



UNIVERSIDAD DE CHILE



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

**EFFECTOS DE LA FRAGMENTACIÓN Y AISLAMIENTO
DIFERENCIAL DE LA VEGETACIÓN SOBRE LA DISPERSIÓN
DE *Eriopsis connexa* (Germar 1824) (Coleoptera: Coccinellidae)
ASOCIADOS A ALFALFA**

MARTA NOEMÍ RÍOS SEGURA

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

PROFESORA GUÍA: AUDREY A. GREZ

PROYECTO FONDECYT 1011041

SANTIAGO, CHILE

2004



UNIVERSIDAD DE CHILE



FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS
ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS

EFFECTOS DE LA FRAGMENTACIÓN Y AISLAMIENTO
DIFERENCIAL DE LA VEGETACIÓN SOBRE LA DISPERSIÓN
DE *Eriopis connexa* (Germar 1824) (Coleoptera: Coccinellidae)
ASOCIADOS A ALFALFA

MARTA NOEMÍ RÍOS SEGURA

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

NOTA FINAL.....

PROFESORA GUÍA : AUDREY A. GREZ
PROFESOR CONSEJERO: RIGOBERTO SOLIS
PROFESOR CONSEJERO: JAIME ARAYA

NOTA	FIRMA
.....
.....
.....

SANTIAGO, CHILE

2004

INDICE

INTRODUCCIÓN.....	1
REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.....	4
HIPÓTESIS	13
OBJETIVOS.....	14
MATERIALES Y MÉTODOS	15
RESULTADOS	24
DISCUSIÓN	35
CONCLUSIONES	39
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	40

Dedico esta tesis con todo mi amor a mi familia de aquí y de allá porque gracias a ellos soy quien soy....

A Luis por acompañarme en cada paso que doy y por apoyar mis sueños cada día

Y especialmente a la vida por haberme puesto en este camino.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a todos quienes de una u otra forma hicieron posible realizar esta tesis.

A todos mis amigos del laboratorio, Astrid Perez, Susana Reyes, Sandra Díaz, Bernardino Camousseigt y Galaxia Cortés por ayudarme a hacer los experimentos en terreno y por la ardua tarea que significó pintar chinitas, además de entregarme día a día su amistad.

A Denise Donoso por siempre estar dispuesta a tenderme una mano, por su alegría, su trabajo en terreno y toda su ayuda computacional.

A Ramiro Bustamante y Alberto Mancilla por su guía en los análisis estadísticos.

A Tania Zaviezo por su ayuda en desarrollar este manuscrito, su trabajo en terreno y por su cercanía.

A mis profesores consejeros Rigoberto Solis y Jaime Araya, por el tiempo dedicado a leer y corregir esta tesis.

A mi mamá, mi hermano Diego, Paloma y Aliro, por todo el amor que me mandan desde lejos.

A mi papá, mi media mamá, mi hermano Quirino, Yayita y mi Vaquis por tratar de comprenderme y acompañarme cada día.

A Luis, por crecer conmigo y siempre apoyarme en los momentos difíciles.

Y especialmente a mi profesora guía Audrey Grez por su gran dedicación, por guiar este proceso, su trabajo codo a codo y por enseñarme que el trabajo y la responsabilidad son claves para la vida...y, a querer a las chinitas.

Marta

Este proyecto fue financiado por FONDECYT 1011041.

RESUMEN

La fragmentación del hábitat es un proceso a nivel de paisaje, en el cual un hábitat continuo es subdividido en dos o más fragmentos más pequeños, que quedan aislados por una matriz diferente al hábitat original. La fragmentación produce cambios en las abundancias poblacionales que pueden ser modulados por los patrones de dispersión de los organismos. *Eriopis connexa* (Coleoptera: Coccinellidae), es una especie nativa de Chile abundante en la alfalfa y controlador biológico eficaz de plagas, ella alcanza mayores abundancias poblacionales en paisajes de alfalfa más fragmentados. En esta memoria de título evaluamos el efecto de la fragmentación y el aislamiento entre fragmentos sobre los patrones de dispersión de esta especie para ver si este proceso explica su abundancia poblacional. Para ello realizamos una serie de experimentos de marcaje – recaptura de estos insectos en paisajes de alfalfa a los que se les removió una cantidad de hábitat constante de 84%, variando el grado de fragmentación (4 ó 16 fragmentos) y aislamiento entre fragmentos (2 ó 6 m). La matriz alrededor de los fragmentos quedó compuesta por suelo desnudo. Un área de igual dimensión a los otros paisajes se dejó sin fragmentar (control). Mediante estos experimentos evaluamos i) las distancias recorridas y la permanencia de los individuos en la alfalfa y en la matriz de suelo desnudo, ii) la migración de individuos entre la alfalfa y la matriz, iii) el intercambio de individuos entre fragmentos en cada paisaje según su grado de fragmentación y aislamiento, y iv) la permanencia de los individuos en los paisajes según su grado de fragmentación y aislamiento. *Eriopis connexa* se movió mayores distancias y permaneció menos tiempo en la matriz que en la alfalfa, migró más desde la matriz hacia la alfalfa que en dirección opuesta, presentó mayores movimientos entre los fragmentos de los paisajes cuando ellos eran cercanos (2 m) y sólo tendió a permanecer más en los paisajes con menor fragmentación, sin considerar el nivel del aislamiento. Estos patrones de movimiento permiten explicar la concentración de *E. connexa* en los fragmentos, pero no explica sus mayores abundancias en paisajes más fragmentados. Otros mecanismos, como la inmigración o reproducción explicarían estos patrones de abundancia.

Palabras claves: Dispersión, fragmentación del hábitat, distancia entre fragmentos, experimentos de marcaje – recaptura, coccinélidos, *Eriopis connexa*.

SUMMARY

Habitat fragmentation is a landscape level process, in which a continuous habitat is subdivided in two or more smaller fragments that result isolated by a matrix different to the original habitat. Habitat fragmentation produces changes in populations abundance that may be modulated by the dispersal behaviour of organisms. *Eriopis connexa* (Coleoptera: Coccinelidae), a chilean native species that is abundant in alfalfa and an effective agent of biological control of pests, reaches higher population abundances in more fragmented alfalfa landscapes. In order to assess if this abundance pattern is explained by the dispersal behaviour of *E. connexa*, we made several mark – recapture experiments in fragmented alfalfa landscapes with a constant amount of habitat loss (84%) but varying in the level of habitat fragmentation (4 or 16 fragments) and isolation among fragments (2 or 6 m). The matrix surrounding fragments was bare ground. An area of same dimensions was left without fragmentation (control). We evaluated i) the distances travelled and the permanence of individuals in alfalfa and in bare ground, ii) the migration of individuals between alfalfa and matrix iii) the interchange of individuals among fragments of a landscape according to the fragmentation and isolation level, and iv) how their permanence in the landscape is affected by fragmentation and isolation. *Eriopis connexa* moved longer distances and stayed less time in the bare ground than in alfalfa areas, moved more from matrix to fragments than in the opposite direction, moved more among fragments when they were close together (2 m) than when they were far apart (6m), and only tended to remain more in less fragmented landscapes, regardless of their isolation level. These dispersal behaviours may explain why *E. connexa* concentrates in fragments, but do not explain their higher abundance in more fragmented landscapes. Others mechanisms like immigration or reproduction may explain these abundance patterns.

Key words: Dispersal, habitat fragmentation, distance between fragments, mark - recapture experiments, ladybird, *Eriopis connexa*.

INTRODUCCIÓN

La fragmentación y pérdida de hábitat son procesos comunes en la naturaleza. La fragmentación ocurre cuando un hábitat específico es subdividido en dos o más fragmentos cada vez más pequeños, los cuales quedan aislados por un hábitat o matriz distinta al original, generalmente inhóspito para los organismos que habitan los fragmentos (McGarigal y Cushman, 2002). Si bien la fragmentación va acompañada generalmente de una pérdida de hábitat, la pérdida de hábitat no implica necesariamente una fragmentación, ya que la pérdida puede ocurrir desde los bordes de un fragmento y producir sólo una reducción del tamaño total del hábitat y no un aislamiento. Ambos procesos se han confundido comúnmente en la literatura, a pesar que teóricamente se ha demostrado que pueden tener consecuencias independientes sobre la biota remanente (Fahrig, 1997; McGarigal y Cushman, 2002). Por ello es importante estudiarlos de manera separada para cuantificar correctamente sus efectos respectivos (Fahrig, 2001, 2003).

La fragmentación y pérdida de hábitat ponen en riesgo la sobrevivencia de las poblaciones ya que, por lo general, afectan de manera negativa las abundancias poblacionales. A menor tamaño de fragmentos y mayor aislamiento, la abundancia de las poblaciones disminuye, aumentando su probabilidad de extinción local o global (Fahrig y Grez, 1996). Esto ocurre particularmente cuando las especies son especialistas de hábitat, ocupando mayoritaria o exclusivamente los fragmentos remanentes (Davies *et al.*, 2000). Sin embargo, algunas poblaciones incrementan su abundancia en ambientes más fragmentados (Caley *et al.*, 2001; Bancroft y Turchin, 2003).

Un factor que modula los efectos de la fragmentación del hábitat sobre las abundancias poblacionales es la dispersión de los individuos, esto es su capacidad de movimiento en el paisaje, siendo la base de la biología poblacional (Fahrig y Paloheimo, 1988 a; Collinge y Forman, 1998; Wiens *et al.*, 1997; McIntire y Wiens, 1999; Schtickzelle y Baguette, 2003). La dispersión será exitosa si los organismos encuentran un hábitat favorable, que ofrezca los recursos necesarios para sobrevivir y reproducirse. Además, la dispersión permite la recolonización de fragmentos con poblaciones numéricamente deprimidas y disminuye su probabilidad de extinción, lo que se conoce como “efecto

rescate” (Fahrig y Paloheimo, 1988b; Fahrig y Jonsen, 1998; Hames *et al.*, 2001).¹

La dispersión es un atributo intrínseco de las especies (Baguette y Stevens, 2003), pero está también influenciada fuertemente por la configuración espacial del paisaje, en particular por la distancia entre fragmentos y por la calidad de la matriz que potencialmente puede actuar como ruta de dispersión (Fahrig y Grez, 1996). Es probable que en paisajes con fragmentos cercanos o rodeados por una matriz utilizable por los organismos de los fragmentos, exista un mayor intercambio de individuos y aumente la probabilidad de sobrevivencia mediante recolonizaciones. En cambio, en paisajes con fragmentos más distantes o rodeados por una matriz inhóspita, los individuos tendrían un mayor riesgo de mortalidad por depredación mientras se dispersan, o no serían exitosos en el hallazgo de nuevos fragmentos durante la búsqueda. Para entender las consecuencias de la fragmentación del hábitat sobre las abundancias poblacionales es necesario conocer cómo la fragmentación afecta la conducta de dispersión a nivel de especie, ya que la fragmentación puede afectar negativamente a determinadas especies, pero también puede favorecer a otras (Debinski y Holt, 2000).

Los coccinélidos (Coleoptera: Coccinellidae), tanto en su forma adulta como larvaria, son insectos depredadores muy comunes en Chile, encontrándose desde Arica hasta Magallanes (Montes, 1970). Ocupan una gran variedad de hábitats, en los que se alimentan de polen, huevos de lepidópteros y áfidos (Hemiptera: Aphididae), sus presas principales. Entre estos, *Eriopis connexa* (Germ.) es una especie nativa, que completa su ciclo de vida en un mes y es muy común en cultivos de alfalfa (*Medicago sativa* L.). Los adultos son móviles y pueden dispersarse diariamente en paisajes fragmentados en promedio entre 3,0 y 20 m, alcanzando muchas veces distancias incluso superiores a 30 m (Maureira, 2003). Esta y otras especies de coccinélidos son afectadas por la fragmentación del hábitat, incluso cuando ésta ocurre a pequeña escala espacial (i.e., de unos pocos metros). Contrario a lo observado en muchas especies animales, en el corto plazo los coccinélidos pueden aumentar sus abundancias poblacionales en paisajes más fragmentados (Perez, 2004¹).

