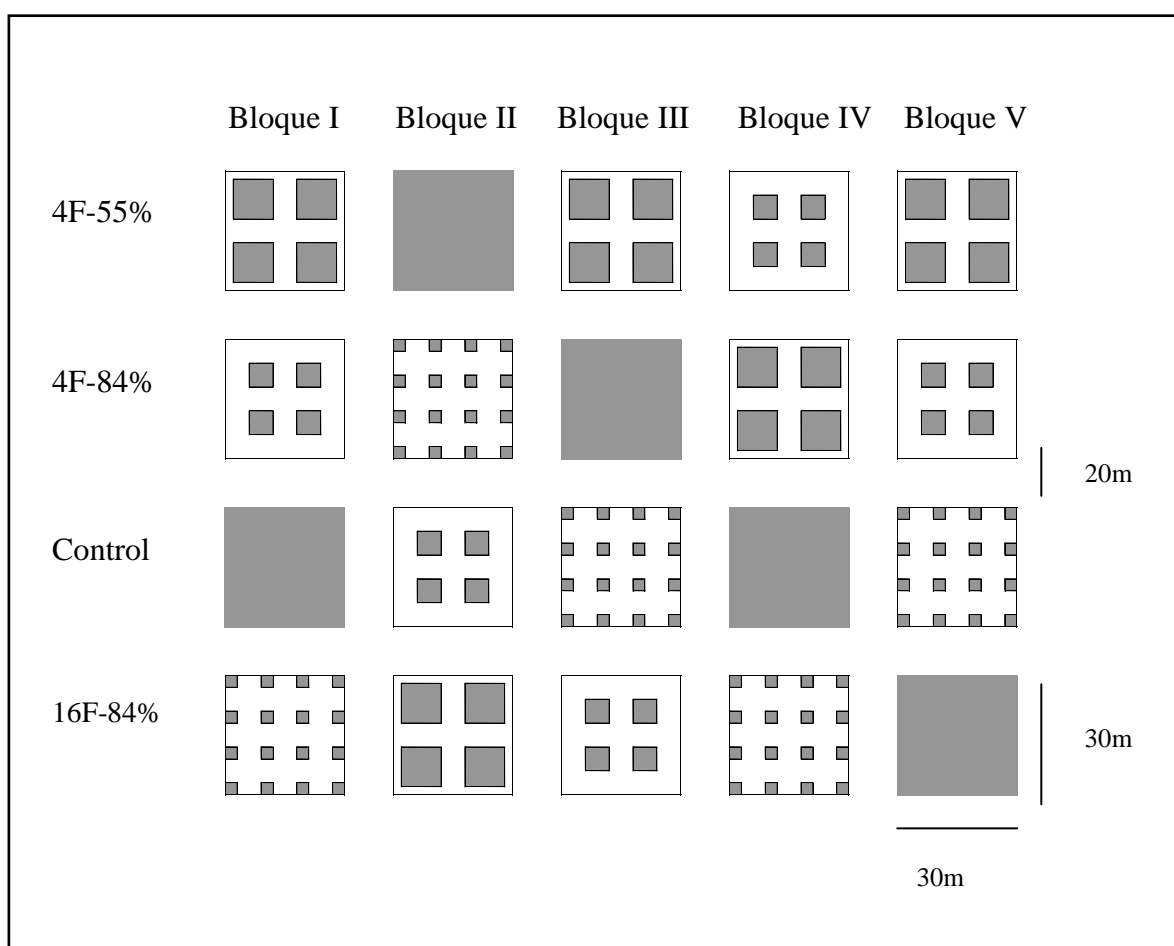


Figura 1. Diseño experimental. Consiste en 20 paisajes ubicados en cinco bloques. Cada bloque contuvo cuatro paisajes que diferían en fragmentación y pérdida de hábitat. El color gris representa a los fragmentos y al control (i.e., alfalfa) y el color blanco a la matriz (i.e. suelo desnudo). Las distancias entre paisajes y entre bloques no están a escala.

Abundancia de coccinélidos

Para evaluar los efectos de la fragmentación y de la pérdida de hábitat sobre la abundancia de coccinélidos, se efectuaron 9 muestreos entre diciembre del 2003 y mayo del 2004. El primer muestreo se realizó previo a la fragmentación y remoción de la alfalfa, el 17 de diciembre (semana -1), para conocer las condiciones de las poblaciones de coccinélidos en los paisajes antes de perturbarlos. Los 8 muestreos restantes se realizaron luego de la fragmentación, en las siguientes fechas: 30 de diciembre (semana 1), 13 de enero (semana 3), 28 de enero (semana 5), 9 de febrero (semana 7), 24 de marzo (semana 13), 7 de abril (semana 15), 20 de abril (semana 17) y 5 de mayo (semana 19).

En cada paisaje se seleccionaron aleatoriamente 8 puntos de muestreos, teniendo la precaución de localizarlos donde luego de la fragmentación habría alfalfa. Cada punto de muestreo estuvo separado del otro a lo menos por 3 m, ya que análisis previos indican que no hay dependencia espacial de los datos por sobre esta distancia (A.A. Grez, datos no publicados). En cada uno de estos puntos de muestreo se pasó cuatro veces una red entomológica, de 30 cm de apertura, lo que equivale a muestrear los insectos en una superficie de 2 m² (i.e., redada). Se contabilizó y registró el número de coccinélidos tanto adultos como larvas por redada. La red entomológica ha sido utilizada en otros estudios para estimar la densidad de insectos en alfalfa y es considerada una de las mejores formas de muestreos para coccinélidos (Elliot y Michels, 1997)

Para evaluar el efecto **inmediato** de la fragmentación y de la pérdida de hábitat sobre la abundancia de coccinélidos, y estimar si se produjo un “empaquetamiento” de individuos en los fragmentos remanentes luego de la remoción de la alfalfa, se calculó la diferencia entre la abundancia de la semana -1 y la semana 1 (pre y post fragmentación) mediante:

$$(Ab_1 - Ab_{-1})/Ab_{-1}$$

donde Ab_{-1} es la abundancia de la semana -1 y Ab_1 es la abundancia en la semana 1. De haber existido empaquetamiento, el incremento en las abundancias de coccinélidos debería ser significativamente mayor en los paisajes fragmentados que en el control. Esto se determinó a través de un análisis de varianza (ANDEVA) de dos vías, con paisaje y bloque como variables independientes.

Luego se analizó la respuesta de los coccinélidos en dos períodos de tiempo, verano (respuesta a corto plazo) y otoño (respuesta a largo plazo), a través de análisis de covarianza (ANCOVA) en el paquete estadístico SAS (SAS Institute Inc. 1989-1996). Dada la alta variabilidad temporal de las abundancias poblacionales de las distintas especies de coccinélidos, lo cual podía enmascarar cualquier efecto del tipo de paisaje, se utilizó este análisis que permite observar el efecto de la fragmentación y pérdida sobre las abundancias de los coccinélidos aislando al máximo el efecto del tiempo, esto es, incluyéndolo en el modelo como covariable. El bloque y tipo de paisaje fueron incluidos en el modelo como variables independientes y la abundancia de los coccinélidos como la variable dependiente. El análisis de covarianza a **corto plazo** incluyó las cuatro primeras fechas posteriores a la fragmentación (i.e., semanas 1 a la 7), correspondientes al período de verano. Dado que a fines de primavera y principios de verano la mayor parte de los coccinélidos se encuentran colonizando los cultivos desde sus sitios de hibernación, y ocurre muy poca reproducción, en este período su abundancia estaría determinada principalmente por los individuos inmigrantes a los distintos paisajes. El análisis a **largo plazo**, en otoño, incluyó las últimas 4 fechas (i.e., semanas 13 a la 19). En esta etapa la abundancia poblacional se explicaría mayoritariamente por los individuos que, llegados en el período anterior, permanecieron en el sitio de estudio, y por aquellos individuos que alcanzaron su estado adulto o larvario a partir de los huevos depositados en el período anterior (i.e., sobrevivencia y reproducción).

El modelo a seguir para cada ANCOVA fue:

$$VR = \mu + B_i + P_j + C_k(t-t_{prom}) + \varepsilon$$

VR : variable respuesta (abundancia)

μ : promedio

B_i : bloque

P_j : paisaje

C_k : coeficiente de regresión para el tiempo

t : tiempo

ε : error

Una vez realizados los Ancovas, se hicieron comparaciones planeadas entre los diferentes tipos de paisajes cuando se encontraron diferencias significativas entre ellos, estas comparaciones planeadas fueron corregidas por la prueba de Bonferroni $[1-(1-0,05)^{1/k}]$ (Sokal y Rohlf, 1995).

Para estimar a) el efecto de la pérdida de hábitat, se compararon los paisajes 4F-55% con los paisajes 4F-84% los cuales sólo diferían en la cantidad de hábitat remanente, b) el efecto de la fragmentación, se compararon los paisajes 4F-84% con los paisajes 16F-84% los cuales sólo diferían en el número de fragmentos remanentes, c) el efecto de la pérdida de hábitat y fragmentación en conjunto, se compararon los paisajes 4F-55% con los paisajes 16F-84% los cuales diferían tanto en la cantidad de hábitat y en el número de fragmentos remanentes y d) el efecto conjunto de altos y bajos niveles de fragmentación y pérdida de hábitat con relación a un paisaje no perturbado, se compararon los paisajes control con todos los otros. El control, además, permitió seguir la dinámica natural de los coccinélidos en ausencia de estas perturbaciones.

Permanencia y movimiento de coccinélidos en los paisajes

Para evaluar el efecto de la fragmentación y pérdida de hábitat sobre la permanencia de coccinélidos en los diferentes paisajes se realizaron experimentos de marcaje y recaptura, esto se realizó con *E. connexa* e *H. variegata* por ser las dos especies más abundantes en este estudio. El supuesto es que a mayor recaptura menor es la emigración de los individuos desde los paisajes. Los coccinélidos fueron capturados en cultivos de alfalfa aledaños a nuestros paisajes experimentales y llevados al laboratorio donde fueron mantenidos en una cámara de crianza con temperatura y fotoperíodo controlados, hasta completar el marcaje. Las marcas se hicieron mediante puntos de pintura acrílica (Testor®) de diferentes colores sobre los élitros de cada individuo (Turchin, 1998; Maureira, 2003).

En cada paisaje se liberaron 480 individuos marcados, tanto en la matriz como en los fragmentos, distribuidos proporcionalmente al área que corresponde a cada tipo de hábitat. Así, en el control se liberaron los 480 individuos en la alfalfa, en el paisaje 4f-55% se liberaron 260 individuos en la matriz y 55 en cada fragmento de alfalfa, en el paisaje 4f-84% se liberaron 400 en la matriz y 20 en cada fragmento y en el 16f-84% se liberaron

400 coccinélidos en la matriz y 5 en cada fragmento. Los individuos fueron marcados diferencialmente dependiendo del paisaje, fragmento y tipo de hábitat al que pertenecían y fueron distribuidos homogéneamente en el paisaje. La liberación se realizó a las 10:00 am y las recapturas se efectuaron 24 horas más tarde, puesto que experiencias anteriores han señalado que la mayor parte de las recapturas se realizan las primeras 24 horas posterior a la liberación (Grez y Prado, 2000). Las recapturas se hicieron pasando la red entomológica y observando toda el área del paisaje. Se registró el número de individuos recapturados de cada color y el lugar de recaptura. Con esta información se calculó el porcentaje de recapturas en cada paisaje (para estimar la emigración), el porcentaje de individuos que se movían entre los fragmentos de un paisaje, y el porcentaje de individuos que se movían desde los fragmentos hacia la matriz y viceversa. Estos últimos dos tipos de movimientos fueron evaluados como una manera de interpretar la emigración desde los paisajes.

