



UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y
PECUARIAS
ESCUELA DE MEDICINA VETERINARIA



ABUNDANCIA Y RIQUEZA DE ESPECIES DE
COLEÓPTEROS EPIGEOS EN PARCHES DE ALFALFA QUE
DIFIEREN EN FRAGMENTACIÓN Y PÉRDIDA DE HÁBITAT

BERNARDINO CAMOUSSEIGT MONTOLIVO

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

PROFESORA GUÍA: AUDREY A. GREZ

PROYECTO FONDECYT 1011041

SANTIAGO, CHILE

2005



UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y
PECUARIAS
ESCUELA DE MEDICINA VETERINARIA



ABUNDANCIA Y RIQUEZA DE ESPECIES DE COLEÓPTEROS EPIGEOS EN PARCHES DE ALFALFA QUE DIFIEREN EN FRAGMENTACIÓN Y PÉRDIDA DE HÁBITAT

BERNARDINO CAMOUSSEIGT MONTOLIVO

| | | NOTA FINAL | ----- |
|---------------------------|----------|--------------------------|-------|
| | | NOTA | FIRMA |
| PROFESORA GUÍA | : | AUDREY A. GREZ | ----- |
| PROFESOR CONSEJERO | : | RIGOBERTO SOLIS | ----- |
| PROFESOR CONSEJERO | : | RAMIRO BUSTAMANTE | ----- |
| | | ----- | ----- |

SANTIAGO, CHILE

2005

TABLA DE CONTENIDOS

| | | | |
|----------------------------|---|-------|----|
| INTRODUCCIÓN | : | | 1 |
| REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA | : | | 2 |
| HIPÓTESIS | : | | 12 |
| OBJETIVOS | : | | 13 |
| MATERIAL Y MÉTODO | : | | 14 |
| RESULTADOS | : | | 21 |
| DISCUSIÓN | : | | 47 |
| CONCLUSIONES | : | | 54 |
| REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS | : | | 55 |

Con todo mi afecto dedico esta memoria de título a mi familia, especialmente a mis padres porque gran parte de este logro profesional se debe a su formación, a su apoyo, pero fundamentalmente a su cariño.

A Sandra por alegrarme la vida y ser un apoyo fundamental.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a todos los que me tendieron una mano y me acompañaron en este proceso:

A mis amigas del laboratorio: Denise Donoso, Galaxia Cortés, Astrid Pérez, Susana Reyes y Marta Ríos, quienes con una excelente disposición que me ayudaron cada vez que lo necesité e incluso cuando no lo necesitaba.

A Sandra por crecer conmigo y apoyarme en los momentos difíciles.

A don Roberto por acompañarme a terreno y hacer más entretenida la mañana con una conversación.

A don Juan por su espléndido trabajo manteniendo el terreno en las mejores condiciones y por su ejemplo de vida.

A mis profesores consejeros por haber leído y realizado acertadas observaciones a este documento.

A Tania Zaviezo por su apoyo en terreno, su ayuda con el abstract y por su buena disposición.

Muy especialmente a mi profesora guía, Audrey Grez, por su constante apoyo, por sus buenas ideas y por enseñarme que con trabajo y dedicación, se pueden conseguir los objetivos propuestos.

Bernardino,

Esta memoria fue financiada por el Proyecto FONDECYT 1011041.

RESUMEN

La fragmentación y la pérdida del hábitat en la actualidad son las mayores amenazas para la biodiversidad. Generalmente actúan en forma simultánea y por esta razón sus efectos frecuentemente son confundidos, sin embargo, estos procesos pueden afectar individualmente o en conjunto la sobrevivencia de especies. Los insectos están dentro de los organismos vulnerables a la fragmentación y pérdida del hábitat. En esta memoria de título, comparamos en distintos períodos de tiempo (inmediato, corto plazo, largo plazo) y globalmente el efecto de la fragmentación por sí sola, de la pérdida por sí sola y de ambos procesos en conjunto, sobre la abundancia y riqueza de especies de coleópteros epigeos, evaluando además estos efectos según el tamaño y la categoría trófica de los coleópteros (grupos funcionales). Para ello desarrollamos un experimento de campo en un cultivo de alfalfa. Formamos 20 paisajes de 30 x 30 m que diferían en su grado de fragmentación (4 ó 16 fragmentos) y en su nivel de pérdida de hábitat (55 u 84%). La matriz alrededor de los fragmentos de alfalfa quedó compuesta por suelo desnudo. Un paisaje sin fragmentar correspondió al Control. Mediante trampas Barber, se capturaron 4.171 coleópteros, de 20 familias y 73 especies. Al considerar la fauna total de coleópteros, en ninguno de los períodos analizados la abundancia o la riqueza de especies fueron afectadas por la fragmentación, la pérdida de hábitat, o por ambos procesos en conjunto. A nivel de familias y grupos funcionales, la pérdida de hábitat en general no tuvo efectos pero cuando los hubo (e.g., abundancia de Cryptophagidae, riqueza de Lathridiidae), éstos fueron de carácter negativo. La fragmentación en cambio, tuvo efectos positivos (e.g., abundancia de Carabidae, depredadores, coleópteros grandes) o neutros sobre la abundancia o riqueza y, cuando ambos procesos actuaron en conjunto, hubo efectos positivos (e.g. abundancia de Carabidae, riqueza de depredadores), negativos (e.g. abundancia de Cryptophagidae, riqueza de pequeños coleópteros) y neutros. Estos efectos estuvieron acotados al corto plazo, período caracterizado por la inmigración de coleópteros al cultivo de alfalfa. De este modo, a la escala espacio-temporal de este estudio, cuando la inmigración disminuye, otros procesos como la reproducción y sobrevivencia, tendrían un mayor efecto sobre la riqueza y abundancia de coleópteros. Estudios a mayor escala espacio-temporal y con mayor énfasis en los mecanismos demográficos que subyacen a las dinámicas poblacionales serían

de gran valor para comprender mejor la respuesta de los insectos frente a los cambios en la estructura espacial de los paisajes agrícolas

Palabras clave: Fragmentación, pérdida de hábitat, abundancia, riqueza de especies, trampas Barber, coleópteros epigeos.