¹ Pérez, A. 2004. Efectos de la fragmentación y el aislamiento diferencial de la alfalfa sobre la abundancia y distribución y coccinélidos. Memoria de Título Médico Veterinario en curso. Departamento de Ciencias Biológicas. Fac. de Cs. Veterinarias y Pecuarias. U. Chile

En esta memoria de título se evaluó, en forma experimental, los efectos de la fragmentación y aislamiento diferencial de la vegetación sobre los patrones de dispersión de *E. connexa* asociados a alfalfa.

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

La fragmentación y pérdida de hábitat son dos procesos considerados como grandes amenazas para la diversidad biológica, y son probablemente la causa primaria del aumento de la tasa de extinción de especies a través del mundo en las últimas décadas, convirtiéndose en un serio problema para la conservación de la biodiversidad (Davies *et al.*, 2000; Davies *et al.*, 2001). Generalmente la fragmentación ha sido considerada en el contexto de la conservación, sin embargo, está también relacionada fuertemente con la eficiencia del control biológico de plagas en paisajes agrícolas (Kareiva, 1987, 1990; Tschardtke y Kruess, 1999; Tschardtke *et al.*, 2002). La fragmentación del hábitat es un proceso mediante el cual un hábitat es transformado en dos o más fragmentos de menor tamaño, que resultan aislados por un hábitat distinto al original. Si bien es cierto la fragmentación involucra una pérdida de hábitat, esta pérdida no necesariamente implica fragmentación, ya que la pérdida puede ocurrir desde los bordes y causar sólo una reducción del área remanente. Actualmente, las causas principales de pérdida y fragmentación del hábitat se deben al uso que el hombre ha hecho de la tierra, convirtiendo ecosistemas nativos en campos agrícolas, centros urbanos y paisajes artificiales (Collinge 1996; Collinge y Forman, 1998). Sin embargo, estos fenómenos pueden también deberse a causas naturales, como erupciones volcánicas, incendios, inundaciones, generación natural de nuevos afluentes de un río, o a la separación de tierras que puede resultar de un terremoto.

Además de producir una disminución del área, debida a la pérdida de hábitat que involucra, la fragmentación causa diversos grados de aislamiento entre los fragmentos que permanecen en el paisaje (Tschardtke *et al.*, 2002). La matriz, el nuevo hábitat que rodea a los fragmentos, es por lo general de características inhóspitas o sub - utilizables para los organismos que originalmente habitaban el paisaje. Este, queda entonces conformado como un verdadero “mosaico de hábitats” (McGarigal y Cushman, 2002; Tschardtke *et al.*, 2002), donde cada fragmento puede tener características diferentes en tamaño, forma, grado de aislamiento o tipo de vegetación que lo circunda.

En la literatura, la fragmentación y pérdida de hábitat han sido dos procesos sistemáticamente confundidos, por lo que la magnitud y la dirección de los efectos de la

fragmentación han sido difíciles de interpretar, principalmente porque los estudios empíricos no han manejado de manera independiente ambas variables y los efectos de la pérdida de hábitat han enmascarado en muchos casos los efectos reales de la fragmentación (Fahrig, 2003). Trabajos teóricos y empíricos recientes han sugerido que los efectos de la pérdida de hábitat serían consistentemente negativos y más fuertes que los de la fragmentación sobre la biota remanente (Fahrig, 1997, 2001, 2003).

La sobrevivencia de los organismos se ve afectada de manera diferencial por la fragmentación, por cuanto ella no sólo depende de las características del paisaje sino que además del comportamiento de la especie y de sus características propias de historia de vida (Kareiva, 1990; McGarigal y Cushman, 2002). En insectos, aquellas especies abundantes o frecuentes, generalistas de hábitat o herbívoras, son menos afectadas por la configuración espacial del paisaje que insectos poco abundantes o frecuentes, especialistas de hábitat o de recursos, depredadores o parasitoides (Davies *et al.*, 2000). Así por ejemplo, en pastizales de Alemania las mariposas monófagas alcanzaron abundancias poblacionales mucho menores en fragmentos pequeños que grandes, mientras que mariposas polífagas u oligófagas presentaron densidades altas en los fragmentos pequeños, pues alternativamente podían utilizar la matriz circundante (Tschardtke y Dewenter, 2002). Por otro lado al estudiar las abundancias poblacionales de 69 especies de escarabajos en el bosque fragmentado Wog–Wog al sureste de Australia, de las 16 especies que presentaron disminuciones en sus abundancias poblacionales las especies más afectadas fueron los depredadores, en comparación con aquellos individuos que se alimentaban de detritus o de restos de maderas en descomposición (Davies *et al.*, 2000).

Efectos de la fragmentación sobre las abundancias poblacionales

Uno de los principales efectos de la fragmentación del hábitat son los cambios que produce en las abundancias poblacionales, los que pueden ser negativos, positivos o neutros (Fahrig, 2003). Un patrón común es la disminución de la abundancia de insectos en paisajes altamente fragmentados. Por ejemplo, en un estudio con escarabajos, éstos percibían los fragmentos grandes como hábitats colonizables, en cambio los fragmentos pequeños eran percibidos simplemente como obstáculos al no contener recursos suficientes, lo cual resultó en bajas abundancias de estos escarabajos (McIntire y Wiens, 1999). Sin embargo, en otro estudio de fragmentación en un arrecife de coral en Australia, se encontraron efectos positivos y neutros de la fragmentación sobre las abundancias poblacionales. En este estudio se manejó de manera independiente la fragmentación de la pérdida de hábitat y se analizaron las abundancias poblacionales de dos especies comensales del coral, una especie de cangrejo y una especie de camarón y se vio que la abundancia poblacional de *Trapezia cymodoce* (Herbst), el cangrejo comensal del coral, aumentó con la fragmentación, mientras que *Palaemonella* sp, el camarón, no presentó cambio alguno en su abundancia a causa de la fragmentación. Probablemente el incremento en la abundancia poblacional del cangrejo se debe a su conducta territorial, ya que en ambientes fragmentados podría establecer más territorios a pesar del pequeño tamaño de los fragmentos, probablemente por la liberación de espacio producida por las especies que abandonaban estos territorios (Caley *et al.*, 2001). El incremento en las abundancias poblacionales de algunas especies en ambientes fragmentados puede deberse también al impacto que la fragmentación causa inmediatamente después de ocurrida, desplazando individuos desde las áreas de hábitat removidas hacia el interior de los fragmentos, debido a que se convierte en el único hábitat con recursos disponibles para los organismos. Ello puede producir una verdadera explosión demográfica al interior de los fragmentos, lo que se conoce como “efecto de empaquetamiento” (Kareiva, 1987; Fahrig, 1997; Collinge y Forman, 1998; Debinski y Holt, 2000). Por otra parte, la abundancia poblacional de ciertos insectos también puede aumentar con la fragmentación, por la disminución de sus enemigos naturales, los que sufren una alteración en la conducta de búsqueda y una demora en el acceso a los fragmentos remanentes, los que se convierten en verdaderos refugios para la especie presa

(Kareiva, 1987; With *et al.*, 2002). Esto se ha demostrado empíricamente. Por un lado, poblaciones de áfidos (Hemiptera) incrementan notoriamente sus niveles poblacionales luego de la fragmentación de parches de *Solidago* sp, su planta hospedera, debido a que la fragmentación impide la pronta llegada de los coccinélidos, sus principales depredadores (Kareiva, 1987). Por otra parte, el lepidóptero *Malacosoma disstria* Hübner, también alcanza niveles de plaga, pero por periodos de tiempo más prolongados en bosques fragmentados del árbol *Populus tremuloides* (Michx), debido a la inhibición de la llegada de sus enemigos naturales y parasitoides (Roland, 1993).

Efectos de la dispersión sobre las abundancias poblacionales en ambientes fragmentados.

La dispersión de los organismos es de particular importancia en modular los efectos de la fragmentación sobre las abundancias poblacionales (Fahrig y Paloheimo, 1988a; Hames *et al.*, 2001). Esta se define como la capacidad de movimiento de los individuos entre un lugar y otro, para desarrollar actividades de alimentación, reproducción, búsqueda de refugio o a mayor escala espacial, migración, la que puede incluir a unos pocos individuos o llegar incluso a abarcar poblaciones completas (Travis y Dytham, 1999). Insectos poco móviles pueden ser afectados por niveles de fragmentación muy leves. Por ejemplo, la estructura poblacional y la distribución espacial de la mariposa *Itame andersoni* (Swett), una especie con restringida capacidad de vuelo en comparación con otros lepidópteros, es fuertemente afectada por discontinuidades pequeñas en la distribución espacial de sus plantas hospederas. Un pequeño aislamiento de estas plantas hospederas produce una menor inmigración de esta mariposa a dichas plantas, lo que resulta en una distribución agregada de esta especie de lepidóptero (Doak, 2000). Otro caso es el observado en escarabajos en Alemania, donde su dispersión a través del paisaje se vió interrumpida por la construcción de un camino en medio de su hábitat (Mader *et al.*, 1990). Por el contrario, insectos muy vágiles pueden no sentir impacto alguno, incluso con fragmentaciones a gran escala espacial (Davies *et al.*, 2000), como ocurre con la mariposa *Pieris rapae* (Linnaeus), especie que es capaz de desplazarse en promedio entre 250 y 700

m en un día en un paisaje fragmentado de repollos, lo cual reduce los efectos de la configuración del hábitat sobre sus tamaños poblacionales (Fahrig y Paloheimo, 1988b). Las diferencias en la capacidad de dispersión existen incluso entre individuos de una misma especie (With, 1994; Grez y Villagrán 2000). Así, en un paisaje de hierbas fragmentado, los machos del escarabajo *Tetraopes tetraophthalmus* Forst., presentan patrones de movimientos más frecuentes y a mayores distancias que las hembras, por lo que el mayor aislamiento de los parches resulta en una ausencia de hembras (Matter, 1996). La dispersión también varía según el estado de desarrollo en el que se encuentren los organismos. Esto se ha observado en adultos y ninfas del saltamontes *Opeia obscura* (Thomas) en un micropaisaje heterogéneo. En este caso, los adultos mostraron patrones de movimiento más complejos, además de moverse distancias dos a seis veces más largas y a mayor velocidad en comparación con el estado juvenil (With, 1994).

En general, parches de hábitat más pequeños y aislados soportan poblaciones poco abundantes debido a una mayor tasa de emigración y una menor recolonización que aquellos parches de mayor tamaño y menos aislados (Fahrig y Jonsen, 1998; Mennechez *et al.*, 2003). Por ejemplo, coleópteros cerambícidos de Norteamérica inmigran más hacia parches más grandes y cercanos que hacia parches pequeños y aislados de su planta hospedera, la hierba *Asclepias syriaca* L. (Matter, 1996).

La matriz es un componente del paisaje que tiene una fuerte influencia en la dispersión de los individuos, así como en el proceso de selección de hábitats (Haynes y Cronin, 2004). Una composición o estructura hostil de la matriz puede aumentar los costos para los organismos durante el proceso de dispersión, por las elevadas tasas de mortalidad por depredación, hambruna o simplemente por no poder encontrar un parche de hábitat adecuado para sobrevivir (Zollner y Lima, 1999; Schtickzelle y Baguette, 2003). Así, la matriz puede actuar como una barrera física, impidiendo la dispersión de los individuos entre fragmentos, o como una barrera visual o química, impidiendo la percepción de parches de hábitat por los organismos dispersores (Grez y Prado, 2000; Jonsen *et al.*, 2001). Sin embargo, la matriz no siempre es un hábitat completamente hostil para los organismos que habitan los fragmentos. Por ejemplo, una matriz compuesta por arbustos dificulta la dispersión del escarabajo alado del género *Aphthona* (Coleoptera), pero no así una compuesta por hierbas (Jonsen *et al.*, 2001).

Un factor que disminuye los efectos del aislamiento es la existencia de corredores vegetacionales, que unen remanentes de hábitat aislados, lo que aumenta la dispersión y la recolonización por parte de los organismos (Fahrig y Merriam, 1994; Collinge, 1996; Collinge, 2000). En general, estos corredores se consideran beneficiosos excepto por el riesgo de transmisión de enfermedades que puede ocurrir entre diferentes fragmentos (Simberloff *et al.*, 1992). En un experimento en un microecosistema de musgos se demostró que paisajes fragmentados con igual área pero con sus fragmentos unidos por corredores son más efectivos para mantener poblaciones viables y diversas de artrópodos, principalmente depredadores, que aquellos paisajes con fragmentos aislados (Gilbert *et al.*, 1998; pero véase Hoyle y Gilbert, 2004 para un ejemplo de ausencia de efectos de los corredores).