Los experimentos de marcaje-recaptura se realizaron dos veces para cada especie: el 25 de noviembre y 29 de enero para *E. connexa* y el 26 de marzo y 15 de abril del 2004 para *H. variegata*, por ser éstas las épocas correspondientes a sus mayores abundancias (Grez *et al.*, 2004b). Los porcentajes de recapturas fueron transformados a arcoseno y analizados a través de análisis de varianza (ANDEVA) y posteriormente se realizaron las comparaciones planeadas anteriormente descritas.

RESULTADOS

Abundancia de coccinélidos

En este estudio se contabilizaron 2511 coccinélidos de los cuales 2110 fueron adultos y 401 larvas. Las especies más abundantes fueron *E. connexa* e *H. variegata* con 42,2 % y 37 % del total de individuos adultos, respectivamente. El resto de las especies tuvieron bajas abundancias representando el 20,8 %. Estas fueron: *Hyperaspis sphaeridioides* Mulsant, *H. convergens* Guerin, *Adalia bipunctata* (L), *Cicloneda sanguinea* (L) y *Scymnus* sp. Los estados larvarios correspondieron principalmente a *E. connexa* (65.3%), *H. variegata* (26.9%) e *H. convergens* (6.7%).

La abundancia relativa de las diferentes especies de coccinélidos también varió según la fecha. Así, los adultos de *E. connexa* fueron los más abundantes entre diciembre y enero. A partir de febrero y hasta abril dominaron los adultos de *H. variegata* y por último, los adultos de *A. bipunctata* fueron más abundantes en mayo (Tabla 1). Las larvas de *E. connexa* fueron las más numerosas de las tres especies encontradas en este estadio. Ellas se encontraron en todos los muestreos, siendo más abundantes en enero. Las larvas de *H. variegata* aparecen más tardíamente y las de *H. convergens* fueron ocasionales en este estudio (Tabla 2).

Tabla 1. Abundancia promedio (\pm 1 error estándar) de coccinélidos adultos según fecha. Entre paréntesis se indica la abundancia relativa de cada especie en cada fecha.

| | Individuos por redada | | | | | | | | |
|--------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|
| | (%) | | | | | | | | |
| | 17 dic | 30 dic | 13 ene | 28 ene | 9 feb | 24 mar | 7 abr | 20 abr | 5 may |
| <i>A. bipunctata</i> | 0 (0) | 0,01 \pm 0,01 (0,26) | 0,01 \pm 0,01 (0,59) | 0 (0) | 0,01 \pm 0,01 (0,27) | 0,01 \pm 0,01 (1,17) | 0,13 \pm 0,03 (6,35) | 0,11 \pm 0,04 (16,98) | 0,17 \pm 0,05 (40,91) |
| <i>E. connexa</i> | 0,68 \pm 0,08 (50,75) | 1,65 \pm 0,21 (69,98) | 1,42 \pm 0,18 (66,96) | 0,43 \pm 0,10 (41,57) | 0,56 \pm 0,11 (24,53) | 0,26 \pm 0,08 (24,75) | 0,14 \pm 0,09 (22,74) | 0,14 \pm 0,03 (23,11) | 0,06 \pm 0,02 (15,15) |
| <i>H. convergens</i> | 0,05 \pm 0,02 (3,76) | 0,10 \pm 0,05 (4,43) | 0,06 \pm 0,02 (2,95) | 0,03 \pm 0,02 (2,41) | 0,10 \pm 0,04 (4,39) | 0,09 \pm 0,03 (8,78) | 0,29 \pm 0,07 (14,84) | 0,13 \pm 0,04 (19,97) | 0,04 \pm 0,02 (10,61) |
| <i>H. variegata</i> | 0,37 \pm 0,11 (27,73) | 0,39 \pm 0,17 (16,39) | 0,46 \pm 0,15 (21,83) | 0,31 \pm 0,06 (29,52) | 1,46 \pm 0,17 (63,63) | 0,57 \pm 0,23 (53,09) | 1,03 \pm 0,22 (52,25) | 0,23 \pm 0,04 (36,95) | 0,10 \pm 0,03 (24,24) |
| <i>H. sphaeridioides</i> | 0,22 \pm 0,06 (16,45) | 0,24 \pm 0,08 (10,18) | 0,16 \pm 0,04 (7,37) | 0,25 \pm 0,06 (24,1) | 0,16 \pm 0,05 (7,07) | 0,08 \pm 0,03 (7,61) | 0,06 \pm 0,02 (3,18) | 0,01 \pm 0,01 (2,00) | 0,01 \pm 0,01 (1,52) |
| Otras | 0,02 \pm 0,01 (1,41) | 0,06 \pm 0,03 (0,26) | 0,01 \pm 0,01 (0,29) | 0,03 \pm 0,01 (2,41) | 0,02 \pm 0,01 (0,85) | 0,05 \pm 0,03 (4,68) | 0,01 \pm 0,01 (0,64) | 0,01 \pm 0,01 (1,00) | 0,03 \pm 0,01 (7,58) |
| Total | 1,33 \pm 0,18 (0,26) | 2,36 \pm 0,30 (100) | 2,12 \pm 0,23 (100) | 1,04 \pm 0,11 (100) | 2,30 \pm 0,22 (100) | 1,07 \pm 0,34 (100) | 1,97 \pm 0,37 (100) | 0,63 \pm 0,11 (100) | 0,41 \pm 0,08 (100) |

Tabla 2. Abundancia promedio (± 1 error estándar) de las larvas de coccinélidos según fecha. Entre paréntesis se indica la abundancia relativa de cada especie en cada fecha.

| | Individuos por redada | | | | | | | | |
|----------------------|----------------------------|--------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|
| | (%) | | | | | | | | |
| | 17 dic | 30 dic | 13 ene | 28 ene | 9 feb | 24 mar | 7 abr | 20 abr | 5 may |
| <i>E. connexa</i> | 0,06 \pm 0,02 (89,29) | 0,06 \pm 0,03 (100) | 0,50 \pm 0,09 (89,89) | 0,48 \pm 0,09 (64,71) | 0,08 \pm 0,02 (57,14) | 0,12 \pm 0,03 (84,05) | 0,05 \pm 0,02 (47,50) | 0,14 \pm 0,05 (47,92) | 0,14 \pm 0,05 (36,51) |
| <i>H. convergens</i> | 0 (0) | 0 (0) | 0 (0) | 0,04 \pm 0,02 (5,04) | 0,01 \pm 0,01 (10,20) | 0 (0) | 0 (0) | 0,04 \pm 0,04 (12,50) | 0,08 \pm 0,04 (20,63) |
| <i>H. variegata</i> | 0,01 \pm 0,01 (8,93) | 0 (0) | 0,06 \pm 0,02 (10,11) | 0,23 \pm 0,09 (30,25) | 0,04 \pm 0,02 (33,33) | 0,03 \pm 0,02 (17,18) | 0,06 \pm 0,04 (52,50) | 0,11 \pm 0,05 (37,50) | 0,15 \pm 0,06 (38,10) |
| Otras | 0 (0) | 0 (0) | 0 (0) | 0 (0) | 0 (0) | 0 (0) | 0 (0) | 0,01 \pm 0,01 (2,08) | 0,02 \pm 0,01 (4,76) |
| Total | 0,07 \pm 0,02 (100) | 0,06 \pm 0,03 (100) | 0,56 \pm 0,10 (100) | 0,74 \pm 0,16 (100) | 0,13 \pm 0,02 (100) | 0,15 \pm 0,0 (100) | 0,11 \pm 0,05 (100) | 0,30 \pm 0,09 (100) | 0,39 \pm 0,12 (100) |

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

Efectos inmediatos: semanas -1 a 1

Inmediatamente luego de la fragmentación *H. sphaeridioides* presentó un aumento significativo en todos los paisajes fragmentados en contraste al paisaje control en que disminuyó la abundancia post fragmentación (Fig. 6, Tabla 3). En tanto, en ningún paisaje los adultos de *A. bipunctata*, *E. connexa*, *H. convergens* e *H. variegata* incrementaron significativamente sus abundancias inmediatamente luego de la remoción de la alfalfa, lo que tampoco ocurrió con las larvas de *E. connexa* e *H. variegata* (Tabla 3). No hubo recuentos de larvas de *H. convergens* en las semanas -1 y 1 (Fig. 9, Tabla 3).

Tabla 3. Resultados del ANDEVA para el efecto del tipo de paisaje sobre el cambio poblacional de coccinélidos inmediatamente luego de la fragmentación. Se indica la diferencia promedio (± 1 error estándar) entre semana -1 y 1. (l)=larva.

| | Control | 4F-55% | 4F-84% | 16F-84% | F (3,12) | P |
|--------------------------|-----------------------|----------------------|-----------------------|-----------------------|-------------|-------------|
| <i>A. bipunctata</i> | 0,00 \pm 0,00 a | 0,00 \pm 0,00 a | 0,01 \pm 0,01 a | 0,00 \pm 0,00 a | 1,00 | 0,42 |
| <i>E. connexa</i> | 0,12 \pm 0,08 a | 0,22 \pm 0,07 a | 0,40 \pm 0,11 a | 0,23 \pm 0,08 a | 2,10 | 0,12 |
| <i>H. convergens</i> | 0,03 \pm 0,03 a | 0,11 \pm 0,06 a | -0,02 \pm 0,01 a | -0,02 \pm 0,02 a | 2,68 | 0,09 |
| <i>H. variegata</i> | 0,01 \pm 0,06 a | 0,07 \pm 0,09 a | -0,11 \pm 0,05 a | -0,02 \pm 0,03 a | 1,34 | 0,30 |
| <i>H. sphaeridioides</i> | -0,12 \pm 0,02 b | 0,04 \pm 0,07 a | 0,07 \pm 0,03 a | 0,06 \pm 0,05 a | 3,49 | 0,04 |
| <i>E. connexa</i> (l) | 0,00 \pm 0,05 a | 0,05 \pm 0,03 a | 0,01 \pm 0,01 a | 0,05 \pm 0,04 a | 1,15 | 0,36 |
| <i>H. variegata</i> (l) | -0,01 \pm 0,01 a | 0,00 \pm 0,00 a | 0,00 \pm 0,00 a | 0,00 \pm 0,00 a | 1,00 | 0,42 |

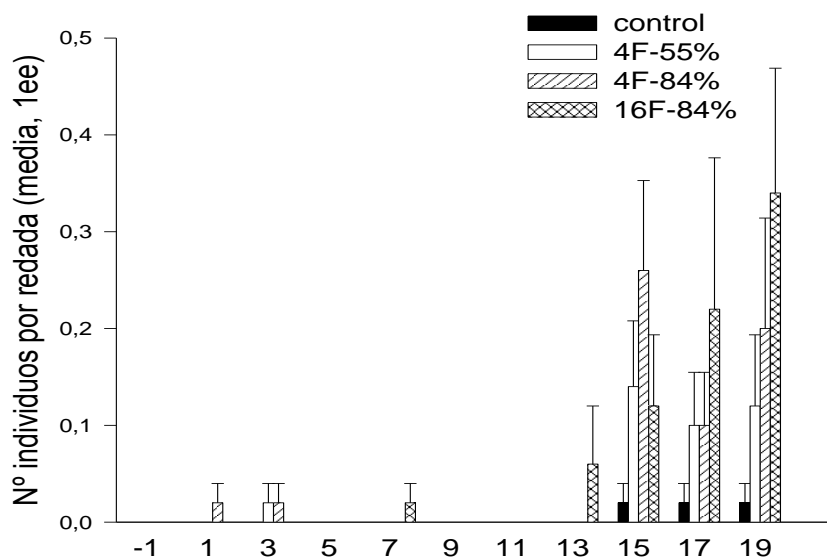


Figura 2. Abundancia promedio por red: ^{Semanas} ultos de *Adalia bipunctata* según el tipo de paisaje entre la semana -1 (17 dic) y la 19 (5 mayo).