SUMMARY

Habitat fragmentation and habitat loss are presently the greatest threats to biodiversity. In nature, they usually occur simultaneously so their effects are frequently confused. Nevertheless, they may have independent or jointed effects on species survival. Insects are among the organisms that are very vulnerable to fragmentation and habitat loss. In this study, we compared in different periods of time (immediate, short term, long term, and globally) the effect of fragmentation, habitat loss and both processes together on the abundance and species richness of epigeans beetles. Additionally, we evaluated these effects according to beetles body size and trophic category (functional groups). We run a field experiment using alfalfa. We created twenty 30 x 30 m alfalfa landscapes that differed in their degree of fragmentation (4 or 16 fragments) and habitat loss (55 or 84%). The matrix surrounding the alfalfa fragments was bare ground. As controls, we left some landscapes without habitat loss or fragmentation. By using Barber traps, we collected 4,171 beetles from 20 families and 73 species. When considering the whole beetle fauna, in none of the periods of time analyzed, the abundance or the species richness were affected by habitat loss, habitat fragmentation, or by both processes altogether. At the family level and when considering beetle functional groups, habitat loss in general did not have significant effects, and the few ones found were negative (e.g., Cryptophagidae abundance, Lathridiidae richness). However, fragmentation had positive (e.g., abundance of Carabidae, predators, larger beetles) or neutral effects on the abundance or species richness, and when both processes acted altogether, the effects were either positive (e.g., Carabidae abundance, predator richness), negative (e.g., Cryptophagidae abundance, small beetle richness) or neutral. Most of effects found occurred in the short term, period that is characterized by the immigration of beetles to the alfalfa crop. On the spatial and temporal scale of this study, once immigration diminishes other processes, such as reproduction and survival, may have had greater effect on the richness and abundance of beetles. Studies on greater spatial and temporal scales, with emphasis in identifying the demographic mechanisms that sublie the population dynamics, would be valuable to better understand how insects respond to changes of the structural space of agricultural landscapes.

Key words: Fragmentation, habitat loss, abundance, species richness, Barber traps, epigeal beetles.

INTRODUCCIÓN

La pérdida y la fragmentación del hábitat son consideradas como las mayores amenazas para la biodiversidad (Tschardtke *et al.*, 2002). La pérdida de hábitat puede producirse en ausencia de fragmentación y sus consecuencias sobre la biota son siempre negativas (Fahrig, 2003). La fragmentación del hábitat, en cambio, no puede ocurrir sin una pérdida de hábitat y sus efectos pueden ser positivos, negativos o neutros (Fahrig, 2003). Ambos procesos habitualmente actúan en forma simultánea y pueden afectar individualmente o en conjunto la sobrevivencia de las especies (Fahrig y Grez, 1996). En la literatura la mayoría de los trabajos confunden ambos procesos, lo que dificulta la interpretación de sus resultados, ya que no son capaces de determinar los efectos generados por cada uno de ellos (Fahrig y Grez, 1996; Fahrig, 2003).

Los insectos son muy vulnerables a la fragmentación y pérdida del hábitat (Didham, 1997). Entre ellos, los coleópteros (Insecta: Coleoptera) son el orden más abundante y cumplen un rol fundamental en procesos ecológicos tales como herbivoría, descomposición o depredación. Por lo tanto, cambios en su composición o abundancia, producto de la fragmentación y pérdida de hábitat, pueden afectar el normal funcionamiento del ecosistema (Didham, 1997). Diferentes especies son más o menos afectadas por estos procesos, dependiendo de ciertos atributos de historia de vida (Tschardtke *et al.*, 2002).

En esta memoria de título, se comparó experimentalmente el efecto de la fragmentación, de la pérdida de hábitat y de ambos procesos simultáneamente sobre la abundancia y riqueza de especies de coleópteros epigeos asociados a alfalfa (*Medicago sativa* L.). Además se evaluó cómo respondían estos coleópteros a los procesos estudiados según su tamaño corporal y categoría trófica.

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

En la actualidad, los paisajes dominados por el hombre se caracterizan por un uso intensivo de la tierra y por altos niveles de destrucción del hábitat. Asociados a este hecho encontramos dos procesos denominados fragmentación y pérdida de hábitat, los que son sindicados como los eventos más relevantes conducentes a la desaparición de poblaciones y especies (Tscharntke *et al.*, 2002).

La fragmentación del hábitat corresponde a un proceso a escala de paisaje, en el que un hábitat originalmente continuo, es dividido en dos o más parches que quedan separados entre sí por un hábitat distinto al original, denominado matriz. En la naturaleza la fragmentación va acompañada de una pérdida del hábitat entre los fragmentos. Sin embargo, puede existir una pérdida de hábitat sin generar una fragmentación (Collinge y Forman, 1998), por ejemplo, cuando la pérdida de hábitat ocurre desde los bordes. A pesar de esto, la fragmentación del hábitat es utilizada frecuentemente en la literatura en un sentido amplio, para referirse en forma conjunta a los procesos de fragmentación y pérdida de hábitat (Fahrig y Grez, 1996; Fahrig, 2003). Ambos procesos, fragmentación y pérdida de hábitat, tienen efectos independientes sobre la estructura espacial de las poblaciones y, por lo tanto, sobre su sobrevivencia. De este modo, aunque ambos eventos ocurren generalmente en forma simultánea, deben estudiarse también en forma separada para comprender mejor los efectos generados por cada uno sobre la biodiversidad (Fahrig y Grez, 1996; Fahrig, 2003).