La forma de los fragmentos también puede cambiar las densidades poblacionales al afectar la dispersión de los individuos. Por una parte, aquellos fragmentos alargados o irregulares en su forma, que tienen una relación perímetro-área alta (i.e., tienen una gran proporción de plantas en el borde en relación al área total del fragmento), presentan mayores tasas de emigración de insectos que fragmentos circulares o regulares. En los primeros existe una mayor probabilidad que los individuos alcancen el borde y abandonen el parche, lo que se ha observado en coccinélidos, los cuales emigran más desde parches de *Brassica oleraceae* L. con forma de I que desde parches de igual constitución y área pero con forma cuadrada (Grez y Prado, 2000). Sin embargo, paisajes más fragmentados con un alto número de fragmentos de tamaño pequeño, con mayor proporción de bordes y menor aislamiento entre fragmentos, puede soportar una mayor abundancia poblacional que paisajes menos fragmentados, ya que si bien la mayor cantidad de bordes facilita una mayor emigración desde los fragmentos, el menor aislamiento aumenta la probabilidad que los individuos inmigren a un fragmento vecino, manteniéndose dentro del paisaje (Bowman *et al.*, 2002).

Utilización de insectos en estudios de fragmentación

Los insectos se han utilizado ampliamente en experimentos de fragmentación ya que responden a cambios a fina escala en la estructura del hábitat (e.g., Kareiva, 1987; Grez y Gonzalez, 1995; Grez, 1997; Golden y Crist, 2000; Grez y Prado, 2000). Además, ellos poseen intervalos generacionales cortos, lo que permite evaluar sus respuestas a la fragmentación en escalas espaciales y temporales pequeñas (Kareiva, 1987; Kremen *et al.*, 1993). Entre ellos, los coccinélidos son fuertemente influenciados por la fragmentación. Por ejemplo, al estudiar la abundancia poblacional de coccinélidos en paisajes no fragmentados y en paisajes fragmentados con igual número de fragmentos ($n = 4$), diferente pérdida de hábitat (55 % versus 84 %) y aislamiento entre fragmentos (2 ó 6 m), *E. connexa* es más abundante en los paisajes no fragmentados (control) y entre los paisajes fragmentados con igual pérdida de hábitat, es más abundante en los paisajes cuyos fragmentos están separados por 2 m que en los separados por 6 m, lo que sugiere que los coccinélidos preferirían habitar paisajes más continuos (Maureira, 2003). Por otra parte en paisajes que varían en el grado de fragmentación (4 ó 16 fragmentos) y aislamiento (2 ó 6 m), con un nivel de pérdida de hábitat constante (84 %), *E. connexa* es más abundante en paisajes más fragmentados, aunque sólo se evidencia al muestrear intensivamente los paisajes (datos no publicados). Por otra parte, *Hippodamia. Variegata* (Goeze) y *Hippodamia. Convergens* Guerin, otras dos especies de coccinélidos, presentaron abundancias poblacionales mayores en los paisajes más fragmentados con menor aislamiento, aunque sólo se observa en las primeras semanas luego de la fragmentación (Perez, 2004¹).

Los coccinélidos son afectados por la fragmentación del hábitat a pesar de ser insectos voladores. Ello, pues sólo vuelan a horas restringidas del día, influenciándose entre otros factores, por la temperatura, ya que necesitan una temperatura mínima de alrededor de 16°C para volar y aumentan los eventos de vuelo a las horas del día de mayor calor. La búsqueda de alimento la realizan principalmente caminando (Montes, 1970). Según estudios de actividad, ellos ocupan cerca de 45% de su tiempo caminando, el resto del tiempo lo pasan en otras actividades, como son el apareamiento, la alimentación, en vuelos de corto o largo alcance o simplemente descansando (Elliott *et al.*, 2000).

Aproximaciones experimentales en estudios de fragmentación

En ecología se utilizan tres tipos de experimentos: de laboratorio, de campo y naturales (Diamond, 1986). Los experimentos de laboratorio tienen como ventajas principales el poder regular las variables independientes, como es el ambiente biótico (e.g., composición de comunidades en estudio) y abiótico (e.g., temperatura, luz, humedad), la facilidad para seguir trayectorias y tener réplicas, pero tienen como desventajas el restringido número y tamaño de los organismos que se pueden utilizar debido a las limitaciones de espacio con que se cuenta. Además su realismo es menor por utilizar comunidades muy simples y reguladas, y sus resultados son de generalidad baja, ya que no se pueden extrapolar a especies de mayor tamaño o a situaciones más complejas. Por ello, los experimentos de laboratorio generalmente no se utilizan en estudios de fragmentación, aunque si se han utilizado ampliamente para comprender los patrones de dispersión en insectos. De hecho, la mayoría de los estudios de dispersión de coccinélidos se han efectuado en laboratorio. Un estudio de este tipo analizó la conducta de dispersión de los coccinélidos, *H. variegata* y *E. connexa* en superficies que variaban en el grado de heterogeneidad, demostrándose que si bien es cierto, ambas especies cambian sus patrones de dispersión con la heterogeneidad, el efecto fue mucho más pronunciado para *H. variegata* que para *E. connexa*, lo que sugiere que esta última especie tendría mayor facilidad para moverse en ambientes heterogéneos que *H. variegata* (Grez y Villagrán, 2000).

Los experimentos naturales son aquellos en los que el investigador no establece la perturbación, sino más bien aprovecha perturbaciones ya ocurridas o que están en proceso para poner a prueba ciertas hipótesis. La mayor parte de los estudios de fragmentación usualmente utilizan esta aproximación, sobre todo aquellos que evalúan los efectos de la fragmentación a gran escala, como la que ocurre al fragmentar un bosque (e.g., Andren, 1994; Murcia, 1995; Didham, 1997; Davies *et al.*, 2000). En comparación con los experimentos de laboratorio, este tipo de estudios gana en realismo y generalidad, ocupan rangos espaciales y temporales extensos y pueden manipular un mayor número y variedad de organismos. Sin embargo, su desventaja principal es la dificultad de controlar adecuadamente las variables independientes, tales como el número de fragmentos, forma o

aislamiento de éstos, lo que dificulta la interpretación adecuada de las relaciones causa - efecto de la fragmentación (Diamond, 1986).

Los experimentos de campo están en una situación intermedia entre los experimentos de laboratorio y naturales y son aquellos en que el investigador establece, de manera controlada, el diseño de un experimento. En este tipo de experimentos se manipulan controladamente las variables independientes, tales como el grado de fragmentación y pérdida de hábitat, forma o número de fragmentos. Generalmente, se desarrollan a escalas espaciales intermedias entre los otros dos tipos de experimentos, abarcan desde unos pocos metros hasta algunas hectáreas, y usan generalmente pastizales o agroecosistemas como modelos de estudio (e.g., Collinge, 2000; Bomarco y Fagan, 2002; With et al., 2002). Estos experimentos permiten también seguir trayectorias, aunque por un tiempo más acotado que en los experimentos naturales, debido al elevado costo económico y logístico de mantener los paisajes. Además, se puede trabajar con un mayor número de organismos y de mayor tamaño que en los experimentos de laboratorio y permite observar fenómenos que ocurren espontáneamente en la naturaleza como la inmigración o emigración de organismos (Debinski y Holt, 2000; Diamond, 1986). Debido a todas sus ventajas la literatura reciente sugiere como la estrategia más adecuada los experimentos de campo para avanzar en el conocimiento de los efectos de la fragmentación del hábitat sobre la biota (Hunter, 2002; McGarigal y Cushman, 2002). Por ello, en esta memoria de título se utilizó una aproximación de campo donde se establecieron controladamente paisajes de alfalfa que variaron en fragmentación y aislamiento manteniendo la pérdida de hábitat constante. Con esta metodología se realizó una serie de experimentos de marcaje – recaptura para evaluar cómo varía la dispersión de *E. connexa*.

HIPÓTESIS

La fragmentación y aislamiento diferencial de la vegetación afectara la dispersión de *E. connexa* adultos. A partir de esta hipótesis se predice que:

- a) Las distancias recorridas por unidad de tiempo por *E. connexa* serán mayores en la matriz que en los fragmentos y permanecerán más tiempo en los fragmentos.
- b) La migración de *E. connexa* desde la matriz a los fragmentos será mayor que la que se produzca desde los fragmentos hacia la matriz.
- c) La dispersión de *E. connexa* entre fragmentos será mayor cuando los fragmentos estén cerca que cuando estén lejos.
- d) En paisajes más fragmentados habrá una mayor permanencia de *E. connexa* que en paisajes menos fragmentados.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Evaluar experimentalmente el efecto de la fragmentación y aislamiento diferencial de la vegetación sobre la dispersión de *E. connexa* adultos asociados a alfalfa.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Evaluar las distancias recorridas y el tiempo de permanencia de *E. connexa* adultos en los fragmentos y en la matriz.
2. Evaluar el movimiento de *E. connexa* adultos entre fragmentos y matriz y viceversa.
3. Analizar el movimiento de *E. connexa* adultos entre fragmentos de paisajes que difieren en nivel de fragmentación y aislamiento.
4. Analizar la permanencia de *E. connexa* adultos en paisajes que difieren en nivel de aislamiento.

MATERIALES Y MÉTODOS

Este estudio se desarrollo en el Campus Antumapu de la Universidad de Chile, en un cultivo de alfalfa de 4,5 há. El área se limpió, desmalezó y aró en Agosto del 2002. Durante la primera semana de septiembre se pasó la rastra y se sembraron en forma homogénea 15 parches de alfalfa de 30 x 30 m distribuidos linealmente en 3 bloques, separados entre sí por 50 m. Cada bloque incluyó cinco parches separados por 20 m. El 12 de diciembre se segó la alfalfa y mediante un arado, en cuatro de los cinco parches de cada bloque, se removió el 84% del cultivo. Estudios previos demuestran que cuando se remueve un 80% del hábitat original se inhibe la conducta de búsqueda de muchos insectos (Wiens et al., 1997; With y King, 1999; With *et al.*, 2002). La remoción de alfalfa se hizo de manera que quedaron paisajes con 4 o 16 fragmentos cuadrados de alfalfa separados entre sí por 2 o 6 m. El quinto parche de cada bloque se mantuvo intacto para usarlo como control. La matriz de cada paisaje quedó constituida por suelo desnudo la que se mantuvo así pasando el arado periódicamente y con la adición de herbicida (Roundup[®]). Así en cada bloque se establecieron los siguientes tipos de paisajes: a) 16 fragmentos de 9 m² separados por 2 m, b) 4 fragmentos de 36 m² separados por 2 m, c) 16 fragmentos de 9 m² separados por 6 m, d) 4 fragmentos de 36 m² separados por 6 m y e) parche no fragmentado (control) (Fig. 1).

La alfalfa se regó cada 15 días a lo largo de todo el estudio y se dejó crecer libremente hasta el 19 de enero, fecha en que se hizo un corte dejándola a una altura de 30 cm. El 20 de febrero se llevó a cabo un segundo corte.