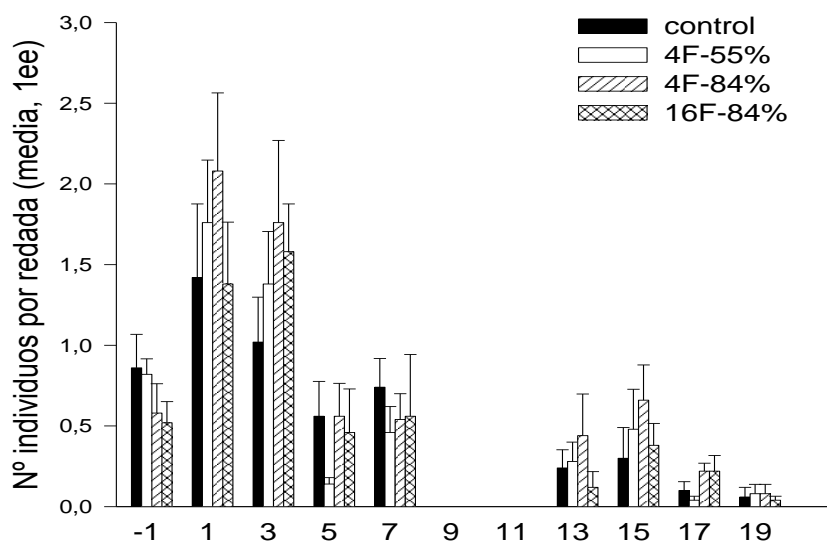


Figura 3. Abundancia promedio por redada de adultos de *Eriopis connexa* según el tipo de paisaje entre la semana -1 (17 dic) y la 19 (5 mayo).

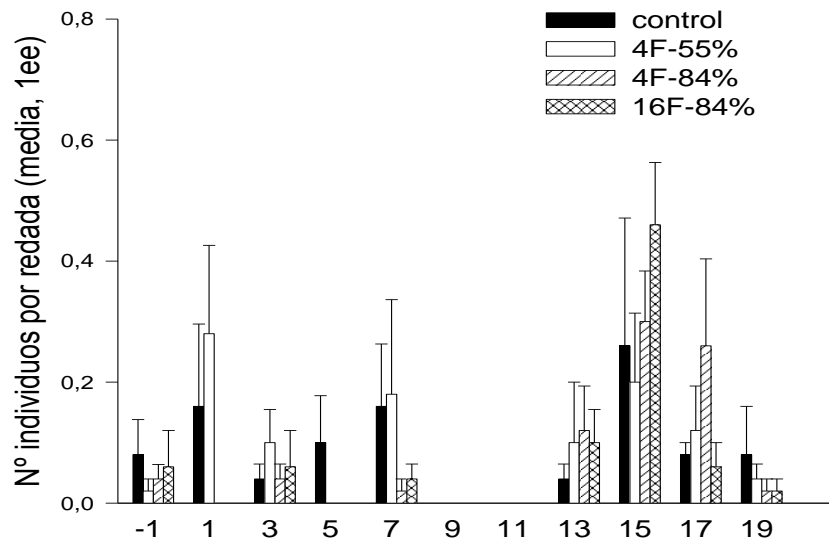


Figura 4. Abundancia promedio por red; Semanas ultos de *Hippodamia convergens* según el tipo de paisaje entre la semana -1 (17 dic) y la 19 (5 mayo).

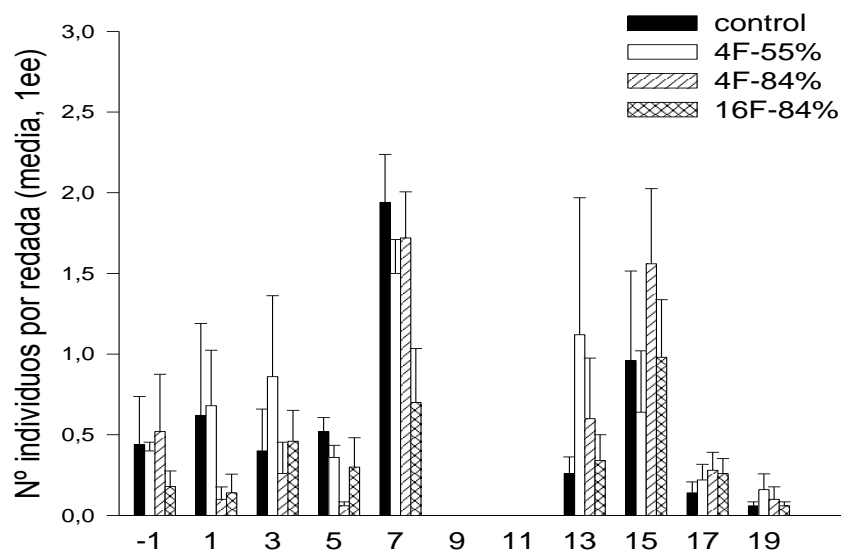


Figura 5. Abundancia promedio por red; Semanas ultos de *Hippodamia variegata* según el tipo de paisaje entre la semana -1 (17 dic) y la 19 (5 mayo).

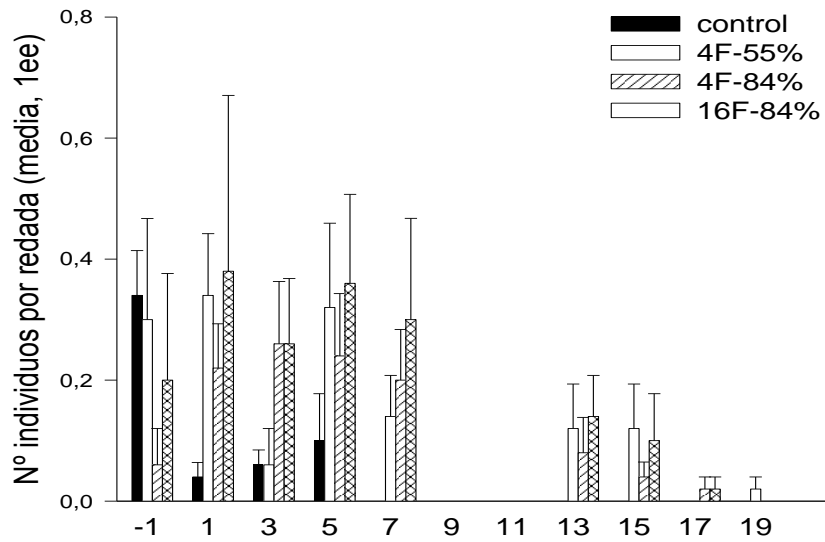


Figura 6. Abundancia promedio por redada Semanas de *Hyperaspis sphaeridioides* según el tipo de paisaje entre la semana -1 (17 dic) y la 19 (5 mayo).

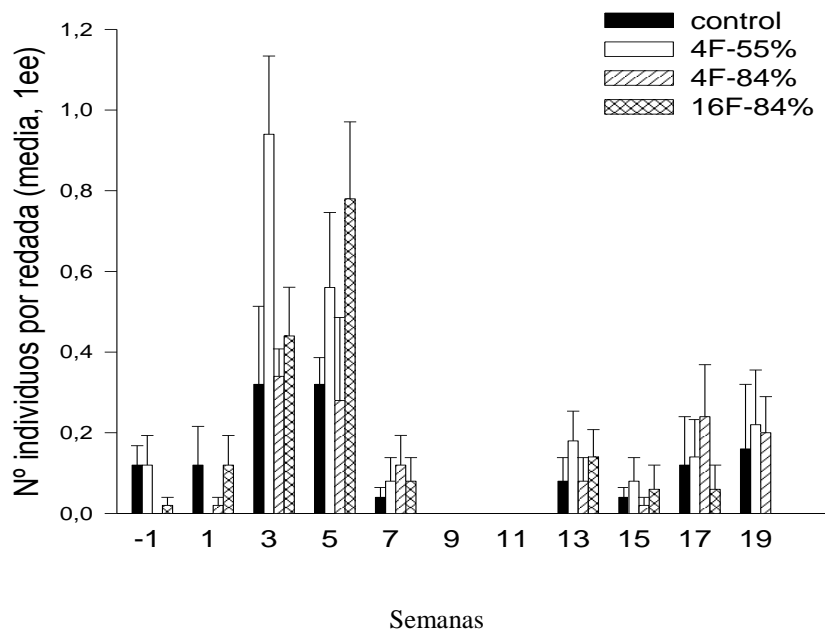


Figura 7. Abundancia promedio por redada Semanas de *Eriopsis connexa* según el tipo de paisaje entre la semana -1 (17 dic) y la 19 (5 mayo).

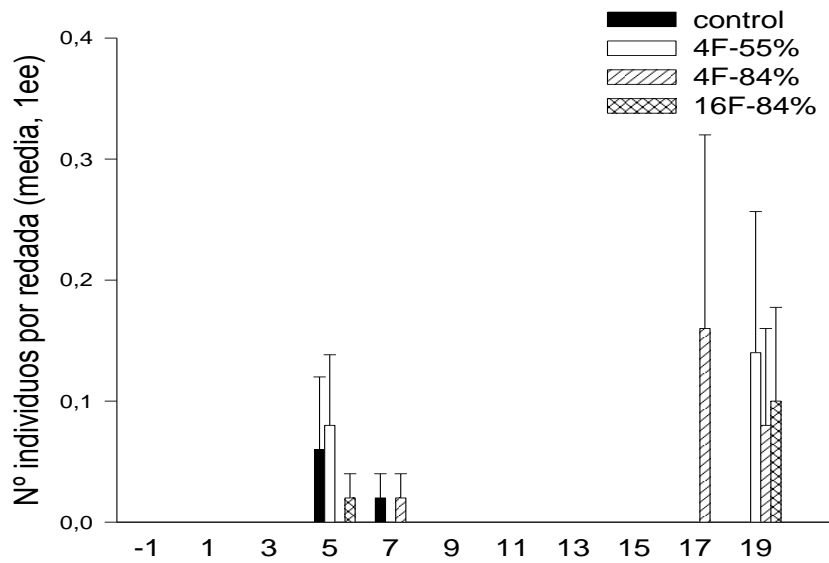


Figura 8. Abundancia promedio por redad Semanas as de *Hippodamia convergens* según el tipo de paisaje entre la semana -1 (17 dic) y la 19 (5 mayo).

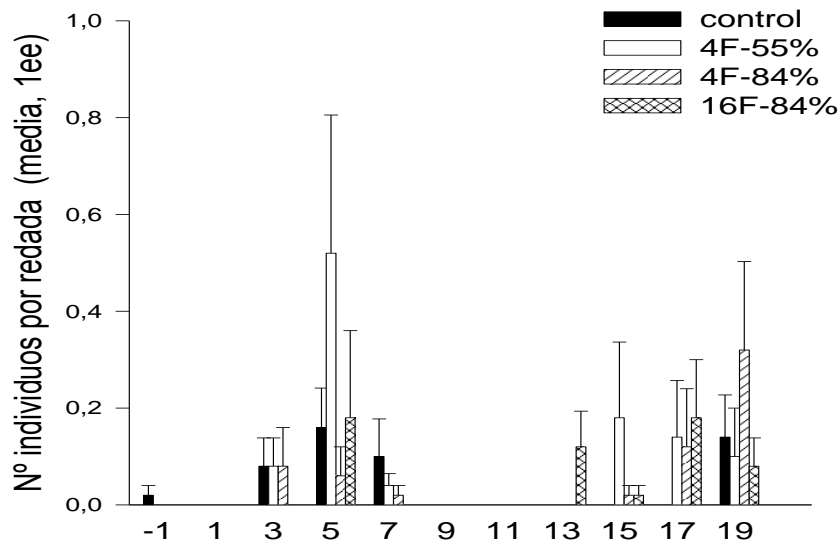


Figura 9. Abundancia promedio por redad Semanas as de *Hippodamia variegata* según el tipo de paisaje entre la semana -1 (17 dic) y la 19 (5 mayo).