Pérdida de Hábitat

La pérdida de hábitat tiene fuertes efectos negativos sobre la biodiversidad y se le considera el factor más importante para la extinción de poblaciones y especies (Fahrig, 2003). Áreas grandes tienen una mayor probabilidad de incluir diferentes tipos de hábitats y de recursos versus áreas pequeñas. Estos distintos tipos de hábitats soportan, en la mayoría de los casos, diferentes poblaciones sobre todo de especies especialistas. Además, el número de individuos de cualquier especie que un paisaje puede soportar está relacionado

positivamente con la cantidad de hábitat disponible. Por ello, paisajes más pequeños pueden soportar una menor cantidad de individuos y poblaciones más pequeñas son más susceptibles a extinguirse por fenómenos estocásticos demográficos, genéticos o ambientales. Estudios teóricos sugieren la existencia de un umbral de pérdida de hábitat bajo el cual las especies no pueden mantenerse por sí solas, llamándolo umbral de extinción. Así, una pequeña pérdida de hábitat por sobre este umbral, puede tener consecuencias más graves que las predichas únicamente por la pérdida de hábitat, resultando en una gran depresión de la biodiversidad (Andrén, 1994).

Antecedentes sobre los efectos negativos de la pérdida de hábitat abundan en la literatura. Por ejemplo, en Holanda, la pérdida de hábitats nativos debida al establecimiento de cultivos ha provocado extinciones locales de algunas especies de carábidos (Coleoptera) (Boer, 1990) y en el sur de Chile, una reducción cercana al 90% del área cubierta por bosque nativo ha implicado una pérdida de especies de aves cercana al 32% (Rau y Gantz, 2001). Estos efectos negativos de la pérdida de hábitat no sólo se refieren a mediciones directas de biodiversidad, tales como: la riqueza de especies (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Steffan-Dewenter, 2003), abundancia y distribución de poblaciones (Fahrig 1996; Best *et al.*, 2001) y la diversidad genética (Gibbs, 2001; Keller *et al.*, 2004), sino también a patrones o procesos ecológicos que dependen de la biodiversidad. Por ejemplo, de forma experimental se ha demostrado que la pérdida de hábitat reduce la longitud de las cadenas tróficas al alterar la interacción entre especies y reduce el número de especies especialistas de tamaño grande (Komonen *et al.*, 2000). También la pérdida de hábitat tiene un efecto negativo sobre el éxito reproductivo, la dispersión, las tasas de depredación y aspectos del comportamiento animal que alteran la actividad de forrajeo (Fahrig, 2003).

Fragmentación del Hábitat

La fragmentación del hábitat también ha sido considerada una fuerte amenaza para la biodiversidad (Tschardtke *et al.*, 2002). Incluso algunos autores la consideran como la principal amenaza para la biodiversidad (Wilcove *et al.*, 1986; Tschardtke *et al.*, 2002). La fragmentación del hábitat a menudo es definida como un proceso durante el cual “una gran

expansión de hábitat es transformada en un conjunto de pequeños parches de menor área total, aislados unos de otros por una matriz distinta a la original” (Wilcove *et al.*, 1986). Esta definición de fragmentación, algo amplia, implica cuatro consecuencias: reducción de la cantidad de hábitat, disminución del tamaño de los parches, incremento en el número de parches de hábitat e incremento en el aislamiento de los parches. Pero, como se mencionó anteriormente, en sentido estricto la fragmentación sólo involucra los dos últimos componentes, siendo los dos primeros más bien consecuencia de la pérdida de hábitat (Fahrig, 2003).

Los efectos de la fragmentación se pueden diferenciar en: (1) efectos abióticos, que son efectos ambientales tales como cambios en la humedad, luminosidad, temperatura y viento, (2) efectos bióticos directos como cambios en los patrones poblacionales o comunitarios y (3) efectos bióticos indirectos, que son cambios en las interacciones ecológicas como competencia, depredación, herbivoría, parasitismo o polinización (Bustamante y Grez, 1995; Murcia, 1995).

El estudio de la fragmentación se ha basado principalmente en dos teorías. La primera corresponde a una de las construcciones conceptuales más influyentes en ecología, la teoría de Biogeografía de Islas (MacArthur y Wilson, 1967), referida al tamaño y grado de aislamiento de los fragmentos. Según esta teoría, el número y la composición de especies de una isla (i.e., fragmento) son dinámicas (cambian constantemente) y están determinadas por el equilibrio entre la tasa de inmigración de nuevas especies y la tasa de extinción de especies ya existentes. De este modo, dado que las tasas de inmigración y extinción de especies dependen del tamaño de la isla y de su distancia a una fuente de colonizadores, a menor tamaño de la isla o mayor distancia entre ésta y la fuente de colonizadores (o ambas cosas), menor será el número de especies y mayor la inestabilidad en su composición. De esta manera, ambientes fragmentados deberían soportar comunidades menos diversas. Un supuesto clave de esta teoría, pero que ha sido poco debatido es que la composición de especies de la matriz no se superpone con la de las islas (Cook *et al.*, 2002). Sin embargo, dentro de los investigadores, existe un creciente reconocimiento de que la matriz puede potencialmente influenciar la abundancia o la composición de especies de los parches inmersos en ella (Davies *et al.*, 2001). Esto es relevante por cuanto muchos ambientes fragmentados quedan inmersos en matrices no

necesariamente hostiles para la fauna residente en los fragmentos. Así, la matriz podría subsidiar la colonización de los fragmentos (e.g. Cook *et al.*, 2002) o incrementar la cantidad de recursos disponibles o proveer recursos adicionales que no se encuentran al interior de los fragmentos. Algunas abejas, por ejemplo, necesitan diferentes tipos de hábitat dentro de su ámbito de hogar para satisfacer sus requerimientos alimenticios, sitios de nidificación y material de construcción (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002). A pesar de lo anterior, la teoría clásica de biogeografía de islas sigue siendo una herramienta importante para el estudio de patrones de diversidad en hábitat fragmentados (Cook *et al.*, 2002).