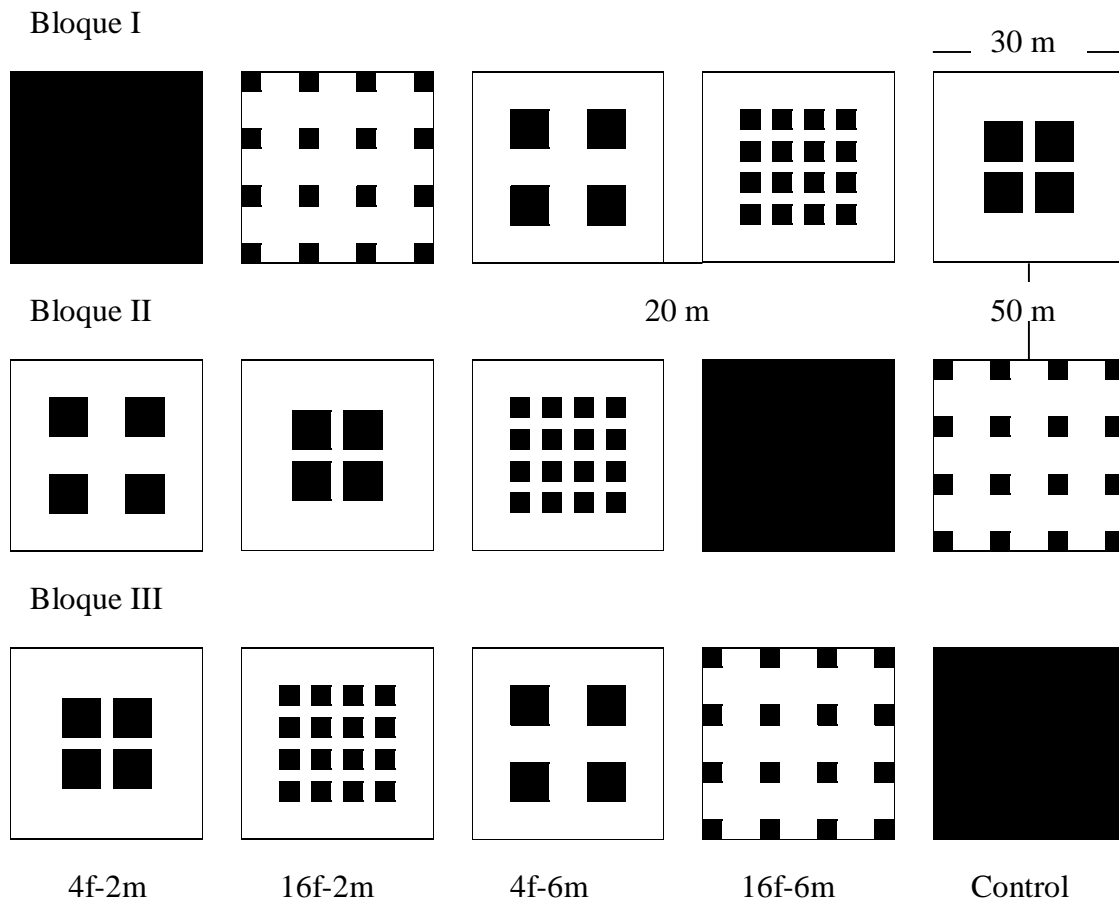


Figura 1. Diseño experimental. Este consistió en tres bloques, cada uno constituido por 5 paisajes de 30 x 30 m distanciados entre sí por 20 m. Cada bloque quedó constituido por los siguientes paisajes dispuestos en posición aleatoria: paisaje control (no fragmentado), paisaje de 4 fragmentos separados por 2 m ($4f - 2m$), paisaje de 4 fragmentos separados por 6 m ($4f - 6m$), paisaje de 16 fragmentos separados por 2 m ($16f - 2m$) y paisaje de 16 fragmentos separados por 6 m ($16f - 6m$). Los cuadrados negros representan fragmentos de alfalfa y los espacios blancos la matriz de suelo desnudo.

Eriopis connexa es un coccinélido (Coleoptera: Coccinellidae) nativo de Chile (Montes, 1970), el que se encuentra en densidades altas durante las estaciones de primavera y verano (Martos y Niemeyer, 1990). Se caracteriza por ser un insecto depredador muy voraz, común en cultivos de alfalfa. Sus presas principales son los áfidos, los que constituyen las plagas más importantes en cultivos de cereales y leguminosas en Chile. Por ello, el estudio de la biología de esta especie adquiere relevancia desde el punto de vista económico, ya que actúa como controlador biológico de plagas (Etchégaray, 1982; Grez y Villagrán, 2000).

Para evaluar el efecto de la fragmentación del hábitat sobre la conducta de dispersión de esta especie, se realizó una serie de experimentos de marcaje-recaptura de acuerdo a lo documentado en la literatura (e.g., Kareiva, 1987; Mader *et al.*, 1990; Matter, 1996; Golden y Crist, 2000; Grez y Prado, 2000; Sumerville y Crist, 2001; Schtickzelle y Baguette, 2003). Para ello, se colectaron individuos adultos desde cultivos de alfalfa distintos a los del campo experimental, principalmente del Instituto de Investigación Agropecuaria, La Platina. Estos individuos se llevaron al laboratorio, donde se mantuvieron hasta su liberación en recipientes con alfalfa en una cámara de crianza mantenida a 15°C, durante 12 horas con luz simulando condiciones diurnas, y 10°C durante 12 horas en oscuridad, para simular condiciones nocturnas. Se les proporcionó humedad y alimento comercial para coccinélidos (Backyard Gardener, The Birding Company). Una semana antes de cada experimento, a cada individuo se le marcaron los élitros con pintura acrílica marca *Testor* de diferentes colores (Fig. 2). Esta pintura ha sido empleada previamente en varios estudios de marcaje-recaptura de coccinélidos y no afecta su sobrevivencia ni habilidad de dispersión (Bach, 1980; Turchin, 1987; Lawrence y Bach, 1989; Grez, 1997; Grez y Prado, 2000). Para identificar claramente el lugar de liberación de los coccinélidos y estimar su desplazamiento luego de las recapturas en los diferentes experimentos se utilizaron diferentes combinaciones de colores. En todos los experimentos las liberaciones se realizaron temprano en la mañana, por ser un periodo del día con temperaturas bajas, lo que minimiza la dispersión de los individuos causada por la perturbación que significa el proceso de liberación (Werf *et al.*, 2000). Los análisis estadísticos de todos los experimentos se hicieron mediante el programa computacional STATISTICA 5.5 (Statsoft, 2000).



Figura 2: *Eriopis. connexa* adulto con ambos élitros pintados, utilizado en los experimentos de marcaje – recaptura.

Experimento 1: Distancias recorridas por *E. connexa* según el tipo de hábitat.

Este experimento se hizo el 26 de diciembre del 2002 y el 18 de enero del 2003. Se utilizaron dos parches de 364 m² (18 x 18 m) dentro de dos tipos de paisajes, uno de ellos con alfalfa crecida (i.e., control) y el otro compuesto por suelo desnudo, replicando las condiciones de los fragmentos y de la matriz, respectivamente. Ambos tipos de parches quedaron distanciados entre sí por al menos 150 m y se dividieron en 81 celdas de 4 m² que se marcaron mediante lienzas. En cada una de las 25 celdas centrales de cada uno de estos parches se liberaron 15 individuos marcados con un color que identificara la celda de liberación (Fig. 3). Tanto en diciembre como en enero se hicieron tres recapturas, a la primera, segunda y tercera hora post liberación, lo que se llamará en adelante primer, segundo y tercer periodo de recaptura, respectivamente. En ambos tipos de hábitat, tanto las liberaciones como las recapturas se realizaron en forma paralela por 2 grupos de personas. Las recapturas se hicieron mediante redes entomológicas de una apertura homogénea de 30 cm de diámetro. Debido a que 2 pasadas de red abarcan 1 m² de superficie, en cada celda se pasó la red 8 veces, para abarcar íntegramente cada uno de los parches. Además, se hicieron

capturas mediante búsquedas observacionales, con un tiempo de búsqueda por celda de 1 minuto. Las recapturas en cada celda se registraron en un mapa a escala de cada paisaje. A aquellos individuos que se recapturaron en una celda distinta a la de su liberación, se les hizo una marca adicional y luego se liberaron en la misma celda de recaptura para poder evaluar las posibles trayectorias siguientes (i.e., distancias acumuladas). Se midió la distancia efectiva recorrida por los individuos en cada periodo de recaptura. Esta se obtuvo midiendo la distancia desde el centro de la celda de liberación hasta el centro de la celda de recaptura. También se calculó el número de individuos que permanecieron tanto en el parche de alfalfa como en el de suelo desnudo a lo largo del tiempo.

Las distancias efectivas recorridas se graficaron en histogramas de frecuencia para cada una de las recapturas en cada fecha. El análisis estadístico de estos histogramas se hizo bajo un modelo lineal, asumiendo una distribución de Poisson para la respuesta (i.e., distancias recorridas), considerando los factores fecha, hábitat, hora de recaptura y sus interacciones, mediante el programa computacional STATISTICA.

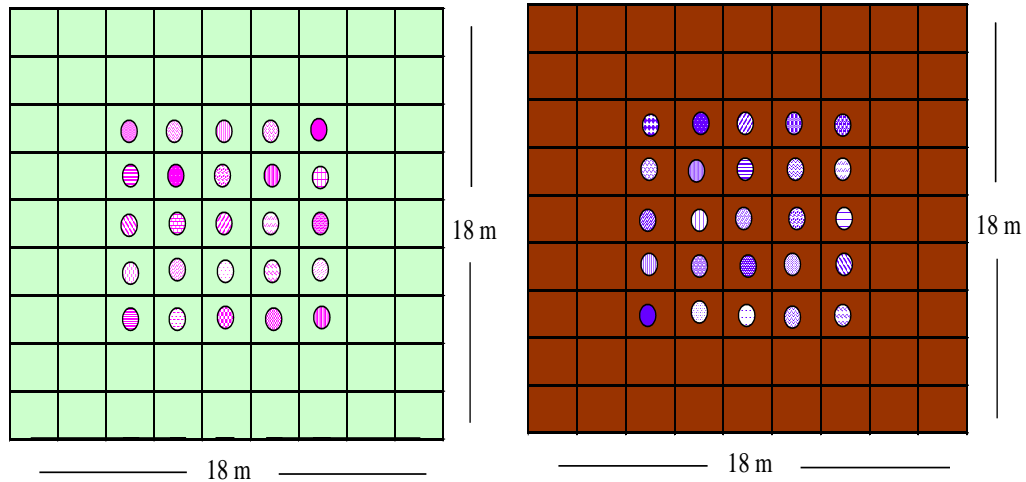


Figura 3: Diseño para evaluar las distancias recorridas por *E. connexa* adultos. Se contó con dos parches de 364 m², uno de alfalfa (verde) y otro de suelo desnudo (café). Cada parche se subdividió con lienzas en 81 celdas de 4 m². En cada una de las 25 celdas centrales de cada parche se liberaron 15 individuos marcados de manera diferencial representados con círculos con achurados distintos.

Experimento 2: Movimiento de *E. connexa* entre fragmento y matriz.

Este experimento se realizó el 18 de diciembre del 2002 y el 15 de enero del 2003 en seis fragmentos de 36 m² (2 fragmentos de 36 m² por bloque) cuyos lados tienen una dimensión de 6 m. En el borde (i.e., primer metro desde el límite hacia el interior del fragmento) de uno de los lados del fragmento, se liberaron alrededor de 60 individuos marcados del mismo color (i.e., 10 individuos por m²) y en la matriz inmediatamente colindante se liberaron otros 60 individuos marcados con otro color (Fig. 4). Las liberaciones en ambas fechas se hicieron cerca de las 9:30 am, simultáneamente en cada uno de los fragmentos. Se hicieron tres recapturas, a la primera, segunda y tercera hora post

liberación. Estas fueron mediante búsquedas observacionales y con redes entomológicas, pasadas a lo largo y ancho de todo el fragmento, así como en un área de las mismas dimensiones en la matriz inmediatamente colindante. A aquellos individuos que se cambiaron de hábitat se les hizo una marca adicional para evaluar así posibles nuevos desplazamientos al lugar de origen o permanencias en el nuevo hábitat. Se registró el número de individuos (i.e., recapturas) que permanecieron en el fragmento y en la matriz, así como el paso de individuos desde un hábitat a otro. Estos resultados se expresaron como porcentajes del total de individuos liberados por hábitat. Para el análisis estadístico de este experimento se hicieron dos ANDEVAs de medidas repetidas, considerando los periodos de recaptura como medidas repetidas. Uno de ellos analizó el efecto del hábitat y la fecha sobre la permanencia en el sitio de liberación y el otro evaluó el efecto de estas variables independientes sobre el movimiento entre matriz y fragmento y viceversa. Las comparaciones múltiples a posteriori se hicieron mediante de la prueba de Tukey, con $\alpha = 0,05$ (Zar, 1996). En ambos casos, previo a los análisis los porcentajes de recaptura sobre el total de liberados fueron transformados con arcoseno.