Efectos a corto plazo: semanas 1 a la 7

En el corto plazo, las abundancias de adultos de *H. variegata*, *H. sphaeridioides* e *H. convergens* variaron significativamente entre paisajes, no así las otras especies ni las larvas (Tabla 4, Tabla 5). Sin embargo, al realizar las comparaciones planeadas en estas especies, sólo *H. sphaeridioides* fue significativamente más abundante en los paisajes con mayor pérdida de hábitat (4F-84% y 16F-84%) en comparación con el paisaje control (Fig. 6, Tabla 5).

Tabla 4. Resultados de los ANCOVAs para el efecto a corto plazo del tipo de paisaje sobre las abundancias de coccinélidos adultos y larvas. Se indica la abundancia promedio (± 1 error estándar). (l)= larva.

| | Control | 4F-55% | 4F-84% | 16F-84% | F | P |
|--------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|---------------------------|--------------|
| <i>A. bipunctata</i> | 0,00 \pm 0,00 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | F _(3,71) =0,67 | 0,57 |
| <i>E. connexa</i> | 0,94 \pm 0,19 | 0,94 \pm 0,38 | 1,24 \pm 0,40 | 1,00 \pm 0,28 | F _(3,70) =0,71 | 0,54 |
| <i>H. convergens</i> | 0,12 \pm 0,03 | 0,14 \pm 0,06 | 0,02 \pm 0,01 | 0,03 \pm 0,02 | F _(3,71) =2,96 | 0,03 |
| <i>H. variegata</i> | 0,87 \pm 0,36 | 0,85 \pm 0,24 | 0,54 \pm 0,40 | 0,40 \pm 0,12 | F _(3,70) =2,85 | 0,04 |
| <i>H. sphaeridioides</i> | 0,05 \pm 0,02 | 0,22 \pm 0,07 | 0,23 \pm 0,01 | 0,33 \pm 0,03 | F _(3,71) =4,72 | 0,004 |
| <i>E. connexa</i> (l) | 0,20 \pm 0,07 | 0,40 \pm 0,22 | 0,19 \pm 0,07 | 0,36 \pm 0,16 | F _(3,71) =1,48 | 0,22 |
| <i>H. convergens</i> (l) | 0,02 \pm 0,01 | 0,02 \pm 0,02 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | F _(3,71) =0,54 | 0,65 |
| <i>H. variegata</i> (l) | 0,09 \pm 0,03 | 0,16 \pm 0,12 | 0,04 \pm 0,02 | 0,05 \pm 0,05 | F _(3,71) =1,29 | 0,28 |

Tabla 5. Resultados de las comparaciones planeadas para el efecto a corto plazo del tipo de paisaje sobre las abundancias de *H. convergens*, *H. variegata* e *Hs. sphaeridioides*. Según la prueba secuencial de Bonferroni, p significativa es de P= 0,0083 y P= 0,01

| | F | P |
|---|-----------------------------|---------------|
| <i>Hippodamia convergens</i> | | |
| 4F-55% / 4F-84% | F _(1, 71) =5,71 | 0,01 |
| 4F-84% / 16F-84% | F _(1, 71) =0,04 | 0,84 |
| 4F-55% / 16F-84% | F _(1, 71) =4,79 | 0,03 |
| Control / 4F-55% | F _(1, 71) =0,17 | 0,67 |
| Control / 4F-84% | F _(1, 71) = 3,89 | 0,05 |
| Control / 16F-84% | F _(1, 71) =3,14 | 0,08 |
| <i>Hippodamia variegata</i> | | |
| 4F-55% / 4F-84% | F _(1, 70) =3,44 | 0,06 |
| 4F-84% / 16F-84% | F _(1, 70) =0,22 | 0,64 |
| 4F-55% / 16F-84% | F _(1, 70) =5,40 | 0,02 |
| Control / 4F-55% | F _(1, 70) =0,01 | 0,91 |
| Control / 4F-84% | F _(1, 70) =3,07 | 0,08 |
| Control / 16F-84% | F _(1, 70) =4,93 | 0,02 |
| <i>Hyperaspis sphaeridioides</i> | | |
| 4F-55% / 4F-84% | F _(1, 71) =0,09 | 0,76 |
| 4F-84% / 16F-84% | F _(1, 71) =0,93 | 0,33 |
| 4F-55% / 16F-84% | F _(1, 71) =1,59 | 0,21 |
| Control / 4F-55% | F _(1, 71) =5,56 | 0,02 |
| Control / 4F-84% | F _(1, 71) =7,05 | 0,0098 |
| Control / 16F-84% | F _(1, 71) =13,11 | 0,0005 |

Efecto a largo plazo: semanas 13 a la 19

En el largo plazo, las abundancias de adultos de *A. bipunctata* y de *H. sphaeridioides* variaron significativamente entre paisajes, no así las de las otras especies y larvas (Tabla 6). No obstante, al realizar las comparaciones planeadas sólo *A. bipunctata* presentó diferencias significativas en las comparaciones planeadas, resultando ser más abundante en los paisajes 4F-84% y 16F-84%, ambos, comparados con el paisaje control (Fig. 2, Tabla 6).

Tabla 6. Resultados de los ANCOVAs para el efecto a largo plazo del tipo de paisaje sobre las abundancias de coccinélidos adultos y larvas. Se indica la abundancia promedio (± 1 error estándar). (l)= larva.

| | Control | 4F-55% | 4F-84% | 16F-84% | F | P |
|--------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|---------------------------|--------------|
| <i>A. bipunctata</i> | 0,02 \pm 0,01 | 0,09 \pm 0,03 | 0,14 \pm 0,06 | 0,19 \pm 0,06 | F _(3,71) =4,53 | 0,005 |
| <i>E. connexa</i> | 0,18 \pm 0,06 | 0,22 \pm 0,10 | 0,35 \pm 0,13 | 0,19 \pm 0,07 | F _(3,70) =1,45 | 0,23 |
| <i>H. convergens</i> | 0,12 \pm 0,05 | 0,12 \pm 0,03 | 0,18 \pm 0,06 | 0,16 \pm 0,10 | F _(3,70) =0,62 | 0,60 |
| <i>H. variegata</i> | 0,36 \pm 0,21 | 0,54 \pm 0,22 | 0,64 \pm 0,33 | 0,41 \pm 0,02 | F _(3,70) =0,72 | 0,54 |
| <i>H. sphaeridioides</i> | 0,05 \pm 0,02 | 0,22 \pm 0,07 | 0,23 \pm 0,01 | 0,33 \pm 0,03 | F _(3,71) =2,74 | 0,04 |
| <i>E. connexa</i> (l) | 0,10 \pm 0,03 | 0,16 \pm 0,03 | 0,14 \pm 0,05 | 0,07 \pm 0,03 | F _(3,70) =1,06 | 0,37 |
| <i>H. convergens</i> (l) | 0,00 \pm 0,00 | 0,04 \pm 0,04 | 0,06 \pm 0,04 | 0,03 \pm 0,03 | F _(3,71) =0,80 | 0,49 |
| <i>H. variegata</i> (l) | 0,04 \pm 0,04 | 0,11 \pm 0,04 | 0,12 \pm 0,07 | 0,10 \pm 0,03 | F _(3,70) =0,77 | 0,51 |

Tabla 7. Resultados de las Comparaciones Planeadas del ANCOVA para el efecto a largo plazo del tipo de paisaje sobre las abundancias de *A. bipunctata* e *Hs. Sphaeridioides*. Según la prueba secuencial de Bonferroni, p significativa es de P=0,0083 y P= 0,01.

| | F | P |
|---|-----------------------------|---------------|
| <i>Adalia bipunctata</i> | | |
| 4F-55% / 4F-84% | F _(1, 71) =1,01 | 0,31 |
| 4F-84% / 16F-84% | F _(1, 71) =0,69 | 0,40 |
| 4F-55% / 16F-84% | F _(1, 71) =3,36 | 0,07 |
| Control / 4F-55% | F _(1, 71) =2,76 | 0,10 |
| Control / 4F-84% | F _(1, 71) =7,11 | 0,0095 |
| Control / 16F-84% | F _(1, 71) =12,22 | 0,0008 |
| <i>Hyperaspis sphaeridioides</i> | | |
| 4F-55% / 4F-84% | F _(1, 71) =1,16 | 0,28 |
| 4F-84% / 16F-84% | F _(1, 71) =1,19 | 0,28 |
| 4F-55% / 16F-84% | F _(1, 71) =0,00 | 0,99 |
| Control / 4F-55% | F _(1, 71) =6,05 | 0,0163 |
| Control / 4F-84% | F _(1, 71) =1,92 | 0,17 |
| Control / 16F-84% | F _(1, 71) =6,11 | 0,0158 |

Efecto de la fragmentación y pérdida de hábitat sobre la permanencia y movimiento en el paisaje de coccinélidos

Permanencia en el paisaje

En general, el porcentaje de recapturas de individuos marcados fue de 5,36% y la mayoría de los individuos recapturados (98%) fueron colectados en la alfalfa. En estos experimentos, a pesar que hubo un porcentaje levemente mayor de *E. connexa* re-capturadas en los paisajes control y 4F-55% que en los paisajes con mayor pérdida de hábitat, las diferencias no fueron significativas. El porcentaje de recapturas de *H. variegata* tampoco varió con el tipo de paisaje (Fig. 10, Tabla 8).

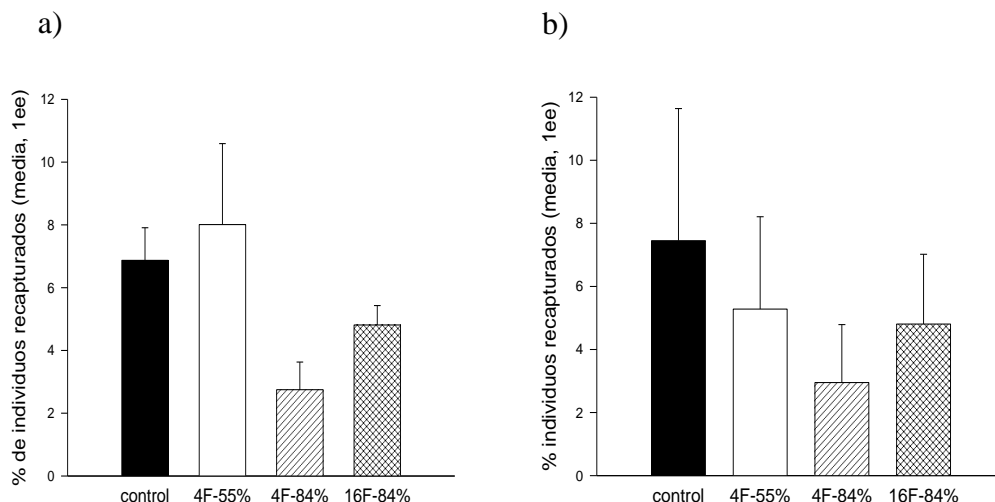


Figura 10. Porcentaje de individuos recapturados según paisaje a) *E. connexa* y b) *H. variegata*.

Tabla 8. Resultados de ANDEVA para el efecto del paisaje sobre la permanencia de los coccinélidos.

| | Control | 4F-55% | 4F-84% | 16F-84% | F _(3,4) | P |
|---------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|--------------------|------|
| <i>E. connexa</i> | 6,87±1,04 | 8,01±2,58 | 2,75±0,88 | 4,81±0,62 | 3,01 | 0,15 |
| <i>H. variegata</i> | 7,45±4,19 | 5,28±2,93 | 2,95±1,84 | 4,80±2,21 | 0,40 | 0,76 |

Movimiento entre los fragmentos

Tanto para *E. connexa* como para *H. variegata*, el movimiento entre fragmentos fue muy bajo (< al 10% de los individuos recapturados) y no varió significativamente entre paisajes, (Fig. 11, Tabla 9).