La segunda teoría utilizada en estudios de fragmentación es la de Metapoblaciones (Hanski y Gilpin, 1997) que se refiere a la sobrevivencia de un conjunto de poblaciones locales conectadas a través de la dispersión de individuos (Levins, 1969). Esta teoría postula que dentro de un conjunto de poblaciones pueden existir extinciones de poblaciones locales, pero la metapoblación podrá persistir siempre y cuando haya una mayor tasa de inmigración que de extinción. Por ello, en ambientes fragmentados con estructura metapoblacional, para que la metapoblación persista debe existir una conectividad entre los fragmentos remanentes que asegure el intercambio de individuos y con ello la recolonización de poblaciones locales numéricamente deprimidas. Ambas teorías proporcionan modelos, no sólo para la conservación de especies amenazadas, sino también para el manejo de vida silvestre y el control de plagas (Kruess y Tschardt, 1999).

Los efectos de la fragmentación detectados en los pocos trabajos que han evaluado de forma experimental el efecto de la pérdida y fragmentación del hábitat de manera independiente, indican que la fragmentación *per se* muestra una amplia gama de consecuencias, existiendo evidencia de que puede generar incluso efectos positivos sobre la abundancia y riqueza de especies, contrario a lo predicho por la teoría (Fahrig, 2003). Una explicación para el efecto positivo de la fragmentación *per se* sobre la abundancia de individuos es el efecto de “empaquetamiento”, fenómeno que ocurre inmediatamente luego de la fragmentación, donde los individuos que habitaban el hábitat perturbado inmigran hacia los fragmentos remanentes, incrementando sus densidades allí. Sin embargo, este efecto es pasajero y desaparece en el tiempo (Debinski y Holt, 2000).

Además de lo anterior, algunas investigaciones, teóricas y experimentales sugieren que la fragmentación del hábitat puede alterar las interacciones ecológicas. Por ejemplo,

ella puede aumentar la persistencia de los sistemas depredador-presa, al proveer de refugio a las especies presa, donde éstas pueden incrementar su abundancia y abandonar el refugio antes de ser detectadas por los depredadores. Otras investigaciones sugieren que la coexistencia de dos especies competidoras podría incrementarse al fragmentar el hábitat, esto por una compensación entre la capacidad de dispersión y la habilidad competitiva de las especies. De este modo, perturbaciones sobre un determinado fragmento pueden remover al competidor superior y luego, el competidor inferior, pero con mayor capacidad de dispersión, coloniza el fragmento vacío antes que el competidor más fuerte, lo que le permite escapar de él. Otros estudios sugieren que la fragmentación del hábitat estabiliza la dinámica poblacional cuando las perturbaciones locales son asincrónicas, reduciendo la probabilidad de extinciones simultáneas (Fahrig, 2003).

Efectos de la Pérdida y Fragmentación del Hábitat sobre Insectos

Los insectos son altamente sensibles a la fragmentación y a la pérdida de hábitat (Didham, 1997), pudiendo responder incluso a fragmentaciones a pequeña escala (e.g., Kareiva, 1987; Grez, 1997). Sus respuestas a la fragmentación y pérdida de hábitat son muy variables, pudiendo ser favorecidos (e.g., Collinge y Forman, 1998; Braschler *et al.*, 2003), perjudicados (e.g., Rukke, 2000) o no verse afectados (e.g. With *et al.*, 2002) en términos de su abundancia y riqueza de especies (Didham, 1997). Generalmente, a medida que aumenta la fragmentación y disminuye la cantidad de hábitat remanente, las poblaciones suelen deprimirse por un aumento en la emigración o por una disminución en la sobrevivencia o reproducción (Fahrig y Grez, 1996). Por ejemplo, la fragmentación de parches de repollo afecta negativamente las densidades poblacionales de insectos herbívoros y depredadores (Grez, 1997). Sin embargo, en lepidópteros se ha observado un efecto positivo de la fragmentación sobre la riqueza de especies (Tschardtke *et al.*, 2002).

Las diferentes respuestas que muestran distintas especies frente a la fragmentación dependen de ciertos atributos de su historia de vida. En general, los atributos que determinarían una mayor susceptibilidad frente a este proceso son un pequeño tamaño poblacional, una alta variabilidad en sus números poblacionales, un nivel superior en la

cadena trófica, la especialización en hábitats o recursos, una baja capacidad de dispersión y un mayor tamaño corporal (Tschardtke *et al.*, 2002; Driscoll y Weir, 2005).

La rareza (medida como bajos tamaños poblacionales o bajas frecuencias) es un precursor bien conocido de la extinción de especies, que ha sido empleado en la elaboración de “libros rojos” para definir el riesgo de poblaciones animales. Por otra parte, especies con alta variabilidad poblacional tienen una mayor probabilidad de tener extinciones locales que especies con tamaños poblacionales estables. Poblaciones fluctuantes son más susceptibles a fenómenos ambientales aleatorios los que hacen más probable que su tamaño llegue a cero dentro de un período de tiempo. Si esto coincide con la fragmentación sería altamente improbable su recuperación (Tschardtke *et al.*, 2002).

Organismos que estén en una posición trófica superior, como depredadores y parasitoides, son más afectados por la fragmentación que los herbívoros o sus plantas hospedadoras. Por ejemplo, Kruess y Tschardtke (1994) observaron que pequeños parches de trébol eran colonizados por insectos herbívoros con mucha mayor velocidad que por insectos depredadores o parasitoides. Por otra parte, se han identificado relaciones especie-área significativas para grupos de insectos herbívoros pero no para plantas, lo que confirma la hipótesis de que los niveles tróficos superiores son más afectados por la fragmentación del hábitat que los niveles tróficos inferiores (Steffan-Dewenter, 2003).