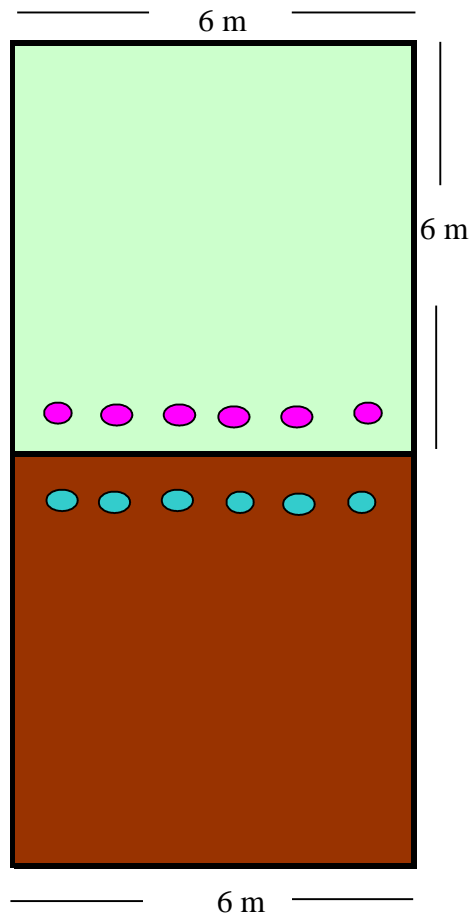


Figura 4: Diseño para evaluar el movimiento de adultos de *E. connexa* entre fragmentos y matriz. Se utilizaron 6 fragmentos de 36 m² de alfalfa (verde) y un área equivalente de matriz colindante (café). Un metro hacia el interior de cada hábitat se liberaron 60 individuos marcados de manera diferencial según el tipo de hábitat. Cada círculo representa un grupo de 10 individuos liberados.

Experimento 3: Permanencia de *E. connexa* en los diferentes paisajes y movimiento entre fragmentos en función de la fragmentación y aislamiento.

El 16 de diciembre del 2002, 9 de enero y 26 de marzo del 2003, en cada uno de los cuatro paisajes fragmentados de cada bloque se liberaron aproximadamente 160 individuos marcados, liberados según el número de fragmentos de cada paisaje. Así, en los paisajes con 16 fragmentos se liberaron 10 individuos por fragmento, y en los paisajes con cuatro fragmentos se liberaron 40 individuos por fragmento, en el área central de cada fragmento. Los individuos se marcaron diferencialmente dependiendo del fragmento de liberación. En todas las fechas, los individuos se liberaron aproximadamente a las 9:30 am. Las recapturas se hicieron luego de 1, 2 y 24 horas desde la liberación. El tercer periodo de recaptura se realizó a las 24 horas para dar más tiempo para que los coccinélidos se movieran entre fragmentos, un proceso que implica una mayor dimensión espacial que los dos experimentos anteriores. Experiencias previas indican que las mayores recapturas de coccinélidos se producen durante las primeras 24 horas (Grez y Prado, 2000).

Las recapturas se hicieron mediante redes entomológicas, pasándolas 18 veces en los fragmentos de 9 m² y 72 veces en los de 36 m². En cada recaptura se anotó el número de individuos encontrados en cada fragmento, así como la combinación de colores de sus élitros. Con ello se pudo estimar a) el porcentaje de individuos que migraron entre fragmentos y b) el porcentaje de los individuos liberados que permanecieron dentro de cada paisaje (a mayor permanencia menor emigración) para así poner a prueba las dos últimas hipótesis de este trabajo.

Para evaluar si el porcentaje de movimientos de coccinélidos entre fragmentos variaba en función de la fragmentación, aislamiento, periodo de recaptura o fecha se hizo un ANDEVA de medidas repetidas, tomando el periodo de recaptura como medida repetida. Para evaluar si el porcentaje de permanencia de coccinélidos en los paisajes era afectado por estas variables independientes se hizo el mismo análisis. Las comparaciones múltiples a posteriori se hicieron mediante la prueba de Tukey, con $\alpha = 0,05$ (Zar, 1996). Previo a estos análisis los datos (porcentajes) fueron transformados con arcoseno.

RESULTADOS

Permanencia y distancias recorridas por *E. connexa* según el tipo de hábitat.

En diciembre las recapturas fueron menores que en enero. Considerando los tres periodos de recaptura, en diciembre un total de 44 coccinélidos se recapturaron en el parche de alfalfa y 52 en el parche de suelo desnudo. En cambio, en enero en el parche de alfalfa las recapturas aumentaron a 119 y en el parche de suelo desnudo a 99. Tanto en diciembre como en enero, durante el primer periodo de recaptura recolectamos el mayor número de individuos, siendo en ambos casos mayor en el parche de suelo desnudo que en el de alfalfa, pero este patrón comenzó a revertirse desde el segundo periodo de recaptura, y en el tercer periodo se llegó a recapturar tres veces más individuos en el parche de alfalfa que en el de suelo desnudo (Fig. 5).

En diciembre, durante el primer periodo de recaptura, en el parche de alfalfa, la mayoría de los individuos permanecieron en la celda de liberación (85,7% de 14 individuos) el resto se movió hasta 2,8 m, mientras que en el suelo desnudo el 66,7% (de 30 individuos) permaneció en el mismo lugar donde se liberaron y los restantes se movieron hasta un máximo de 10 m. En el segundo periodo de recaptura, en ambos parches (alfalfa y suelo desnudo) se movió un mayor número de individuos, permaneciendo en el mismo punto de liberación sólo 54,5% y 50%, respectivamente. En el parche de alfalfa el individuo que más se desplazó alcanzó una distancia de 7,2 m desde su celda de liberación, en tanto en el suelo desnudo la mayor distancia recorrida fue 8,5 m. En el tercer periodo de recaptura los insectos recorrieron el doble de la distancia en el parche de alfalfa (12,6 m) que en el de suelo desnudo, donde sólo un individuo alcanzó los 6,3 m.

En enero, en el primer periodo de recaptura casi todos los individuos en el parche de alfalfa (97,9%) se recapturaron en el mismo lugar de su liberación y sólo un individuo se movió 2 m, mientras que en el suelo desnudo 46,7% de los individuos se movió en un rango que alcanzó un máximo de 10,7 m. En el segundo periodo de recaptura, al igual que en diciembre, la mayor distancia recorrida en la alfalfa por los insectos fue 8 m, a pesar que un alto porcentaje de individuos (80,8%) permaneció en la celda de origen. En el suelo desnudo, los desplazamientos fueron similares a los del primer periodo de recaptura, con una distancia máxima de 15,6 m recorrida por un individuo. En el tercer periodo de

recaptura, en la alfalfa se desplazó 35% de los individuos, hasta 8,3 m, mientras que en el suelo desnudo, de los 6 individuos recapturados, dos permanecieron en el lugar de liberación y los otros se movieron hasta 4,5 m (Fig. 5). El análisis estadístico de los histogramas de frecuencia mostró diferencias significativas atribuibles al tipo de hábitat, lo que refleja que *E. connexa* se mueve más en el suelo desnudo que en la alfalfa. Además hubo un efecto significativo del periodo de recaptura, con mayores distancias recorridas por los coccinélidos en el segundo y tercer periodo de recaptura. También hubo una interacción significativa Fecha * Hábitat, con los individuos moviéndose mayores distancias en el suelo desnudo sólo en enero y una interacción significativa Hábitat * Periodo de Recaptura, ya que *E. connexa* incrementó sus movimientos en el tiempo sólo en la alfalfa (Fig. 5, Tabla 1).

Respecto a las distancias recorridas acumuladas por los individuos, en diciembre en el parche de alfalfa sólo se recapturó un individuo en más de una oportunidad, el cual recorrió una distancia total de 9,7 m. En cambio, en el parche de suelo desnudo se recapturaron dos individuos, uno de ellos recorrió 4,8 m y el otro 8m. En enero sólo se recapturaron en el parche de suelo desnudo tres individuos en más de una oportunidad, recorriendo 4, 8, y 32,3 m, respectivamente.

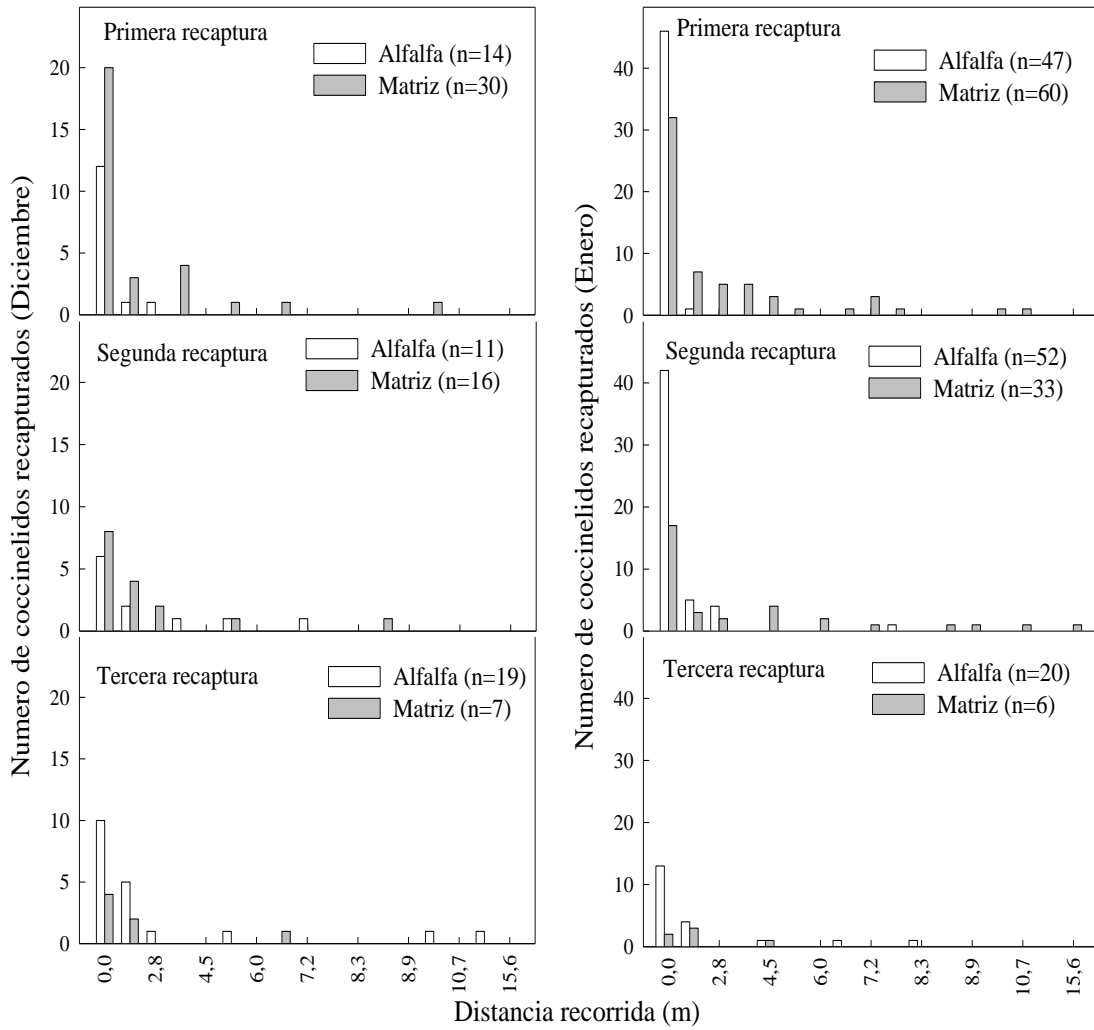


Figura 5: Histogramas de frecuencia de las distancias recorridas por *E. connexa* 1, 2 y 3 h después de la liberación en el parche de alfalfa y en el de suelo desnudo (matriz), en diciembre de 2002 y enero de 2003. n representa el número de coccinélidos recapturados de los 375 individuos liberados en cada parche. Nótese que la escala del eje y varía entre ambos meses.

Tabla 1: Resultados del análisis estadístico mediante modelo lineal asumiendo curva de Poisson para los histogramas de frecuencia de las distancias recorridas por los coccinélidos después de 1, 2, y 3 h en alfalfa y suelo desnudo durante diciembre del 2002 y enero del 2003.

Fuentes de variación	gl	Log – Likelihood	χ^2	<i>P</i>
Fecha	1	-722,02	2,21	0,14
Hábitat	1	-674,39	95,25	< 0,001
Periodo de recaptura	2	-655,95	36,87	< 0,001
Fecha * Hábitat	1	-633,08	45,75	< 0,001
Fecha * Periodo de recaptura	2	-632,94	0,28	0,87
Hábitat * Periodo de recaptura	2	-608,79	48,32	< 0,001
Fecha * Hábitat * Periodo de recaptura	2	-606,82	3,93	0,14

Movimiento de *E. connexa* entre matriz y fragmentos.