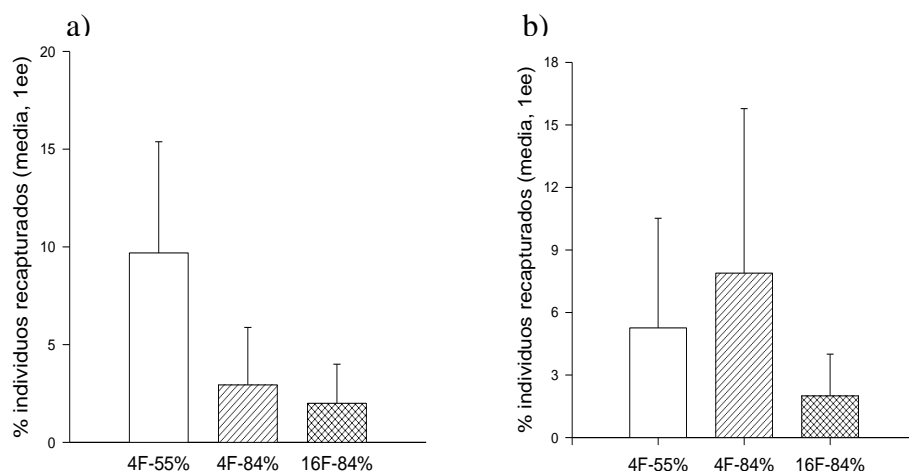


Figura 11. Porcentaje de individuos recapturados que se movieron entre fragmentos según paisaje a) *E. connexa* y b) *H. variegata*.

Tabla 9. Resultado de ANDEVA para el efecto del paisaje sobre el movimiento entre fragmentos. Se indica el porcentaje promedio de individuos recapturados (± 1 error estándar).

| | 4F-55% | 4F-84% | 16F-84% | F _(2,3) | P |
|---------------------|-----------|-----------|-----------|--------------------|------|
| <i>E. connexa</i> | 9,69±5,69 | 2,94±2,94 | 2,00±2,00 | 1,03 | 0,45 |
| <i>H. variegata</i> | 5,26±5,26 | 7,89±7,89 | 2,00±2,00 | 0,10 | 0,90 |

Movimiento entre hábitat

Al analizar el movimiento entre tipos de hábitat independientes del tipo de paisaje, se obtuvo que en ambas especies fue significativamente mayor el movimiento desde a matriz al fragmento que el movimiento desde fragmento a la matriz (Fig.12, Tabla 10). En cambio, *H.*

variegata presentó diferencias significativas cuando el análisis del movimiento desde la matriz a los fragmento se realizó por paisaje (Fig. 13, Tabla 11), y al realizar las comparaciones planeadas se obtuvo que fue mayor la entrada a los fragmentos en el paisaje 16F-84% comparado con el paisaje 4F-55% (Tabla 12). *Eriopis connexa* no presentó diferencias significativas en este tipo de movimiento entre los paisajes (Fig. 13, Tabla 11). En el movimiento contrario, esto es, desde fragmento a matriz *E. connexa* no tuvo diferencias significativas entre los paisajes y en el caso de *H. variegata* no hubo individuos que realizaran este movimiento (Tabla 13).

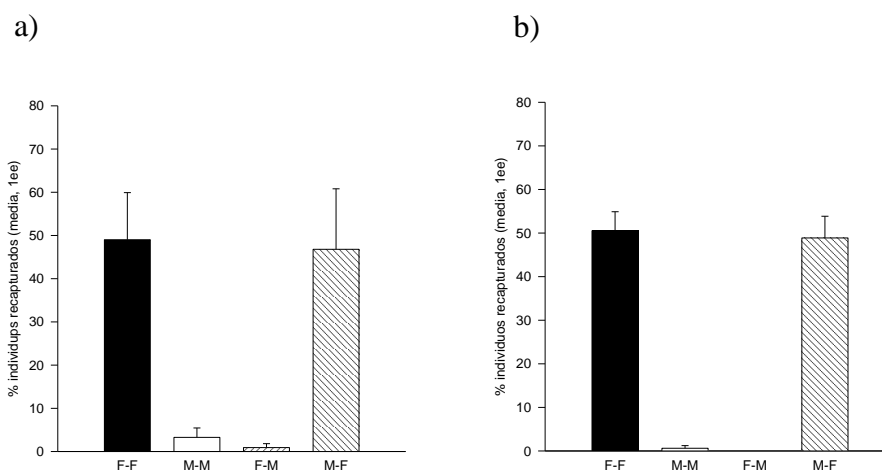


Figura 12. Porcentaje de individuos recapturados que se movieron dentro del paisaje a) *E. connexa* y b) *H. variegata*.

Tabla 10. Movimiento de individuos entre los distintos tipos de hábitat (F: fragmentos, M: matriz). Porcentajes promedio de los individuos recapturados (± 1 error estándar).

| | F-F | M-M | F-M | M-F |
|---------------------|-------------|-----------|-----------|-------------|
| <i>E. connexa</i> | 49,02±10,98 | 3,27±2,18 | 0,91±0,91 | 46,80±14,07 |
| <i>H. variegata</i> | 50,52±4,36 | 0,61±0,61 | 0 | 48,87±4,97 |

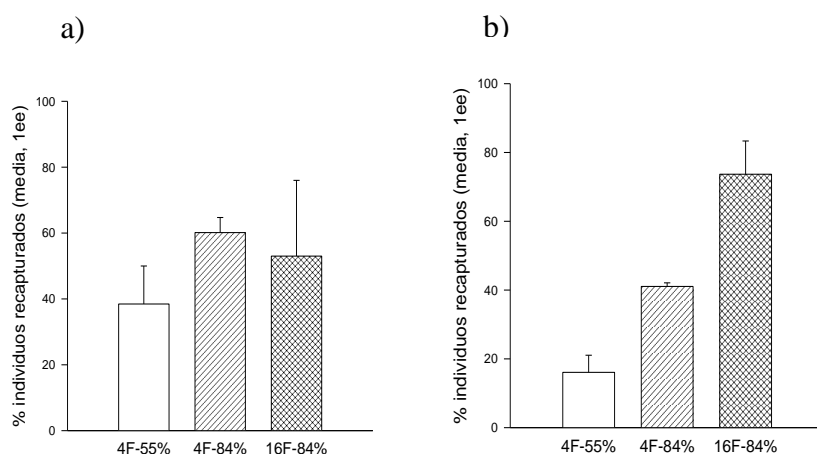


Figura 13. Porcentaje de individuos recapturados que se movieron de matriz a los fragmentos según el tipo de paisaje a) *E. connexa* y b) *H. variegata*.

Tabla 11. Resultado de ANDEVA para el efecto del paisaje sobre el movimiento de matriz a fragmento en los paisajes fragmentados. Se indica el porcentaje promedio de individuos recapturados (± 1 error estándar).

| | 4F-55% | 4F-84% | 16F-84% | $F_{(2,3)}$ | P |
|---------------------|-------------------|------------------|-------------------|-------------|-------------|
| <i>E. connexa</i> | 38,46 \pm 11,54 | 60,13 \pm 4,58 | 53,00 \pm 23,00 | 0,52 | 0,63 |
| <i>H. variegata</i> | 16,08 \pm 4,97 | 41,05 \pm 1,05 | 73,67 \pm 9,67 | 17,32 | 0,02 |

Tabla 12. Resultados de las Comparaciones Planeadas del ANDEVA para el efecto del paisaje sobre el movimiento *Hippodamia variegata* desde la matriz a los fragmentos. Según la prueba secuencial de Bonferroni, la P significativa es de $P= 0,016$.

| | F | P |
|----------------|-------------------|---------------|
| 4-55% / 4-84% | $F_{(1,3)}=7,16$ | 0,07 |
| 4-84% / 16-84% | $F_{(1,3)}=10,25$ | 0,04 |
| 4-55% / 16-84% | $F_{(1,3)}=34,55$ | 0,0098 |

Tabla 13. Resultados de ANDEVA para el efecto del paisaje sobre el movimiento desde los fragmentos a la matriz en los paisajes fragmentados. Se indica el porcentaje promedio de individuos recapturados (± 1 error estándar). *Hipodamia variegata* no realizó este tipo de movimiento.

| | 4F-55% | 4F-84% | 16F-84% | F _(2,3) | P |
|-------------------|---------------|---------------|-----------------|--------------------|------|
| <i>E. connexa</i> | 0 | 0 | 2,50 \pm 2,50 | 1,00 | 0,46 |

DISCUSIÓN

En el transcurso de este estudio, desde diciembre a mayo, la abundancia poblacional de cada especie de coccinélidos fue variando en el tiempo. Esta variación se manifestó en máximos de abundancia en distintas épocas de muestreo, debido probablemente a los ciclos biológicos diferenciales de las especies y a la fenología del cultivo de alfalfa, que habrían hecho que la inmigración hacia los paisajes se hiciera de manera diferida (Grez y Zaviezo, 2002; Zaviezo *et al.*, 2004). La especie de aparición más temprana, fue *E. connexa*, la que alcanzó altas abundancias al inicio del experimento, en diciembre. Esta colonización temprana de *E. connexa* ya había sido documentada en estudios previos en cultivos de alfalfa y brócoli, por lo que parece ser un patrón recurrente para esta especie (Grez, 1997; Grez y Zaviezo, 2002; Maureira, 2003). Por otro lado, la especie que presentó sus máximas abundancias más tardíamente (otoño) fue *A. bipunctata*. Esto no había sido observado en estudios previos hechos en este mismo cultivo ya que la duración de esos estudios era menor, no incluyendo mayo, mes donde ellas fueron más abundantes (Grez y Zaviezo, 2002; Grez *et al.*, 2004b; Maureira, 2003). Las abundancias de las otras tres especies de coccinélidos fueron más parejas en el tiempo. Estos patrones de abundancia sugieren que las cinco especies de coccinélidos coexistieron en el cultivo durante la mayor parte de la temporada de crecimiento de la alfalfa, aunque con diferentes grados de dominancia. Esto puede facilitar algún grado de interacción entre estas especies. Es frecuente que las especies introducidas de coccinélidos desplacen competitivamente a las especies nativas, como lo que ha ocurrido con la introducción de *Harmonia axyridis* en Canadá o EEUU (Brown y Millar, 1998; Koch, 2003). En Chile *H. variegata*, *H. convergens* y *A. bipunctata* son especies introducidas que podrían desplazar competitivamente a las nativas, *E. connexa* y *H. spheridioides*. Sin embargo, análisis recientes de la distribución espacial de estas especies sugieren que ellas coexistirían espacialmente e incluso tendrían una asociación positiva en paisajes de alfalfa altamente fragmentados (Zaviezo *et al.*, 2006). Independientemente de lo anterior, no se puede descartar que la segregación temporal en las dominancias de *E. connexa* y *A. bipunctata* sea una forma de facilitar su coexistencia en el cultivo sin interferirse mutuamente, aunque dicha segregación temporal también puede explicarse

simplemente por los requerimientos ecofisiológicos de cada especie (Hagen, 1962; Etchégaray y Barrios, 1979; Etchégaray, 1982).

La aparición y desarrollo diferencial de las abundancias de las diferentes especies de coccinélidos en el tiempo favorecería el control de plagas en sistemas agrícolas. Esta complementariedad de las poblaciones de coccinélidos aseguraría una oferta permanente de enemigos naturales que disminuirían las poblaciones de áfidos (Hodek y Honek, 1996).

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

La respuesta de los coccinélidos a la fragmentación y pérdida de hábitat, ya sea cuando estas perturbaciones se analizaron en forma conjunta o independiente, fue muy variada entre especies y entre los períodos analizados.