Especies especialistas son más susceptibles a la extinción que las especies generalistas (Steffan-Dewenter y Tschardtke, 2000). Para insectos monófagos u otra clase de herbívoros especialistas, el paisaje puede ser visto como un conjunto de fragmentos separados, mientras que para especies polífagas estos fragmentos podrían estar conectados por otros parches de hábitat utilizables y por lo tanto, constituir un paisaje continuo (Tschardtke *et al.*, 2002).

Especies con baja capacidad de dispersión son más afectadas por la fragmentación, ya que pequeñas pérdidas de conectividad del paisaje podrían impedirles colonizar nuevos hábitats (Tschardtke *et al.*, 2002). De este modo, especies con baja capacidad de dispersión son menos comunes en paisajes fragmentados, en los cuales parches aislados son dominados por especies con alta capacidad de dispersión (Boer, 1990).

Finalmente, el tamaño corporal es el aspecto más evidente de la historia de vida de las especies. Especies grandes se reproducen más lentamente, necesitan más energía y

recursos y tienen ámbitos de hogar más grandes que las especies de pequeño tamaño. Además, el tamaño corporal está negativamente asociado con la abundancia, y muchas especies grandes tienen una alta posición trófica. Estas características harían más susceptibles a las especies de mayor tamaño a los procesos de fragmentación y pérdida de hábitat, sin embargo, estas especies usualmente también presentan una mayor capacidad de dispersión, por lo que esta susceptibilidad es ambigua (Davies *et al.*, 2000).

Los coleópteros son insectos de tamaño variable, desde milímetros hasta algunos centímetros, se caracterizan por tener el primer par de alas endurecidas (élitros), generalmente unidas a lo largo de la línea media. Los élitros cubren en forma de estuche el segundo par de alas, el que es membranoso, de mayor tamaño y se pliega bajo el anterior. Los coleópteros representan aproximadamente el 40% de todos los insectos y un 30% de todas las especies de animales conocidos (Lawrence y Britton, 1991). En Chile se encuentran representados por 105 familias, 1.139 géneros y 3.730 especies (Elgueta, 1995). Ellos participan activamente en un gran número de procesos ecológicos (e.g., polinización, herbivoría, depredación, descomposición), por lo que cualquier cambio en su composición o abundancia puede afectar el funcionamiento del ecosistema (Didham, 1997). Por esto, en esta memoria de título se consideró importante evaluar cómo coleópteros que difieren en sus atributos de historia de vida son afectados por la fragmentación, por la pérdida de hábitat y por ambos procesos en conjunto, lo que hasta la fecha no se había realizado (McGarigal y Cushman, 2002; Fahrig, 2003).

Al igual que para otros insectos, los coleópteros presentan respuestas variables a la fragmentación del hábitat (*sensu lato*). Por ejemplo, en el bosque tropical de Manaos, Brasil, la abundancia y riqueza de especies de coleópteros coprófagos y carroñeros disminuye en fragmentos pequeños (Klein, 1989). Sin embargo, en el bosque Maulino de Chile, la abundancia y riqueza de especies de coleópteros epigeos es mayor en fragmentos pequeños (2 a 3 ha) que en fragmentos de mayor tamaño (600 ha) (Moreno, 2001; Grez, 2005).

Fragmentación y Pérdida de Hábitat en Paisajes Agrícolas de Alfalfa

Paisajes sometidos a fragmentación para uso agrícola inevitablemente provocarán una pérdida y destrucción del hábitat para los organismos dentro de este biotopo. El arreglo espacial de varios hábitats dentro de un mosaico agrícola, es importante para la movilidad de insectos y asegurar la sobrevivencia a largo plazo de las poblaciones, especialmente de depredadores (Magagula, 2003).

En Chile existen alrededor de un millón de hectáreas entre praderas mejoradas y empastadas artificiales, donde la alfalfa es uno de sus principales componentes (ODEPA, 2003). Este cultivo ofrece un ensamble de insectos altamente diverso. Por ejemplo, al evaluar la dinámica temporal de coleópteros asociados a cultivos de alfalfa en Santiago, Chile, se encontraron 73 especies, la mayoría de las cuales eran depredadores y saprófagos (Zaviezo *et al.*, 2002). Sin embargo, entre los insectos herbívoros se han descrito más de 80 especies asociadas a este cultivo en Chile, siendo 32 plagas primarias o secundarias. A pesar de esto, a la alfalfa generalmente no se le hacen aplicaciones de productos fitosanitarios ya que su destino principal es el forraje, y bajo estas condiciones existen escasas plagas primarias (González., 1989). Sólo cuando este cultivo se destina a la producción de semillas algunos insectos pueden llegar a tener importancia económica (Prado, 1991; Artigas, 1994; Gerding y Devotto, 2000). Por otra parte, y debido a su largo ciclo vegetativo, la composición y abundancia de la entomofauna puede variar con la época del año, de acuerdo con la fenología del cultivo y, además, en función del régimen de corte y manejo de la alfalfa. Esto ha motivado la realización de varios estudios acerca de la diversidad de especies de insectos en cultivos de alfalfa y sugerencias de patrones y periodicidad de corte, con el objetivo de disminuir las plagas y favorecer a los enemigos naturales (Hossain *et al.*, 2000; Hossain *et al.*, 2002).

La configuración espacial de cultivos de alfalfa también puede afectar la diversidad y abundancia de insectos (Fahrig y Jonsen, 1998). Trabajos previos han indicado que algunos coleópteros son afectados negativamente por la pérdida de hábitat o por la fragmentación de parches de alfalfa, otros son afectados positivamente por la fragmentación y, a nivel comunitario ellos alcanzan una mayor riqueza de especies en paisajes más fragmentados (Cid, 2003; Reyes, 2003; Grez *et al.*, 2004a), pero estos estudios

no han evaluado de manera simultánea los efectos de la pérdida y de la fragmentación del hábitat.