Para ambas fechas, durante los tres períodos de recaptura, un mayor porcentaje de individuos se movió desde la matriz a la alfalfa que viceversa (Tabla 3). En total, en diciembre 25 individuos se movieron desde la matriz a la alfalfa y sólo tres de la alfalfa a la matriz, mientras que en enero 39 lo hicieron de la alfalfa a la matriz y sólo 2 en la dirección opuesta. En ambas fechas, sólo durante los dos primeros periodos de recaptura, entre 0 y 0,6% de todos los individuos liberados en la alfalfa se movieron hacia la matriz. En cambio el porcentaje de individuos liberados en la matriz que se movió hacia los parches de alfalfa varió entre 1,1 y 4,2% y este tipo de movimiento ocurrió durante los tres periodos de recaptura (Tabla 2), a pesar de no existir un efecto significativo del periodo de recaptura (Tabla 3).

Respecto a las recapturas en cada tipo de hábitat, en diciembre y enero, durante los tres periodos de recaptura, hubo un mayor porcentaje de recapturas en la alfalfa que en la matriz (Tabla 3). En diciembre se registraron 113 recapturas en total en la alfalfa y 39 en la matriz, mientras que en enero hubo 160 y 35 recapturas, respectivamente. Las mayores recapturas en ambos hábitats ocurrieron durante el primer periodo de recaptura (Tabla 4). Estas recapturas consideran tanto los individuos que permanecieron en el mismo hábitat de liberación, como aquellos que se movieron desde el hábitat vecino, permaneciendo en el nuevo hábitat desde el periodo anterior de recaptura. Estas diferencias se hicieron más pronunciadas a las tres horas post liberación, con 3,6 y 8,9 veces más recapturas en la alfalfa que en la matriz en diciembre y enero, respectivamente (Tabla 2).

Tabla 2: Porcentajes (media \pm 1 ee, n = 6) de individuos recapturados que se mueven entre hábitats y porcentajes de individuos (sobre el total de individuos liberados n= 60) que permanecen en el mismo hábitat.

	Movimiento entre hábitats a través del borde		Permanencia en el hábitat de liberación	
	Alfalfa a Matriz	Matriz a alfalfa	Alfalfa	Matriz
Diciembre				
1 h	0,3 \pm 0,3	1,1 \pm 0,6	13,1 \pm 1,8	7,5 \pm 3,0
2 h	0,6 \pm 0,4	3,4 \pm 0,9	4,2 \pm 0,6	0,8 \pm 0,8
3 h	0,0 \pm 0,0	1,4 \pm 0,5	6,1 \pm 1,3	1,7 \pm 0,6
Enero				
1 h	0,3 \pm 0,3	4,0 \pm 1,7	13,4 \pm 2,6	6,2 \pm 1,2
2 h	0,3 \pm 0,3	2,8 \pm 1,2	10,6 \pm 1,7	2,0 \pm 1,4
3 h	0,0 \pm 0,0	4,2 \pm 1,8	9,8 \pm 2,0	1,1 \pm 0,6

Tabla 3: Resultados del ANDEVA para medidas repetidas que evalúa el efecto del tipo de hábitat y fecha sobre el movimiento de *E. connexa* entre hábitats durante los tres periodos de recaptura.

Fuentes de variación	gl	CM	F	P
Hábitat	1	848,17	46,93	< 0,001
Fecha	1	19,95	1,10	0,31
Hábitat * Fecha	1	38,84	2,15	0,16
Error	20	18,07		
Periodo de recaptura	2	21,15	1,03	0,37
Periodo de recaptura * Hábitat	2	10,04	0,49	0,62
Periodo de recaptura * Fecha	2	31,30	1,52	0,23
Periodo de recaptura * Hábitat * Fecha	2	14,66	0,71	0,50
Error	40	20,56		

Tabla 4: Resultados del ANDEVA para medidas repetidas que evalúa el efecto del tipo de hábitat y fecha sobre la permanencia de *E. connexa* en cada hábitat durante los tres periodos de recaptura.

Fuentes de variación	gl	CM	F	P
Hábitat	1	1633,73	35,76	< 0,001
Fecha	1	70,71	1,55	0,23
Hábitat * Fecha	1	50,59	1,11	0,31
Error	20	45,69		
Periodo de recaptura	2	488,97	34,76	< 0,001
Periodo de recaptura * Hábitat	2	41,18	2,93	0,07
Periodo de recaptura * Fecha	2	48,65	3,46	0,041
Periodo de recaptura * Hábitat * Fecha	2	10,00	0,71	0,50
Error	40	14,07		

Movimiento de *E. connexa* entre fragmentos de paisajes que varían en fragmentación y aislamiento.

En diciembre, enero y marzo, los individuos se movieron más entre los fragmentos de los paisajes con menor grado de aislamiento (separados por 2 m) que entre los fragmentos de los paisajes con mayor grado de aislamiento (separados por 6 m) (Fig. 6b, Tabla 5), pero el movimiento entre fragmentos no fue afectado por el tamaño de éstos (Fig. 6a, Tabla 5). A pesar de no existir un efecto significativo de la fragmentación, el movimiento de *E. connexa* entre los fragmentos fue 2 a 4 veces más frecuente en el paisaje 16 –2 m que en otros paisajes (media \pm 1 ee, 16f-2m: $0,26 \pm 0,08$; 4f-2m: $0,12 \pm 0,04$; 16f-6: $0,07 \pm 0,04$; 4f-6m: $0,07 \pm 0,05$). Sin embargo no hubo una interacción significativa entre fragmentación y aislamiento. Tampoco hubo un efecto significativo del periodo de recaptura (Tabla 5).

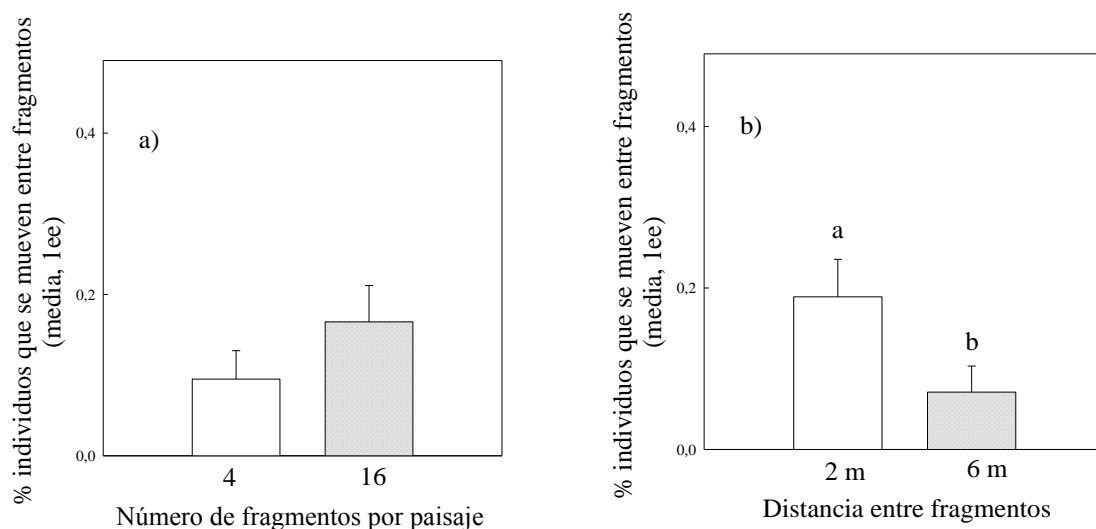


Figura 6: Efectos globales de a) nivel de fragmentación (4 ó 16 fragmentos) y b) nivel de aislamiento (distancia) entre fragmentos (2 ó 6 m) sobre el movimiento de *E. connexa* entre fragmentos dentro de los paisajes. Las letras sobre las barras en b) indican diferencias significativas basadas en la prueba de Tukey.

Tabla 5: Resultados del ANDEVA para medidas repetidas que evalúa el efecto de fragmentación y distancia sobre el movimiento de *E. connexa* entre fragmentos en los distintos paisajes en los tres periodos de recaptura en diciembre del 2002, enero y marzo del 2003.

Fuentes de variación	gl	CM	F	P
Fecha	2	17,25	7,65	0,003
Fragmentación	1	6,23	2,76	0,11
Distancia	1	17,91	7,95	0,01
Fecha * Fragmentación	2	4,88	2,17	0,14
Fecha * Distancia	2	6,82	3,03	0,07
Fragmentación * Distancia	1	4,02	1,78	0,19
Fecha * Fragmentación * Distancia	2	0,13	0,06	0,95
Error	24	2,25		
Periodo de recaptura	2	1,21	0,40	0,67
Periodo de recaptura * Fecha	4	9,10	3,04	0,03
Periodo de recaptura * Fragmentación	2	2,54	0,85	0,43
Periodo de recaptura * Distancia	2	2,75	0,92	0,41
Periodo de recaptura * Fecha * Fragmentación	4	7,47	2,50	0,05
Periodo de recaptura * Fecha * Distancia	4	3,76	1,26	0,30
Periodo de recaptura * Fragmentación * Distancia	2	4,34	1,45	0,24
Periodo de recaptura * Fecha * Fragmentación * Distancia	4	2,66	0,89	0,48
Error	48	2,99		

Permanencia de *E. connexa* en paisajes fragmentados.

La permanencia de *E. connexa* (porcentaje de individuos recapturados sobre el total de liberados en todas las recapturas) varió entre 3,8 y 30%. Las mayores recapturas ocurrieron en marzo y las menores en diciembre. Las mayores recapturas se obtuvieron el primer periodo de recaptura (Tabla 6).

Al analizar los efectos de la fragmentación y de la distancia, el número de recapturas tendió a ser mayor en los paisajes con cuatro fragmentos que en aquellos con 16 (Fig. 7a, Tabla 6), mientras que el efecto de la distancia no fue significativo (Fig. 7b, Tabla 6), aunque si hubo una interacción significativa de fecha * distancia, debido a las menores recapturas en marzo en el paisaje 16-6 m en comparación con el paisaje 16-2 m.

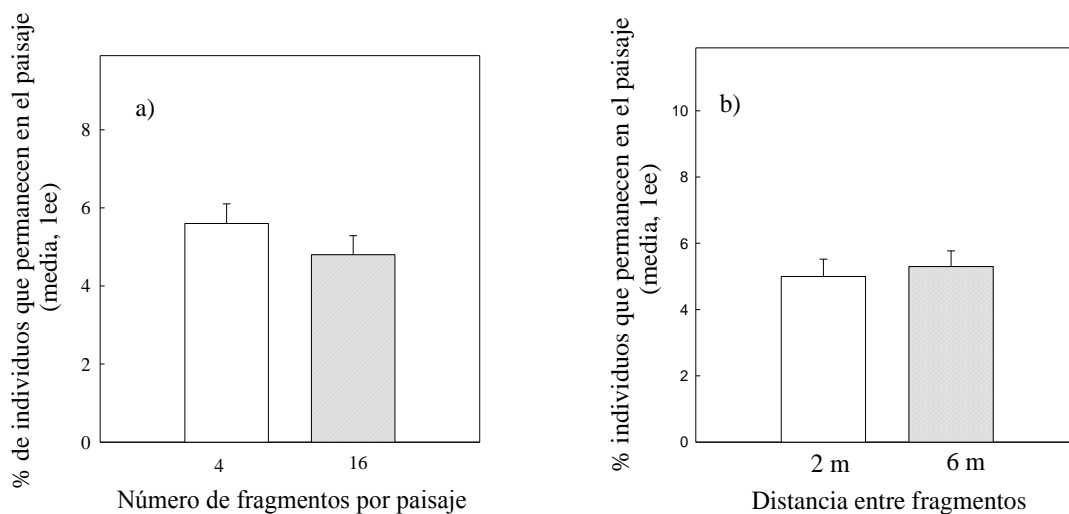


Figura 7: Efectos globales de a) nivel de fragmentación (4 ó 16 fragmentos) y b) distancia entre fragmentos (2 ó 6 m) sobre la permanencia de *E. connexa* en los diferentes paisajes. Los resultados incluyen tanto los individuos que permanecen en un fragmento como aquellos que se mueven entre los fragmentos dentro del mismo paisaje de liberación.