Efecto inmediato

En este período de tiempo se evaluó el posible efecto de empaquetamiento de la fragmentación o pérdida de hábitat sobre las abundancias poblacionales de coccinélidos, esto es, el aumento de la densidad poblacional en los paisajes fragmentados con respecto al control inmediatamente después de ocurrida la fragmentación del paisaje, debido a la inmigración de individuos desde el hábitat removido (Debinski y Holt, 2000; Grez y Zaviezo, 2002). Este efecto se observó en una sola especie, *H. sphaeridioides*, que posterior a la fragmentación llegó a ser más abundante en todos los paisajes fragmentados en comparación con el paisaje control. En un estudio previo, realizado en paisajes similares a los de este experimento, se observó una clara tendencia, aunque no significativa, a que *H. sphaeridioides* inmediatamente luego de la fragmentación incrementara sus abundancias en los paisajes fragmentados (particularmente en paisajes con 16F-84%) respecto a un paisaje continuo (Grez *et al.* 2004b). Esta ausencia de significancia estadística pudo deberse al bajo número de réplicas en dicho experimento. En esa oportunidad sólo hubo tres réplicas por tipo de paisaje, en cambio en el presente experimento el número de réplicas se incrementó a cinco, lo que pudo haber dado un mayor poder estadístico. El empaquetamiento observado en *H. sphaeridioides* no es un fenómeno común a todos los insectos asociados a alfalfa. De hecho, es un evento poco frecuente. En un estudio previo en que se analizó la respuesta inmediata a la fragmentación y pérdida de hábitat de varios órdenes y familias de insectos,

se observó que en general ellos o mantuvieron sus abundancias o la disminuyeron luego de la remoción de la alfalfa (Grez y Zaviezo, 2002). Tampoco ocurrió empaquetamiento de las familias de coleópteros epigeos asociados a alfalfa (Camousseigt, 2005).

Contrario a lo observado en *H. sphaeridioides*, las otras especies de coccinélidos y los estados larvales no se empaquetaron en los paisajes fragmentados, coincidiendo con lo observado anteriormente en estas mismas especies (Grez *et al.*, 2004b). Posiblemente, *H. sphaeridioides* es una especie que se ve favorecida por las nuevas condiciones de hábitat en los paisajes fragmentados (e.g., mayor temperatura, luminosidad, menor humedad), por lo que inmigrarían a los fragmentos remanentes y permanecerían allí, en cambio, las otras especies probablemente se vean desfavorecidas por estos cambios de hábitat de manera que abandonarían los nuevos paisajes fragmentados (Berder *et al.*, 1998; Grez y Zaviezo, 2002; Grez *et al.*, 2004b). Otra explicación a la ausencia de empaquetamiento para estas especies sería que en el momento en que se produjo la fragmentación sus abundancias poblacionales eran muy bajas. Tal sería el caso de *H. convergens* o de las larvas de coccinélidos, y evidentemente el caso de *A. bipunctata* que estaba prácticamente ausente en ese periodo. Sin embargo, las poblaciones de *E. connexa*, que eran muy abundantes en el momento de la remoción de la alfalfa, tampoco se empaquetaron en los paisajes fragmentados, y, por el contrario, *H. sphaeridioides* no teniendo grandes abundancias, sí mostró dicho efecto. Por lo tanto, al menos para estas especies, el argumento de las densidades por sí sólo no sería suficiente.

Efectos a corto plazo

En esta etapa, la abundancia de los coccinélidos se vería influenciada principalmente por los procesos de inmigración que estarían realizando las diferentes especies en los paisajes de alfalfa (Grez *et al.*, 2004b). Al igual que en el periodo anterior, en el corto plazo *H. sphaeridioides* siguió desarrollando mayores abundancias en los paisajes con mayor pérdida de hábitat respecto al paisaje control, independientemente de su nivel de fragmentación. Esto probablemente es el resultado del empaquetamiento descrito anteriormente y debido a que en esta etapa, ésta es una de las especies que se encuentra en plena colonización del cultivo, lo que adicionaría aún más individuos a los fragmentos,

sobre todo en aquellos paisajes que tienen una mayor proporción de borde respecto al área remanente de alfalfa.

Las otras especies de coccinélidos no fueron afectadas por la fragmentación o pérdida de hábitat en el corto plazo. Estos resultados aparentemente son contradictorios con lo concluido anteriormente para *H. variegata* en experimentos similares en cultivos de alfalfa, donde se observó que la fragmentación afectaba positivamente las abundancias de esta especie. En esos experimentos, se evaluó el efecto de distintos niveles de fragmentación del hábitat (4 ó 16 fragmentos) y aislamiento entre fragmentos (2 ó 6 m), manteniendo el nivel de pérdida de hábitat constante (84%). En esa ocasión, *H. variegata* fue más abundante en los paisajes con 16 fragmentos separados por 2 m. Al haber una mayor relación perímetro/área en los fragmentos más pequeños de los paisajes con 16 fragmentos, se facilitaría la emigración de los individuos desde los fragmentos, pero, al estar los fragmentos cercanos entre sí, aumentaría la probabilidad de que puedan ingresar al fragmento más cercano y, por lo tanto permanecer en el paisaje, acumulándose allí (Grez *et al.* 2004b, Grez *et al.* 2005). En esta memoria de título, esta condición de aislamiento (2 m) no fue incluida en los experimentos, por lo tanto, es posible que en esta ocasión, dado el mayor aislamiento de los fragmentos (6m) esta especie haya percibido los paisajes más fragmentados como discontinuos, emigrando desde los fragmentos y, una vez en la matriz, abandonando el paisaje.

Efectos a largo plazo

En este periodo, solamente *A. bipunctata* fue afectada positivamente por la pérdida de hábitat, independiente del nivel de fragmentación, coincidiendo con su etapa de mayor abundancia. A pesar que originalmente se supuso que en este periodo procesos demográficos tales como la reproducción y la mortalidad podrían cobrar mayor relevancia que los de inmigración, por cuanto en general los insectos colonizan temprano en la temporada de crecimiento de los cultivos, *A. bipunctata* fue una especie de aparición más tardía (otoñal). Por lo tanto, es posible que, al igual que *H. sphaeridioides* en este experimento y lo postulado para *H. variegata* en estudios previos (Grez *et al.*, 2004b), el aumento de *A. bipunctata* en los paisajes con mayor pérdida de hábitat se deba mayoritariamente a procesos de colonización.

Las abundancias del resto de las especies en el largo plazo no fueron afectadas por la fragmentación o pérdida de hábitat. Esta respuesta concuerda con lo detectado con abejas euglosinas de un bosque brasileño, para las cuales el cambio en el paisaje provocado por la fragmentación en el largo plazo no modificaron su abundancia ni su diversidad (Tonhasca *et al.*, 2002). En cuanto a las larvas, éstas tampoco fueron afectadas por la fragmentación y pérdida de hábitat en ninguna de las etapas de este estudio, contrario a estudios previos donde las larvas de *H. convergens* e *H. variegata* incrementaron sus abundancias en el largo plazo en los paisajes con altos niveles de fragmentación (Pérez, 2005). Esto puede deberse a que el número de larvas encontradas en el presente estudio fue muy inferior al de Pérez (2005), siendo poco probable encontrar algún efecto.

Estos resultados de este experimento demuestran que la abundancia de las especies de coccinélidos o no son afectadas por la fragmentación o pérdida de hábitat, o son afectadas positivamente. Las respuestas diferenciales de las diferentes especies de coccinélidos frente a los mismos procesos pueden depender de sus atributos de historia de vida (Didham, 1996; Grez *et al.*, 2004b; Crook, 2002). Especies con mayor vagilidad podrían ser eficientes colonizadoras de paisajes fragmentados y alcanzar por ello altas abundancia en esos paisajes. Este mecanismo ha sido propuesto para el coccinélido *H. axyridis*, la que por su gran capacidad de dispersión coloniza prontamente paisajes fragmentados de trébol, en contraposición con lo que ocurre con otro coccinélido, *C. maculata*, la que tiene una baja vagilidad (With *et al.*, 2002). Otros atributos de historia de vida que pueden influir en las abundancias de coccinélidos y de otras especies en paisajes fragmentados son su especificidad de hábitat o recursos alimenticios, nivel trófico, tamaño corporal y rareza (Ewers y Didham, 2006).

Efecto de la fragmentación y pérdida de hábitat sobre la permanencia y movimiento de los coccinélidos

El nivel de recapturas de coccinélidos fue muy bajo (5-6%). Esto es un fenómeno común en experimentos de marcaje y recaptura. Incluso, en alguno de ellos, las recapturas no sobrepasan el 2,9% de los individuos marcados y liberados (Maureira, 2003). No obstante, este nivel de recapturas es suficiente para detectar efectos significativos en los experimentos realizados (Turchin y Thoeny, 1993; Turchin, 1998).

La permanencia de *E. connexa* y de *H. variegata* en los distintos paisajes no se afectó por la fragmentación y/o la pérdida de hábitat. Esto concuerda con lo observado anteriormente en *E. connexa*, donde su permanencia fue similar en paisajes con distintos niveles de pérdida de hábitat e igual nivel de fragmentación y en paisajes con distinto nivel de fragmentación e igual nivel de pérdida de hábitat (Maureira, 2003; Grez *et al.*, 2005). Para *H. variegata* no existían estudios previos sobre su dispersión en paisajes fragmentados. En ambas especies de coccinélidos, la similar permanencia en los distintos paisajes coincide con las similares abundancias obtenidas en todos los paisajes. Por ello, la emigración podría ser un factor que modula, al menos en parte, la abundancia de coccinélidos en paisajes fragmentados (i.e., a igual emigración igual abundancia). Sin embargo, para tener mayor certeza respecto al rol de la emigración en la permanencia y abundancia de coccinélidos en paisajes fragmentados, habría sido importante realizar experimentos de marcaje-recaptura con las especies que respondieron positivamente a la fragmentación y pérdida de hábitat (i.e., *A. bipunctata* e *H. sphaeridioides*), para las que se habría esperado una menor emigración y mayor permanencia en los paisajes más fragmentados. Esto no se realizó en este estudio debido a que no existían antecedentes de que estas especies respondieran positivamente a la fragmentación y/o pérdida de hábitat, como ocurrió en esta memoria y, además, porque estas especies son de un tamaño muy pequeño lo que dificultaría el proceso de marcaje.

La permanencia de los coccinélidos en los paisajes puede ser explicada por el movimiento de los individuos al interior de ellos (i.e., movimiento entre fragmentos, matriz a fragmentos y viceversa). Independientemente del tipo de paisaje, la mayor parte de las recapturas de *E. connexa* e *H. variegata* ocurrieron en los fragmentos y no en la matriz. Esto se produjo tanto porque los individuos que se liberaron en la matriz de suelo desnudo migraron hacia los fragmentos o porque aquellos que fueron liberados dentro de los fragmentos permanecieron allí, tal como previamente se había descrito para *E. connexa* (Grez *et al.*, 2005). Este resultado es esperable, dado que los hábitat (en este caso la alfalfa) proveen recursos a los organismos (e.g. refugio, alimento y sitio de reproducción) y por lo tanto los individuos deberían seleccionarlos (Caley *et al.*, 2001). *Eriopis connexa* inmigró y emigró por igual hacia y desde los fragmentos de los diferentes paisajes. *H. variegata*, en cambio, inmigró más hacia los fragmentos en los paisajes más fragmentados y con mayor

pérdida de hábitat (16F-84%), probablemente debido a la mayor cantidad de borde en estos paisajes. Sin embargo, probablemente por este mismo motivo, esta especie también tendió a emigrar más desde este tipo de fragmentos, comparado con lo que ocurrió en los paisajes menos fragmentados (4F-55%). Por ello, para ambas especies hubo un balance entre la inmigración y emigración a los fragmentos en los diferentes paisajes y así la permanencia en los paisajes habría sido similar. Lo anterior sugiere que la dispersión es un mecanismo que puede explicar las abundancias poblacionales de coccinélidos, lo cual ha sido también sustentado por otros experimentos (Grez y Zaviezo, 2006).