Aproximaciones Experimentales en Estudios de Pérdida y Fragmentación del Hábitat

Existen muchos estudios respecto a los efectos de la pérdida y fragmentación del hábitat sobre la sobrevivencia o extinciones locales de especies, pero todavía estos procesos permanecen poco comprendidos (Davies y Margules, 1998). La mayoría de los estudios de fragmentación del hábitat se refieren a grandes mamíferos, aves, plantas o mariposas, en tanto estudios experimentales a pequeña escala y sobre animales menos conspicuos son escasos (Zschokke *et al.*, 2000). La inmensa mayoría de estos estudios han sido de tipo observacional o mensurativo, correlacionando los patrones de distribución observados o el tamaño poblacional con variables del paisaje como el tamaño del fragmento, distancia a otros fragmentos o la heterogeneidad de hábitats. (e.g., Rau y Gantz, 2001). Dentro de los experimentos mensurativos están los experimentos naturales donde las perturbaciones no son provocadas por el investigador. Un ejemplo de este tipo de experimentos es cuando se trabaja en un bosque ya fragmentado. Estos experimentos tienen las ventajas de que sus resultados son altamente generalizables, permiten trabajar a grandes escalas espaciales y temporales, poseen un amplio rango de manipulaciones y de realismo y permiten seguir una trayectoria en el tiempo, pero su desventaja es que no permiten la regulación de variables independientes tales como el tamaño y forma del fragmento (Diamond, 1986). Otros estudios han sido teóricos, los que se basan en modelos computacionales en donde la cantidad de hábitat y nivel de fragmentación pueden ser variados independientemente. Además, es posible modelar parámetros sobre la historia de vida, atributos de movimientos de organismos hipotéticos que viven en paisajes simulados (Fahrig, 1997). Sin embargo, los resultados de estudios teóricos muchas veces no concuerdan con los resultados de estudios empíricos, por lo que actualmente son cuestionados, a pesar de que también son un aporte a los estudios en ecología de paisajes. Ambos tipos de estudios, tanto el mensurativo, como el teórico, son necesarios pero no suficientes, requiriéndose estudios experimentales para verificar algunas hipótesis (Davies y Margules, 1998).

Los estudios experimentales pueden ser de dos tipos (*sensu* Diamond, 1986). Primero, los de laboratorio, donde las perturbaciones son producidas por el experimentador en un laboratorio, donde se puede regular el ambiente biótico y abiótico; en ellos usualmente se utilizan organismos de pequeño tamaño como microorganismos y plantas. Dentro de sus ventajas están la gran regulación de variables independientes, la posibilidad de replicarlos y de seguir su trayectoria; entre sus desventajas están el no poder trabajar a grandes escalas espaciales, ni ser de larga duración, poseer un bajo rango de manipulaciones, su incapacidad para trabajar con muchas especies, ausencia de realismo y poca generalidad. En segundo lugar, están los experimentos de campo, donde las perturbaciones son producidas por el experimentador en terreno, lo que permite controlar en forma precisa variables del paisaje tales como el tamaño o la forma de los fragmentos o el grado de fragmentación. Otras ventajas son el alto grado de realismo, la capacidad de seguir una trayectoria en el tiempo, la replicabilidad y el amplio rango de manipulaciones, pudiendo trabajar con un mayor número de especies. Estas características hacen de este tipo de experimentos el método indicado para investigar los procesos de fragmentación y pérdida de hábitat y avanzar en el conocimiento de los efectos generados por estas perturbaciones (Debinski y Holt, 2000; McGarigal y Cushman, 2002). Sin embargo, tienen las limitaciones de ser costosos tanto logística como económicamente, la dificultad de trabajar a grandes escalas espaciales y la baja generalización de sus resultados. A pesar de esto, los experimentos de campo son los que efectivamente pueden proveer fuertes inferencias sobre la relación causa-efecto de la pérdida y fragmentación de hábitat sobre los procesos ecológicos (Margules, 1996). Sin ellos, el progreso en el entendimiento de los efectos de la fragmentación del hábitat podría ser limitado, dependiendo sólo de la teoría y de la observación (Davies y Margules, 1998).

HIPÓTESIS

Hipótesis 1. Efecto de la Pérdida de Hábitat

La pérdida de hábitat tendrá efectos negativos sobre la abundancia y riqueza de especies de coleópteros epigeos asociados a alfalfa, especialmente en aquellas especies que posean un mayor tamaño corporal y en aquellas que presenten un nivel superior en la malla trófica.

Hipótesis 2. Efecto de la Fragmentación de Hábitat

La fragmentación del hábitat podrá tener efectos positivos, negativos o carecer de efectos sobre la abundancia y riqueza de especies de coleópteros epigeos asociados a alfalfa.

Hipótesis 3. Efecto Conjunto de la Fragmentación y Pérdida de Hábitat.

Cuando ambos procesos actúen simultáneamente, el efecto neto estará determinado principalmente por el efecto de la fragmentación. De este modo, se predicen tres posibles consecuencias sobre la abundancia y riqueza de especies de coleópteros:

1. Si la fragmentación tiene un efecto negativo, las consecuencias serán negativas y de mayor magnitud que las provocadas sólo por la pérdida de hábitat.;
2. Si la fragmentación tiene un efecto positivo, las consecuencias serán de menor magnitud que las provocadas sólo por la pérdida de hábitat, pudiendo incluso anularse ambos efectos; y
3. Si la fragmentación tiene un efecto nulo, las consecuencias serán iguales a las provocadas por la pérdida de hábitat por sí sola.

OBJETIVOS

Objetivo General

Evaluar experimentalmente los efectos de la fragmentación y de la pérdida de hábitat, tanto independientemente como en conjunto, sobre la abundancia y riqueza de especies de coleópteros epigeos asociados a alfalfa, determinando los grupos funcionales de coleópteros más afectados por estos procesos.