Tabla 6: Resultados de ANDEVA para medidas repetidas que evalúa el efecto de la fragmentación y distancia sobre la permanencia de *E. connexa* en los distintos paisajes en los distintos periodos de recaptura en diciembre de 2002, enero y marzo de 2003.

Fuentes de variación	gl	CM	F	P
Fecha	2	600,00	50,29	< 0,001
Fragmentación	1	45,58	3,82	0,06
Distancia	1	20,58	1,72	0,20
Fecha * Fragmentación	2	12,51	1,05	0,37
Fecha * Distancia	2	63,43	5,32	0,012
Fragmentación * Distancia	1	0,15	0,01	0,91
Fecha * Fragmentación * Distancia	2	9,95	0,83	0,45
Error	24	11,93		
Periodo de recaptura	2	187,00	21,79	< 0,001
Periodo de recaptura * Fecha	4	26,12	3,04	0,026
Periodo de recaptura * Fragmentación	2	28,47	3,32	0,045
Periodo de recaptura * Distancia	2	7,02	0,82	0,45
Periodo de recaptura * Fecha * Fragmentación	4	0,60	0,07	0,99
Periodo de recaptura * Fecha * Distancia	4	20,84	2,43	0,06
Periodo de recaptura * Fragmentación * Distancia	2	2,82	0,33	0,72
Periodo de recaptura * Fecha * Fragmentación * Distancia	4	9,42	1,10	0,37
Error	48	8,58		

DISCUSIÓN

Nuestras cuatro predicciones fueron apoyadas por los resultados obtenidos. Primero, *E. connexa* se desplazó mayores distancias en la matriz de suelo desnudo que en la alfalfa, y permaneció mucho más tiempo en este segundo hábitat. Segundo, los coccinélidos se movieron mucho más desde la matriz de suelo desnudo hacia los fragmentos de alfalfa que viceversa. Tercero, ellos tuvieron una mayor dispersión entre fragmentos cuando éstos se encontraban cercanos que cuando estaban más distantes entre sí y, por último, ellos presentaron una tendencia a permanecer más en los paisajes con fragmentos más grandes, aunque esto no fue significativo.

Los resultados de nuestros experimentos de permanencia y distancias recorridas en alfalfa y suelo desnudo y los de movimiento entre matriz y fragmentos explican por qué los coccinélidos se concentran en los fragmentos de alfalfa. Cuando estos insectos llegan a un paisaje de alfalfa fragmentado y aterrizan en uno de los fragmentos, ellos permanecen allí, debido a que la alfalfa es un sustrato que ofrece una amplia cantidad de recursos alimenticios para los coccinélidos incluyendo el polen y otros insectos, entre ellos los áfidos, sus presas principales. Además, estos fragmentos les proporcionarían refugio tanto de sus enemigos naturales, como de las condiciones climáticas, lo que haría para *E. connexa* innecesario tener que desplazarse largas distancias en busca de nuevos recursos o hábitats más favorables. De hecho, se ha descrito que bajo estas condiciones, los coccinélidos adoptan una conducta de búsqueda restringida e intensiva (Dixon, 2000), disminuyendo la probabilidad de que lleguen hasta los bordes y abandonen los fragmentos de alfalfa. Incluso si alcanzan el borde es poco probable que lo crucen y que lleguen a la matriz, a menos, que las interacciones intra o inter - específicas con los competidores o un alto riesgo de depredación promueva la temprana salida de los fragmentos (Doumbia *et al.*, 1998; Fagan *et al.*, 1999; Evans, 2003). En nuestro estudio, el movimiento desde los fragmentos de alfalfa hacia la matriz fue bajo. En cambio, si ellos se encontraban en la matriz ingresaban rápidamente al fragmento, incluso, era posible apreciar como se protegían bajo las hojas de alfalfa al llegar al borde del fragmento haciendo una pausa. El desplazamiento inverso, es decir desde el fragmento de alfalfa hacia la matriz, fue un evento completamente marginal. Si los coccinélidos aterrizan en la matriz, compuesta por suelo desnudo, con ningún o escasos recursos disponibles, ellos abandonan este hábitat

mediante el vuelo o caminando a alta velocidad en busca de un hábitat mejor. Bajo esta situación estos insectos asumen una conducta de búsqueda extensiva, moviéndose rápidamente largas distancias, linealmente (Kalushov, 1998; Dixon, 2000), lo que se demostró al evaluar las distancias que los coccinélidos recorrían en el parche de suelo desnudo. En efecto, en este experimento, el número de insectos encontrados en la matriz después de tres horas fue bajo, en relación a lo observado en la alfalfa (Fig. 5). Esto sugiere que los coccinélidos no usan la matriz como hábitat, de hecho, la abandonan rápidamente en busca de hábitats más favorables, ya que las condiciones bióticas y abióticas son inadecuadas (Fahrig, 2001). Evaluaciones sincrónicas a los experimentos de dispersión indicaron que la temperatura en la matriz podía llegar a ser 10°C mayor que en los fragmentos de alfalfa (datos no publicados). El alto riesgo de mortalidad que involucra la matriz se demostró de dos formas, por un lado por estudios experimentales de mortalidad de *E. connexa* llevados a cabo paralelamente a los estudios de dispersión, los que arrojaron que esta especie moría significativamente más en la matriz que en los fragmentos de alfalfa, y por observaciones durante el propio experimento donde constatamos cómo los coccinélidos intentaban buscar refugio, en pequeños vestigios de vegetación e incluso en grietas que se forman en la matriz. Sin embargo, esta búsqueda de refugio no fue exitosa, ya que en ambas fechas del experimento, se encontraron alrededor de 10 individuos marcados muertos en la matriz, mientras que ninguno se encontró en la alfalfa. Por otro lado, las mayores temperaturas de la matriz podrían explicar la disminución de recapturas en este hábitat con el transcurso del tiempo, debido a un aumento de la frecuencia de vuelos por parte de estos coccinélidos, ya que se ha descrito una interacción positiva entre las temperaturas y las conductas de vuelos largos o caminatas (Honek, 1985; Elliott *et al.*, 2000).

A nivel de paisaje nosotros encontramos que los individuos se movieron significativamente más entre los fragmentos cuando éstos estaban cercanos que cuando estaban más lejanos (Fig. 6b), lo que anteriormente ya se había reportado para otras especies de insectos en ambientes fragmentados (Matter, 1996; Roslin, 2000). Esto puede ser explicado por las distancias recorridas por *E. connexa* en la matriz antes de tomar vuelo. En este hábitat pocos individuos se encontraron más allá de 6 m desde su celda de liberación (Fig. 5). Además, observaciones adicionales de conductas exploratorias de *E.*

connexa indican que en este tipo de hábitat, la mayoría de los coccinélidos caminan en promedio 2 m antes de tomar vuelo, siendo muy pocos los que alcanzan los 6 m sin volar (A. Grez, datos no publicados). Estos resultados sugieren que aún cuando los coccinélidos no utilizan la matriz como hábitat y permanecen poco tiempo allí, ésta representa un componente importante del mosaico del paisaje, pudiendo modular los movimientos de los individuos entre los fragmentos al interior del paisaje (Fagan *et al.*, 1999; Morales, 2002; Haynes y Cronin, 2004), así como también su mortalidad mientras se dispersan, y la redistribución de los individuos que inmigran desde fuera del paisaje. Respecto a la fragmentación, a pesar que la mayoría de la literatura sugiere que los paisajes con fragmentos de menor tamaño promueven mayores tasas de dispersión entre fragmentos (Matter, 1996), en nuestro estudio no hubo un efecto significativo del nivel de fragmentación sobre el movimiento de esta especie (Fig. 6a).

El mayor movimiento de los coccinélidos en paisajes con fragmentos más cercanos (Fig. 6 b), podría haber resultado en una mayor permanencia de individuos en este tipo de paisajes, ya que hay una mayor probabilidad que los individuos que emigran desde uno de los fragmentos intercepten otro fragmento y permanezcan en él, en vez de abandonar el paisaje (Grez *et al.*, en prensa). Por otro lado, como los individuos permanecen más en los fragmentos de mayor tamaño (e.g., Mennechez *et al.*, 2003), probablemente por la mayor cantidad de recursos que ofrecen y la menor cantidad de borde, lo que hace poco probable que los insectos emigren en busca de nuevos hábitats, la permanencia podría haber sido mayor en los paisajes menos fragmentados. Sin embargo, la permanencia en los distintos paisajes fue similar, y sólo se presentó una tendencia de ser mayores en los paisajes con fragmentos más grandes, sin existir efecto significativo de la distancia entre fragmentos.

La permanencia de *E. connexa* en los distintos paisajes puede haber estado asociada a la disponibilidad de áfidos, su presa principal, debido a que la abundancia de este insecto puede influenciar la actividad de dispersión de los coccinélidos (Honek, 1985). Por tal motivo, durante el transcurso de todos los experimentos se hicieron muestreos de abundancias de áfidos en cada paisaje. Las permanencias de *E. connexa* fueron similares en los distintos paisajes y mayores en el mes de marzo. Coincidentemente, las abundancias de áfidos no variaron entre paisajes y también fueron mayores en marzo. Sin embargo, para probar la veracidad de ésta interrelación se requiere hacer experimentos de dispersión

donde se manejen distintas abundancias de áfidos en los paisajes. Si bien es cierto, las abundancias de áfidos podrían estar explicando las permanencias de los coccinélidos en los distintos paisajes, algunos trabajos han indicado que la respuesta de agregación de los coccinélidos no se relaciona con la abundancia de áfidos, o que esta respuesta es sólo a cierta escala espacial (Ives *et al.*, 1993; Elliott *et al.*, 2002; With *et al.*, 2002).

Si la emigración fuese el mecanismo principal que explica las altas abundancias de ésta especie en los paisajes más fragmentados, entonces nosotros deberíamos haber encontrado mayores permanencias en estos paisajes, pero éste no fue el caso. Es probable que el patrón de abundancias poblacionales en los paisajes más fragmentados esté determinado principalmente por la inmigración de individuos desde fuera del paisaje (Bowman *et al.*, 2002), más que por la emigración de los coccinélidos residentes. Esto se demostró con experimentos posteriores de marcaje – recaptura, en ambientes que variaban el grado de fragmentación (4 ó 16 fragmentos) con un aislamiento de 6 m, donde se estudió la conducta de inmigración de los coccinélidos desde las áreas removidas de cada paisaje, lo que indicó que los mayores porcentajes de inmigración fueron hacia los paisajes con mayor fragmentación (16 fragmentos) (A. Grez, datos no publicados). Aparte de la inmigración, es probable que las mayores abundancias poblacionales en los paisajes más fragmentados se expliquen por otros procesos que ocurren a una escala temporal mayor a la comprendida en este trabajo, como pueden ser eventos demográficos como la mortalidad o la reproducción, por lo que se requieren estudios a más largo plazo que involucren estos mecanismos para entender las dinámicas de los organismos en ambientes heterogéneos.