Relación de la abundancia de coccinélidos con áfidos y parasitoides

Paralelamente a este estudio, en el mismo sistema fragmentado, se evaluaron las abundancias de áfidos y de sus parasitoides (Cortés, 2006). En estos experimentos se observaron explosiones poblacionales del áfido *Terioaphis trifolii* Monell en paisajes altamente fragmentados, coincidiendo con las altas abundancias de *A. bipunctata* en estos paisajes. Esto sugiere que las poblaciones de *A. bipunctata* podrían estar siendo afectadas por la abundancia de sus presas (i.e., respuesta denso-dependiente), además de por la estructura del paisaje, lo cual se diferencia de lo postulado por With *et al.* (2002), para *H. axyridis*, la que respondería a la estructura del paisaje (i.e., más ó menos fragmentado) y no a la abundancia de áfidos.

Los parasitoides de áfidos, en cambio, no fueron afectados por el tipo de paisaje. El hecho de que en este estudio los parasitoides no hayan sido afectados por la estructura del paisaje y sí los coccinélidos es curioso por cuanto, en general, la literatura sugiere que las especies especialistas, como los parasitoides, serían más sensibles a la fragmentación y pérdida de hábitat, que especies generalistas como los depredadores, entre ellos los coccinélidos (Didham *et al.*, 1996; Gilbert *et al.*, 1998; Braschler *et al.*, 2003; Ewers y Didham, 2006).

Debido a que los coccinélidos son considerados eficientes controladores biológicos de áfidos (Elliot *et al.*, 2000) los resultados de este estudio pueden dar luces sobre el manejo de un sistema agrícola. Dado que dos de las cinco especies de coccinélidos incrementaron sus abundancias en los paisajes fragmentados y con mayor pérdida de hábitat, y que las

otras las mantuvieron, sin verse afectadas negativamente por estos procesos, para asegurar una mayor eficiencia en el control de plagas sería recomendable, fragmentar los cultivos, de manera de facilitar la llegada y establecimiento rápido de estos enemigos naturales. Una forma en que se ha logrado esto es a través de la cosecha heterogénea del cultivo de alfalfa, cortándolo en franjas, dejando otras franjas sin cortar donde los coccinélidos van a refugiarse mientras crece la alfalfa cosechada. Esto facilita la pronta agregación de coccinélidos en los parches de áfidos al inicio de su crecimiento poblacional (“strip management”, Hossain *et al.*, 2002). Otra alternativa es incrementar la heterogeneidad del paisaje agrícola a través del establecimiento de distintos cultivos con diferentes fenologías o la mantención de franjas de vegetación silvestre que sirvan de refugio a los enemigos naturales. Todo esto forma parte de la estrategia de Control biológico de conservación (Landis *et al.*, 2000)

En resumen, en esta memoria de Título la respuesta de los coccinélidos a la pérdida y fragmentación del hábitat fue especie-específica, dependiendo también del período de tiempo y habría sido mediada por la conducta de dispersión. La mayoría de las especies y los estados larvarios no fueron afectados por estas perturbaciones. *Hyperaspis sphaeridioides* y *A. bipunctata* incrementaron sus abundancias en los paisajes con alto nivel de pérdida de hábitat, independientemente de su nivel de fragmentación, lo cual es un resultado inesperado por cuanto se ha postulado que generalmente la pérdida de hábitat afecta negativamente a las poblaciones (Fahrig, 2003). Sin embargo, en este experimento la pérdida de hábitat siempre estuvo asociada con algún nivel de fragmentación, de manera que el efecto positivo de la pérdida de hábitat podría también ser un reflejo del efecto positivo de la fragmentación. Esto hace necesario plantear nuevos experimentos para controlar el efecto de la pérdida de hábitat *per se*, estableciendo paisajes con diferentes grados de remoción de hábitat sin fragmentación. Estos resultados confirman postulados anteriores que, desde el punto de vista del manejo de agro-ecosistemas y control de plagas, sería más adecuado para el establecimiento de altas abundancias de los coccinélidos, cultivos que tuvieran algún grado de fragmentación durante su manejo.

CONCLUSIONES

- La respuesta de los coccinélidos a la pérdida y fragmentación del hábitat fue especie-específica.
- La mayoría de las especies y los estados larvarios no fueron afectados por la pérdida y/o fragmentación del hábitat.
- *Hyperaspis sphaeridioides* fue la única especie que incrementó su densidad en los paisajes fragmentados luego de producida la remoción de la alfalfa (efecto de empaquetamiento).
- *H. sphaeridioides*, en el corto plazo, y *A. bipunctata* en el largo plazo, desarrollaron mayores abundancias en los paisajes fragmentados con alto nivel de pérdida de hábitat, independientemente de su nivel de fragmentación. Esto probablemente se debió a una mayor inmigración a estos paisajes que contienen una mayor superficie de hábitat de borde en relación a los otros paisajes. Estos resultados son novedosos por cuanto, en general, la literatura postula efectos negativos de la pérdida y fragmentación de hábitat sobre las abundancias poblacionales.
- La fragmentación y pérdida de hábitat no afectaron la permanencia de *E. connexa* y de *H. variegata* en paisajes fragmentados, lo que coincide con sus abundancias similares en todos los paisajes.
- Para el control de plagas en agro-ecosistemas sería más adecuado para el establecimiento de altas abundancias de los coccinélidos, cultivos que tuvieran algún grado de fragmentación durante su manejo.

BIBLIOGRAFIA

- **AIZEN, M.A.; FEINSINGER, P.** 1994a. Habitat Fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine "Chaco Serrano". *Ecological Applications* 4: 378-392.
- **AIZEN, M.A.; FEINSINGER, P.** 1994b. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 320-341.
- **ANDRÉN, H.** 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *OIKOS* 71: 355-366.
- **ARNASON, A.N.** 1972. Parameter estimates from mark recapture experiments on two populations subject to emigration and death. *Researches on Population Ecology* 13: 97-113.
- **ARTIGAS, J.N.** 1994. *Entomología económica: insectos de interés agrícola, forestal, médico y veterinario vol.1.* Ediciones Universidad de Concepción, Concepción, Chile. 1126 pp.
- **BARBOSA, O.; MARQUET, P.A.** 2002. Effects of forest fragmentation on the assemblage at the relict forest of Fray Jorge, Chile. *Oecologia* 132: 296-306.
- **BENTLEY, J.; CATTERALL, C.; SMITH, G.** 2000. Effects of Fragmentation of Araucarian Vine Forest on Small Mammal Communities. *Conservation Biology* 14: 1075-1087
- **BERDER, D.J.; CONTRERAS, T.A.; FAHRIG, L.** 1998. Habitat loss and population declines a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology* 79: 517-533.
- **BOMMARCO, R.; FAGAN, W.F.** 2002. Influence of crop edges on movement of generalist predators: a diffusion approach. *Agricultural and Forest Entomology* 4: 21-30.
- **BRASCHLER, B.; LAMPEL, G.; BAUR, B.** 2003. Experimental small-scale grassland fragmentation alters aphid population dynamics. *OIKOS* 100: 581 – 591.
- **BROWN, M.; MILLER, S.** 1998. Coccinellidae (Coleoptera) in apple orchards of eastern West Virginia and the impact of invasion by *Harmonia axyridis*. *Entomological News* 109: 136-142.
- **BUSTAMANTE, R.; GREZ, A.A.** 1995. Consecuencias ecológicas de la fragmentación de los bosques nativos. *Revista Ambiente y Desarrollo* 11: 58-63.

- **CALEY, M.J.; BUCKLEY, K.A.; JONES, G.P.** 2001. Separating ecological effects of habitat fragmentation, degradation, and loss on coral commensals. *Ecology* 82: 3435-3448.
- **CAMOUSSEIGT, B.** 2005. Abundancia y riqueza de especies de coleópteros epigeos en parches de alfalfa que difieren en fragmentación y pérdida de hábitat. Memoria de Título Médico Veterinario. Santiago, Chile. U.Chile. Fac. de Cs. Veterinarias y Pecuarias, 64p.
- **COOK, W.; LANE, K.; FOSTER, B.; HOLT, R.** 2002. Island theory, matrix effects and species richness patterns in habitat fragments. *Ecology Letters* 5: 619-623.
- **CORTÉS, G.** 2006. Efecto de la fragmentación del hábitat sobre la abundancia de áfidos, parasitoides y parasitoidismo en cultivos de alfalfa experimentales. Memoria de Título Médico Veterinario. Santiago, Chile. U.Chile. Fac. de Cs. Veterinarias y Pecuarias, 53p.
- **CRONIN, J.T.** 2003. Matrix heterogeneity and host-parasitoid interactions in space. *Ecology* 84: 1506-1516.
- **CROOK, K.** 2002. Relative Sensitivities of Mammalian Carnivores to Habitat Fragmentation. *Conservation Biology* 16: 488-502.
- **DAVIES, K.; MARGULES, C.** 1998. Effects of fragmentation on carabid beetles: experimental evidence. *Journal of Animal Ecology* 67: 460-471.
- **DEBINSKI, D.M.; HOLT, R.D.** 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* 14: 342-355.
- **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.
- **DIDHAM, R.K.; GHAZOUL, J.; STORK, N.E.; DAVIS, A.J.** 1996. Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 255-260.
- **DOAK, D.F.; MARINO, P.C.; KAREIVA, P.M.** 1992. Spatial scale mediates the influence of habitat fragmentation on dispersal success: implications for conservation. *Theoretical Population Biology* 41: 315-336.
- **DRISCOLL, D.A.; WEIR, T.** 2005. Beetle responses to habitat fragmentation depend on ecological traits, habitat condition, and remnant size. *Conservation Biology* 19: 182-194.

- **ELLIOT, N.C.; KIECKHEFER, R.; KAUFFMAN, W.** 1996. Effects of an invading coccinellid on native coccinellids in an agricultural landscape. *Oecologia* 105: 537–544.
- **ELLIOT, N.C.; MICHELS, J.R.** 1997. Estimating aphidophagous coccinellid populations in alfalfa. *Biological Control* 8: 43-51.
- **ELLIOT, N.C.; KIECKHEFER, R.W; BECK, D.A.** 2000. Adult coccinellid activity and predation on aphids in spring cereals. *Biological Control* 17: 218-226.
- **ETCHEGARAY, J.; BARRIOS, S.** 1979. Ciclo de vida de *E. connexa* (Germar, 1824) (Coleoptera: Coccinellidae). *Anales del Museo de Historia Natural, Valparaíso* 12: 185-190.
- **ETCHÉGARAY, J.** 1982. Variación temporal de los estados de desarrollo de *E. connexa* (Germar) (Coccinellidae) en Chile central. *Ambientes Terrestres* 6: 3-8.
- **EWERS, R.M. AND DIDHAM, R.K.** 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81: 117-142.
- **FAHRIG, L.** 1998. When does fragmentation of breeding habitat affect population survival?. *Ecological Modelling* 105: 273-292.
- **FAHRIG, L.** 2001. How much habitat is enough?. *Biological Conservation* 100: 65-74.
- **FAHRIG, L.** 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 487-515.
- **FARHIG L.; MERRIAM, G.** 1994. Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* 8: 50-59.
- **FAHRIG, L.; GREZ, A.A.** 1996. Population spatial structure, human-caused landscape changes and species survival. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 5-13.
- **FARHIG, L.; JONSEN, I.** 1998. Effects of habitat patch characteristics on abundance and diversity of insects in an agricultural landscape. *Ecosystems* 1: 197-205.
- **FERRAN, A.; DIXON, A.** 1993. Foraging behaviour of ladybird larvae (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology* 90: 383-402.
- **FUNK, W.C.; MILLS, L.S.** 2003. Potential causes of population declines in forest fragments in an Amazonian frog. *Biological Conservation* 111: 205–214.