Objetivos Específicos

1. Estimar y comparar la abundancia y riqueza de especies de coleópteros epigeos asociados a alfalfa entre paisajes que difieren sólo en pérdida de hábitat, entre paisajes que difieren sólo en fragmentación y entre paisajes que difieren en fragmentación y pérdida de hábitat; y
2. Evaluar, en términos de abundancia y riqueza de especies, las respuestas de distintos grupos funcionales (depredadores, herbívoros, saprófitos, grandes, medianos y pequeños) de coleópteros epigeos asociados a alfalfa en función de la fragmentación, pérdida de hábitat y de ambos procesos en conjunto.

MATERIAL Y MÉTODO

El estudio se realizó durante la temporada primavera-verano 2003-2004 en un terreno de aproximadamente 5 ha, en el Campus Antumapu de la Universidad de Chile, ubicado en la comuna de la Pintana, Región Metropolitana, Chile.

A partir del 25 de julio del 2003 el terreno fue preparado para el experimento, siendo arado, desmalezado y limpiado. Entre el 22 y el 25 de agosto se sembraron en forma homogénea, 20 parches de alfalfa (variedad WL 528HQ) de 30 x 30 m, distribuidos en cinco bloques con cuatro parches cada uno; 20 m de distancia separaban cada bloque y cada parche. El 20 de diciembre del 2003, los parches de cada bloque fueron sometidos, de forma aleatoria, a uno de un total de cuatro tratamientos distintos, con el fin de generar diferentes grados de fragmentación y de pérdida de hábitat. Los tratamientos o paisajes resultantes fueron: (A) Paisaje Control: 0 fragmentación y 0% de pérdida de hábitat, (B) Paisaje con baja pérdida de hábitat y baja fragmentación: 4 fragmentos de 100 m² (55% de pérdida de hábitat), (C) Paisaje con alta pérdida de hábitat y baja fragmentación: 4 fragmentos de 36 m² (84% de pérdida de hábitat) y (D) Paisaje con alta pérdida de hábitat y alta fragmentación: 16 fragmentos de 9 m² (84% de pérdida de hábitat) (Figura 1). La distancia entre los fragmentos remanentes fue de 6 m. El mayor porcentaje de pérdida de hábitat fue de 84%, ya que existe evidencia de que los efectos de la fragmentación se harían evidentes sólo cuando la pérdida de hábitat es cercana o superior al 70% (Andrén, 1994; Virgos, 2001).

La escala espacial utilizada en este estudio supera a varios otros experimentos. Por ejemplo Golden y Crist (2000) midieron la riqueza y abundancia de coleópteros antídicos y de hormigas en un campo de 1,14 ha, donde generaron cuatro tratamientos, desde paisajes no fragmentados de 169 m² hasta paisajes altamente fragmentados, con fragmentos de 1 m². Otro ejemplo es el trabajo de Collinge y Forman (1998), quienes evaluaron el efecto de la transformación del hábitat sobre insectos de pradera en paisajes experimentales de 100 m².