CONCLUSIONES

- *E. connexa* se desplazó mayores distancias y permaneció menos tiempo en la matriz de suelo desnudo que en la alfalfa.
- La migración de *E. connexa* desde la matriz a la alfalfa fue mayor que la que se produjo en dirección opuesta.
- La dispersión de *E. connexa* entre los fragmentos fue mayor cuando los fragmentos estaban cercanos que cuando estaban más distantes entre sí, pero no fue afectada por la fragmentación.
- La permanencia de *E. connexa* fue similar en los distintos paisajes, presentando sólo una tendencia a permanecer más en los paisajes menos fragmentados, con fragmentos de mayor tamaño.
- Nuestros resultados explican por qué los coccinélidos se concentran en los fragmentos de alfalfa. Sin embargo, ellos no explican las mayores abundancias de coccinélidos en paisaje más fragmentados. Otros mecanismos, como la inmigración o procesos demográficos a mayor escala temporal, pueden tener mayor relevancia para explicar estos patrones de abundancia.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- **ANDRÉN, H.** 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 355-366.
- **BACH, C.E.** 1980 Effect of plant density and diversity on the population dynamics of a specialist herbivore, the striped cucumber beetle, *Acalymma vittata* (Fab.). *Ecology* 61: 1515-1530.
- **BAGUETTE, M.; STEVENS, V.M.** 2003. Local population and metapopulation are both natural and operational categories. *Oikos* 101: 3.
- **BANCROFT, J.S.; TURCHIN, P.** 2003. An experimental test of fragmentation and loss of habitat with *Oryzaephilus surinamensis*. *Ecology* 84: 1756-1767.
- **BOMARCO, R.; FAGAN, W.F.** 2002. Influence of crop edges on movement of generalist predators: a diffusion approach. *Agricultural and Forest Entomology*. 4: 21-30.
- **BOWMAN, J., CAPUCHINO, N., FAHRIG, L.** 2002. Patch size and population density: the effect of immigration behavior. *Conservation Ecology*. 6: 9 [Online] URL: <http://www.consecol.org/vol6/iss1/art9>. [Consulta: 03-03-2004].
- **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.
- **COLLINGE, S. K.** 1996. Ecological consequences of habitat fragmentation: implications for landscape architecture and planning. *Landscape and Urban Planning* 36: 59-77.
- **COLLINGE, S.K.** 2000. Effects of grassland fragmentation on insect species loss, colonization and movement patterns. *Ecology* 81: 2211-2226.
- **COLLINGE, S.K; FORMAN, R.T.** 1998. A conceptual model of land conversion processes: predictions and evidence from a microlandscape experiment with grassland insects. *Oikos* 82: 66-84.
- **DAVIES, K.E.; MARGULES, C.R.; LAWRENCE, J.E.** 2000. Which traits of species predict population declines in experimental forest fragments?. *Ecology* 81: 1450-1461.
- **DAVIES, K.E.; GASCON, C.; MARGULES, C.R.** 2001. Habitat fragmentation. *Conservation Biology: research priorities for the next decade*. Island Press, Washington: 81-97.
- **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, field experiments, and natural experiments. **In:** Case, T.J.; Diamond, J. (eds.). Community Ecology. Harper & Row Publ., New York, USA. pp. 3-22.
- **DIDHAM, R.K.** 1997. An overview of invertebrate responses to forest fragmentation. **In:** Watt, A.D.; Stork, N.E.; Hunter, M.D. (eds.). 1997. Forest and Insects. Chapman & Hall. London, U. K. pp. 303-320.
- **DIXON, A.F.G.** 2000. Insect predator- prey dynamics: ladybird beetles and biological control. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 257 p.
- **DOAK, P.** 2000. Population consequences of restricted dispersal for an insect herbivore in a subdivided habitat. Ecology 81: 1828-1841.
- **DOUMBIA, M., HEMPTINNE, J.L.; DIXON, A.F.G.** 1998. Assessment of patch quality by ladybirds: the role of larval tracks. Oecologia 113: 197-202.
- **ELLIOTT, N.C.; KIECKHEFER, R.W.; BECK, D.A.** 2000. Adult coccinellid activity and predation on aphids in spring cereals. Biological Conservation 17: 218-226.
- **ELLIOTT, N.C.; KIERCKHEFER, R.W.; MICHELS, JR. G.J. ; GILES, K.L.** 2002. Predator abundance in alfalfa fields in relation to aphids, within field vegetation, and landscape matrix. Environmental Entomology 31: 253-260.
- **ETCHÉGARAY, J.** 1982. Variación temporal de los estados de desarrollo de *Eriopsis connexa* Germar. (Coccinellidae) en Chile central. Ambientes Terrestres 6: 3-8.
- **EVANS, E.W.** 2003. Searching and reproductive behaviour of female aphidophagous ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae): a review. European Journal of Entomology 100: 1-10.
- **FAGAN, W.F.; CANTREL, R.S.; COSNER, C.** 1999: How habitat edges can change species interactions. American Naturalist 153: 165-182.
- **FAHRIG, L.** 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on species extinction. Journal of Wildlife Management 61: 603-610.
- **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.
- **FAHRIG, L.; GREZ, A.A.** 1996. Population spatial structure, human-caused landscape changes and species survival. Revista Chilena de Historia Natural 69: 5-13.
- **FAHRIG, L.; JONSEN, I.** 1998. Effect of habitat patch characteristics on abundance and diversity of insects in an agricultural landscape. Ecosystems: 197-205.

- **FAHRIG, L.; MERRIAM, G.** 1994. Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* 8: 50-59.
- **FAHRIG, L.; PALOHEIMO, J.** 1988a. Determinants of local population size in patch habitats. *Theoretical Population Biology* 34: 194-213.
- **FAHRIG, L.; PALOHEIMO, J.** 1988b. Effect of spatial arrangement of habitat patches on local population size. *Ecology* 69: 468-475.
- **GILBERT, F.; GONZALEZ, A.; EVANS-FREKE, I.** 1998. Corridors maintain species richness in the fragmented landscapes of a microecosystem. *Proceeding of the Royal Society of London B* 265: 577-582.
- **GOLDEN, D.M.; CRIST, T.O.** 2000. Experimental effects of habitat fragmentation on rove beetles and ants: patch area or edge? *Oikos* 90: 525-538.
- **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.; GONZÁLEZ, R.H.** 1995. Resource concentration hypothesis: effect of host plant patch size on density of herbivorous insects. *Oecologia* 103: 471-474.
- **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.; VILLAGRÁN, P.** 2000. Effects of structural heterogeneity of a laboratory arena on the movement patterns of adult *Eriopis connexa* and *Hippodamia variegata* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology* 97: 563-566.
- **GREZ, A.A.; ZAVIEZO, T.; TISCHENDORF, L.; FAHRIG, L.** (2004) A transient, positive effect of habitat fragmentation on insect population densities in experimental landscapes. *Oecologia* (en prensa).
- **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.
- **HAYNES, K.J.; CRONIN, J.T.** 2004. Confounding of patch quality and matrix effects in herbivore movement studies. *Landscape Ecology* 19: 119-124.
- **HONEK, A.** 1985. Activity and predation of *Coccinella septempunctata* adults in the fields (Col., Coccinellidae). *Zeitschrift für angewandte Entomologie* 100: 399-409.
- **HOYLE, M.; GILBERT, F.** 2004. Species richness of moss landscapes unaffected by short – term fragmentation. *Oikos* 105: 359-367.

- **HUNTER, M.D.** 2002. Landscape structure, habitat fragmentation, and the ecology of insects. *Agricultural and Forest Entomology* 4: 159-166.
- **IVES, A.R.; KAREIVA, P.; PERRY, R.** 1993. Response of predator to variation in prey density at three hierarchical scales: lady beetles feeding on aphids. *Ecology* 74: 1929-1938.
- **JONSEN, I.A.; BOURCHIER, R.S.; ROLAND, J.** 2001. The influence of matrix habitat on *Aphthona* flea beetle immigration to leafy spurge patches. *Oecologia* 127: 287-294.
- **KALUSHOV, P.** 1998. Ten species (Sternorrhyncha: Aphididae) as prey for *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology*. 95: 343-349.
- **KAREIVA, P.** 1987. Habitat fragmentation and the stability of predator-prey interactions. *Nature* 326: 388-390.
- **KAREIVA, P.** 1990. Population dynamics in spatially complex environments: theory and data. *Phil. Trans. Royal Soc. London B* 330: 175-190.
- **LAWRENCE, W.S.; BACH, C.E.** 1989. Chrysomelid beetle movements in relation to host-plant size and surrounding non-host vegetation. *Ecology* 70: 1679-1690.
- **MADER, H.J.; SCHELL, C.; KORNACKER, P.** 1990. Linear barriers to arthropod movements in the landscape. *Biological Conservation* 54: 209-222.
- **MARTOS, A.; NIEMEYER, H.** 1990. Dos estudios sobre crianza de *Eriopsis connexa* Germar. *Revista Peruana de Entomología* 32: 50-52.
- **MATTER, S.F.** 1996. Interpatch movement of the red milkweed beetle, *Tetraopoes tetraophthalmus*: individual responses to patch size and isolation. *Oecologia* 105: 447-453.
- **MAUREIRA, L.M.** 2003. Efecto de la fragmentación, pérdida de hábitat y aislamiento de la alfalfa sobre la abundancia y dispersión de *Eriopsis connexa* (Coleoptera: Coccinellidae). Memoria de título Médico Veterinario. Santiago, Chile. U.Chile, Fac. Cs. Veterinarias y Pecuarias Medicina Veterinaria. 71 p.
- **MCINTYRE, N.E.; WIENS, J.A.** 1999. How does habitat patch size affect animal movement? An experiment with darkling beetles. *Ecology* 80: 2261-2270.
- **MCGARIGAL, K.; CUSHMAN, S.A** 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications* 12: 335-345.
- **MENNECHEZ, G.; SHTICKZELLE, N.; BAGUETTE, M.** 2003. Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: comparison of demographic parameters and dispersal between a continuous and a highly fragmented landscape. *Landscape Ecology* 18: 279-291.

- **MONTES, F.** 1970. Biología y morfología de *Eriopis connexa* Germar 1824 y de *Adalia bipunctata* Linnaeus 1758 (Coleoptera). Publicaciones del Centro de Estudios Entomológicos, Universidad de Chile 10: 43-56.
- **MORALES, J.M.** 2002. Behavior at habitat boundaries can produce leptokurtic movement distributions. *American Naturalist* 160: 531-538.
- **MURCIA, C.** 1995. Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- **ROLAND, J.** 1993. Large – scale forest fragmentation increases the duration of tent caterpillar outbreak. *Oecologia* 93: 25-30.
- **ROSLIN, T.** 2000. Dung beetle movements at two spatial scales. *Oikos* 91: 323-335.
- **SCHTICKZELLE, N; BAGUETTE, M.** 2003. Behavioural responses to habitat patch boundaries restrict dispersal and generate emigration-patch area relationship in fragmented landscapes. *Journal of Animal Ecology* 72: 533-545.
- **SIMBERLOFF, D.S.; COX, J.; MEHLMAN, D.W.** 1992. Movement corridors: conservation bargains or poor investments? *Conservation Biology* 6: 494-505.
- **STATSOFT.** 2000. *Statistica Vol 1: General conventions and statics.* Statsoft, Tulsa. . 1877 p.
- **SUMMERVILLE, K.S.; CRIST, T.H.** 2001. Effects of experimental habitat fragmentation on patch use by butterflies and skippers (Lepidoptera). *Ecology* 82: 1360-1370.
- **TRAVIS, J.M.J.; DYTHAM, C.** 1999. Habitat persistence, habitat availability and the evolution of dispersal. *Proceeding of the Royal Society of London B* 266: 723-728.
- **TSCHARNTKE, T.; KRUESS, A.** 1999. Habitat fragmentation and biological control. *The Approaches to Biological Control* 11: 190-205.
- **TSCHARNTKE,T; STEFFAN-DEWENTER, I; KRUESS, A; THIES, C.** 2002. Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland – cropland landscapes. *Ecological Applications* 12: 354-363.
- **TURCHIN, P.** 1987. The role of aggregation in the response of Mexican bean beetles to host-plant density. *Oecologia* 71: 577-582.
- **WERF, W.; EVANS, E.W.; POWELL, J.** 2000. Measuring and modelling the dispersal of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) in alfalfa fields. *European Journal of Entomology* 97: 487-493.
-

- **WIENS J.A.; SCHOOLEY, R.L.; WEEKS JR. R.D.** 1997. Patchy landscapes and animal movements: do beetles percolate? *Oikos* 78: 257-264.
- **WITH, K.A.** 1994. Ontogenetic shifts in how grasshoppers interact with landscape structure: an analysis of movement patterns. *Functional Ecology* 8: 477-485.
- **WITH, K.A.; KING, W.** 1999. Extinction threshold for species in fractal landscapes. *Conservation Biology* 13: 314-326.
- **WITH, K.A.; PAVUK, D.M.; WORCHUCK, J.L.; OATES, R.K.; FISHER, J.M.** 2002. Threshold effects of landscape structure on biological control in agroecosystems. *Ecological Applications* 12: 52-65.
- **ZAR, J.H.** 1996. *Biostatistical Analysis*. 3rd ed. Prentice-Hall. New Jersey, U.S.A. 662 p.
- **ZOLLNER, P.A.; LIMA, S.L.** 1999. Search strategies for landscape-level interpatch movements. *Ecology* 80: 1019-1030.