- **GILBERT, F.; GONZALEZ, A.; EVANS-FREKE, I.** 1998. Corridors maintain species richness in the fragmented landscapes of microecosystem. *Proceedings of The Royal Society of London, B* 265: 577-582.
- **GREZ, A.A.** 1997. Effect of habitat subdivision on the population dynamics of herbivorous and predatory insects in central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 481-490.
- **GREZ, A.A.; BUSTAMANTE, R.** 1995. Consecuencias ecológicas de la fragmentación de los bosques nativos. *Revista Ambiente y Desarrollo* 11: 58-63.
- **GREZ, A.A.; PRADO E.** 2000. Effect of plant patch shape and surrounding vegetation on the dynamics of predatory coccinellids and their prey *Brevicoryne brassicae* (Hemiptera: Aphididae). *Environmental Entomology* 29: 1244-1250.
- **GREZ, A.A.; ZAVIEZO, T.** 2002. Efectos inmediatos de la fragmentación del hábitat sobre la abundancia de insectos en alfalfa. *Ciencia e Investigación Agraria* 29: 28-33.
- **GREZ, A.A., ZAVIEZO, T.; REYES, S.** 2004a. Short-term effects of habitat loss and fragmentation on the abundance and species richness of beetles in experimental alfalfa fields. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 547-558.
- **GREZ, A.A., ZAVIEZO, T; TISCHENDORF, L; FAHRIG, L.** 2004b. A transient, positive effect of habitat fragmentation on insect population densities. *Oecologia* 141: 444-451.
- **GREZ, A; ZAVIEZO, T; RÍOS, MARTA.** 2005. Ladybird (Coleoptera: Coccinellidae) dispersal in experimental fragmented alfalfa landscapes. *European Journal of Entomology* 102: 209-216.
- **GORDON, R.** 1985. The Coccinellidae (Coleóptera) of America North of Mexico. *Journal of the New York Entomological Society* 93: 1-912.
- **HAGEN, K.S.** 1962. Biology and ecology of predaceous coccinellidae. *Annual Review of Entomology* 7: 289-326.
- **HAMES, R.S.; ROSENBERG, K.V.; LOWE, J.D.; DHONDT, A. A.** 2001. Site reoccupation in fragmented landscapes: testing predictions of metapopulation theory. *Journal of Animal Ecology* 70: 182-190.
- **HANSKI, I.A.; GILPIN, M.E.** 1997. *Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution.* Academic Press. San Diego, California.
- **HODEK, I.; IPERTI, G.; HODKOVA, M.** 1993. Long-distance flights in Coccinellidae (Coleoptera). *European Journal of Entomology* 90: 403-414.

- **HODEK, I.; HODEK, A.** 1996. Ecology of Coccinellidae. Dordrecht Boston London: Kluwer Academic Publishers. pp. 464
- **HOSSAIN, Z.; GURR, G.M.; WRATTEN, S.D.** 2000. The potencial to manipulate the numbers of insects in lucerne by strip cutting. Australian Journal of Entomology 39: 39-41
- **HUNTER, M.D.** 2002. Landscape structure, habitat fragmentation, and the ecology of insects. Agricultural and Forest Entomology 4: 159-166.
- **JAGER, H. I.; CARR, E. A.; EFROYMSON, R. A.** 2006. Simulated effects of habitat loss and fragmentation on a solitary mustelid predator. Ecological Modelling 191: 416-430.
- **JONSON, I.D.; TAYLOR, P.D.** 2000. Fine-scale movement behaviours of calopterygid damselflies are influenced by landscape structure: an experimental manipulation. OIKOS 88: 553-562.
- **KAREIVA, P.** 1987. Habitat fragmentation and the stability of predator-prey interactions. Nature 326: 388-390.
- **LIDLAW, R.** 2000. Effects of habitat disturbance and protected areas on mammals of peninsula Malaysia. Conservation Biology 14: 1639-1648.
- **LAURANCE, W.F.; BIERREGARD, R.O.** 1996. Fragmented Tropical Forest. Bulletin of the Ecological Society of America 77: 34-36.
- **LEFKOVICH, L. F.; FAHRIG, L.** 1985. Spatial characteristics of habitat patches and population survival. Ecological Modelling 30: 297-308.
- **LEVINS, R.** 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. Bulletin of the Ecological Society of America 15: 237-240.
- **MACARTHUR, R.H.; WILSON, E.O.** 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton. New Jersey, USA. 192 p.
- **MATTHYSEN, E.** 1994. Dispersal as the key process in fragmented landscapes. In: Birds numbers 1992: distribution, monitoring and ecological aspects. Proceedings of the 12th International Conference of IBCC and EOAC. Noordwijkerhout, Netherlands. 14-18 septiembre 1992. pp 111-116.
- **MAUREIRA, L.** 2003. Efecto de la fragmentación, pérdida de hábitat y aislamiento de alfalfa sobre la abundancia y dispersión de *Eriopis connexa* (Coleoptera: Coccinellidae). Memoria de título Medico Veterinario. Santiago, Chile. U.Chile, Fac. Cs. Veterinarias y Pecuarias, 71 p.

- **MCGARIGAL, K.; CUSHMAN, S.A.** 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Application* 12: 335-345.
- **MENNECHEZ, G.; SHTICKZELLE, N.; BAGUETTE, M.** 2003. Metapopulations dynamics of the bog fritillary butterfly: comparison of demographic parameters and dispersal between a continuous on a highly fragmented landscape. *Landscape Ecology* 18: 279-291.
- **MURCIA, C.** 1995. Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- **MURIEL, S.B.; GREZ, A.** 2002. Effect of plant patch shape on the distribution and abundance of three lepidopteran species associated with *Brassica oleracea*. *Agricultural and Forest Entomology* 4: 179-185.
- **NEE, S.; MAY, R.M.** 1992. Dynamics of Metapopulation: habitat destruction and competitive coexistence. *Journal of Animal Ecology* 61: 37-49.
- **PARDINI, R.; SOUZA, S.M.; BRAGA, N.; METZGER, J.P.** 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biological Conservation* 124: 253-255.
- **PEREZ, A.** 2005. Efecto de la fragmentación y aislamiento de alfalfa sobre la abundancia y distribución de cochinéidos y sus presas: los áfidos. Memoria de Título Médico Veterinario. Santiago, Chile. U.Chile. Fac. de Cs. Veterinarias y Pecuarias. 68 p.
- **POWELL, A. H.; POWELL, G.V.** (1987). Population dynamics of male Euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 19: 176-179.
- **RIES, L.; SISK, T.D.** 2004 A predictive model of edge effects. *Ecology* 85: 2917-2926.
- **RIOS, M.** 2004. Efecto de la fragmentación y aislamiento diferencial de la vegetación sobre la dispersión de *Eriopis connexa* (Germar 1824) (Coleoptera: Coccinellidae) asociados a alfalfa. Memoria de título Médico Veterinario. Santiago, Chile. U.Chile, Fac. Cs. Veterinarias y Pecuarias, 45 p.
- **ROLAND, J.** 1993. Large-scale forest fragmentation increases the duration of forest tent caterpillar outbreak. *Oecologia* 93: 25-30.

- **SAINI, E.D.** 2004. Presencia de *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) en la provincia de Buenos Aires, aspectos biológicos y morfológicos. Revista de Investigaciones Agropecuarias 33: 151-160.
- **SCHMIEGELOW, K. A.; MACTANS, C.S.; HANNON, S.J.** 1997. Are boreal birds resilient to forest fragmentation: an experimental study of short-term community responses. Ecology 78: 1914-1932.
- **SCHTICKZELLE, N.; BAGUETE, M.** 2003. Behavioural responses to habitat patch boundaries restrict dispersal and generate emigration-patch area relationships in fragmented landscapes. Journal of Animal Ecology 72: 533-545.
- **SIMONETTI, J.; ACOSTA, G.** 2002. Conservando biodiversidad en tierras privadas: el ejemplo de los carnívoros. Revista Ambiente y Desarrollo 18: 1:51-59.
- **SOKAL, R.R; ROHLF, F.J.** 1995. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. W. H. Freeman and Company (Ed). New York, USA. 887p.
- **SCHNEIDER, M. F.** 2001. Habitat loss, fragmentation and predator impact: spatial implications for prey conservation. Journal of Applied Ecology 38: 720-735.
- **STAMPS, J.A.; BRECHNER, M.; KRISHNAN, V.V.** 1987. The effects of edge permeability and habitat geometry on emigration from patches of habitat. The American Naturalist 129: 533-552.
- **STATISTICAL ANALISYS SYSTEM (SAS)** 1989-1996 by SAS Institute Inc., Cary, NC, USA. (r) Proprietary Software Release 6.12 TS020. Licensed to UNIVERSIDAD DE CHILE, Site 0039781028.
- **STEFFAN-DEWENTER, I.** 2003. Importance of habitat area and landscape context for species richness of bees and wasps in fragmented orchard meadows. Conserv. Biol. 4:1036-1044.
- **STEFFAN-DEWENTER, I.; SCHARNTKE, T.** 2000. Butterfly community structure in fragmented habitats. Ecology Letters 3: 416-422.
- **TONHASCA, A.; BLACKMER, J.; ALBUQUERQUE, A.** 2002. Abundance and diversity of Euglossine bees in the fragmented landscape of the Brazilian Atlantic Forest. Biotropica 34: 416-422.
- **TSCHARNTKE, T.; KRUESS, A.** 1999. Habitat fragmentation and biological control. Theoretical Approaches to Biological Control. **In:** Hawkins, B.A.; Cornell, H.V. (Eds.). Theoretical approaches to biological control. Cambridge University Press. pp. 190-205.

- **TSCHARNTKE, T.; STEFFAN-DEWENTER, I.; KRUESS, A.; THIES, C.** 2002a. Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. *Ecological Research* 17: 229-239.
- **TSCHARNTKE, T.; STEFFAN-DEWENTER, I.; KRUESS, A.; CARSTEN T.** 2002b. Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland – cropland landscapes. *Ecological Applications* 12: 354-363.
- **TSCHARNTKE, T.; KLEIN, M.; KRUESS, A.; STEFFAN-DEWENTER, I.; THIES, C.** 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity-ecosystem service management. *Ecology Letters* 8: 857-874
- **TURCHIN, P.; THOENY, W.T.** 1993 . Quantitative dispersal of southern pine beetles with mark-recapture experiments and a diffusion model. *Ecological Applications* 3: 187-198.
- **TURCHIN, P.** 1998. *Quantitative Analysis of Movement*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, 396 pp.
- **WALLIN, H.** 1986. Habitat choice of some field-inhabiting carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) studied by recapture of marked individuals. *Ecological Entomology* 11: 457–466.
- **WITH, K.; CADARET, S. J.; DAVIS, C.** 1999. Movement responses to patch structure in experimental fractal landscape. *Ecology* 80: 1340-1353.
- **WITH, K.; PAVUK, D.; WORCHUCK, J.; OATES, R.; FISHER, J.** 2002. Threshold effects of landscape structure on biological control in agroecosystems. *Ecological Applications* 12: 52-65.
- **WOLF, J.O.; SCHAUBER, E.B.; EDGE, W.D.** 1997. Effects of habitat loss and fragmentation on the behavior and demography of graytailed voles. *Conservation Biology* 11: 945-956.
- **ZAVIEZO, T.; GREZ, A.; DONOSO, D.** 2004. Dinámica temporal de coleópteros asociados a alfalfa. *Ciencia e Investigación Agraria* 31: 29-38.
- **ZOLLNER, P.A.** 2000. Comparing the landscape level perceptual abilities of forest sciurids in fragmented agricultural landscapes. *Landscape Ecology* 15: 523-533.