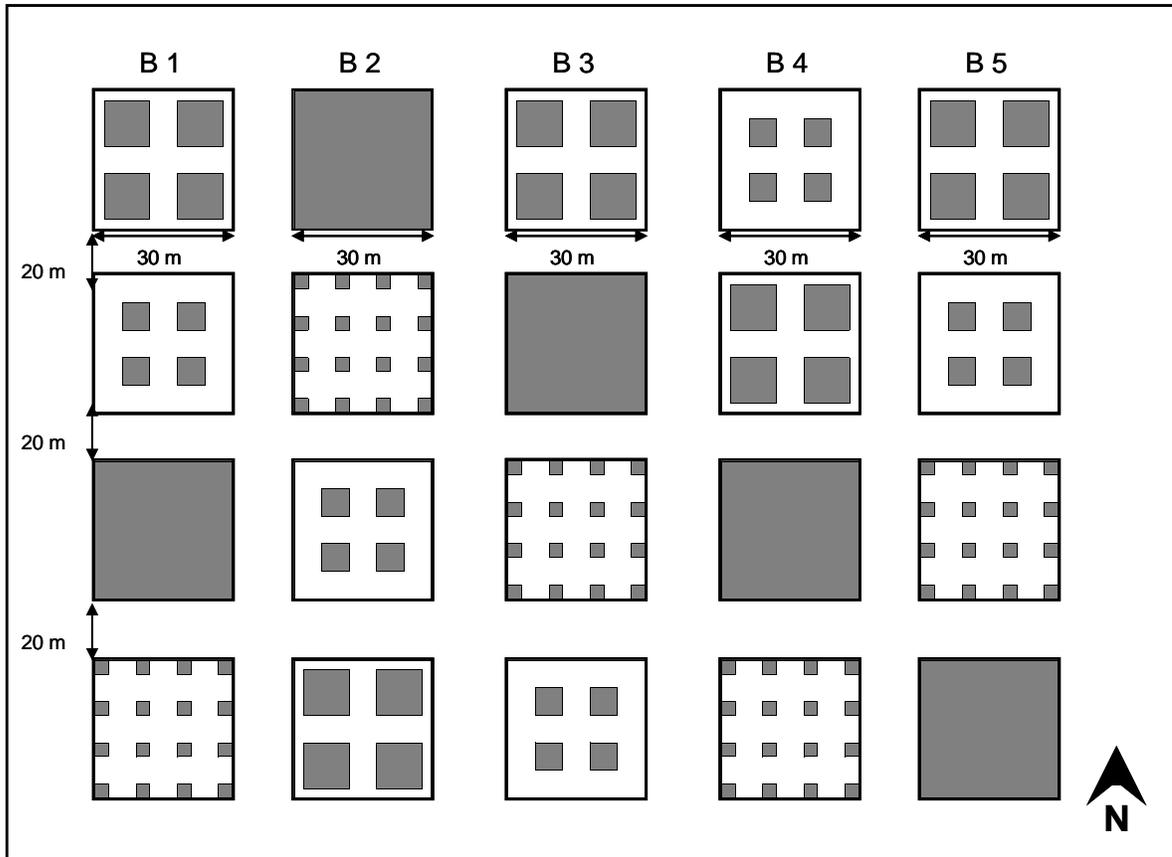


Figura 1: Mapa del diseño experimental. En gris se presenta la alfalfa, en blanco el suelo desnudo. Los cuatro tipos de paisajes fueron: 4-55% (4 fragmentos y 55% de pérdida de hábitat), 4-84 (4 fragmentos y 84% de pérdida de hábitat), 16-84% (16 fragmentos y 84% de pérdida de hábitat) y Control (sin fragmentación ni pérdida). B = bloque.

La fragmentación se realizó mediante arado y herbicida (Roundup®) dejando el suelo desnudo entre los fragmentos; esta matriz se mantuvo durante todo el experimento retirando manualmente las hierbas invasoras. La alfalfa fue regada cada 15 días durante todo el estudio y segada el 17 de enero, 23 de febrero y 10 de marzo, dejándola a una altura de 30 cm.

Se realizaron un total de ocho muestreos de coleópteros. El primero, previo a la fragmentación el 19 diciembre, es considerado muy importante ya que la historia de cada paisaje es única y constituye un factor determinante sobre la abundancia y riqueza de especies (Kinnunen *et al.*, 2001). Los siguientes siete muestreos se realizaron luego de la

fragmentación los días 2 de enero, 16 de enero, 30 de enero, 14 de febrero, 25 de marzo, 6 de abril y 20 de abril. Ellos se realizaron mediante trampas de intercepción “Barber”, siendo éste el método estándar para la captura de artrópodos terrestres (Dent y Walton, 1997). Estas trampas consisten en frascos de plástico transparentes, de 10 cm de alto y 7 cm de diámetro, que son enterrados a ras de suelo y rellenos hasta la mitad con agua, detergente y formalina en una proporción 90:1:9, respectivamente. El detergente permite disminuir la tensión superficial del agua para que los insectos se depositen en el fondo y la formalina actúa como conservante de éstos. En cada paisaje se colocaron ocho trampas, todas dentro de los fragmentos (en el muestreo previo a la fragmentación, en los lugares que corresponderían posteriormente a los fragmentos), las que permanecieron abiertas durante cuatro días y cuatro noches. Posteriormente, fueron retiradas y llevadas al laboratorio. Los coleópteros de cada trampa fueron contados e identificados a través de claves taxonómicas y comparaciones con colecciones de referencia del Departamento de Ciencias Biológicas Animales de la Facultad de Medicina Veterinaria de la Universidad de Chile, del Museo Nacional de Historia Natural de Santiago (Sección Entomología) y del Museo Entomológico “Luís Peña Guzmán” del Departamento de Sanidad Vegetal de la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile. Mediante este procedimiento se intentó llegar a la identificación a nivel de especie de los coleópteros capturados, pero en algunos casos sólo se logró identificar el género o la familia por lo que estos coleópteros fueron separados en morfoespecies. Con esta información se estimó la abundancia por trampa y la riqueza por trampa y por paisaje de especies y familias de coleópteros epigeos.

La abundancia correspondió al número promedio de individuos capturados de cada especie por cada trampa. La riqueza, en tanto se, analizó a nivel de trampa y de paisaje; en el primer caso fue determinada por el promedio de especies distintas presentes en cada trampa, esto permitió conocer la riqueza de especies en un sitio específico (diversidad local o diversidad α); la riqueza por paisaje, en cambio, se refiere al número de especies distintas presentes en todo el paisaje (en las ocho trampas de cada paisaje) y representa la riqueza en un área determinada (diversidad regional o diversidad δ).

Con el fin de identificar algunos atributos de historia de vida que determinan la respuesta de distintas especies frente a los procesos de fragmentación y pérdida de hábitat,

los coleópteros capturados fueron clasificados de acuerdo a su tamaño (Pequeños: < 3 mm, Medianos: > 3 y < 10, y Grandes: > 10 mm) y a su alimentación (Herbívoros, Saprófitos y Depredadores), siguiendo la metodología utilizada por Collinge y Forman (1998).

El total de los datos colectados fueron transformados mediante la raíz cuadrada de $(x + 0,5)$ para ajustarlos a la normalidad. Las fechas de los ocho muestreos y su denominación se pueden apreciar en la tabla 1. Los resultados de estos 8 muestreos se dividieron en 4 períodos para el análisis, de la siguiente forma:

Tabla 1: Fechas de muestreo y su denominación.

| Fecha de muestreo | Denominación |
|-------------------|--------------|
| 19/12/2003 | -1 |
| 02/01/2004 | 1 |
| 16/01/2004 | 2 |
| 30/01/2004 | 3 |
| 14/02/2004 | 4 |
| 25/03/2004 | 5 |
| 06/04/2004 | 6 |
| 20/04/2004 | 7 |

- Período Inmediato: Fechas -1 y 1 (19 diciembre a 2 enero).
- Período Corto plazo (verano): Fechas 1, 2, 3 y 4 (2 enero al 14 febrero).
- Período Largo Plazo (otoño): Fechas 5, 6 y 7 (25 marzo al 20 abril).
- Período Global: Fechas 1 al 7 (2 enero al 20 abril).

El período inmediato evalúa el posible efecto de empaquetamiento de los coleópteros inmediatamente luego de la fragmentación y pérdida de hábitat. De ocurrir este efecto, los coleópteros deberían incrementar sus densidades en los paisajes en que se les removió más alfalfa en relación al Control. En general, muchos coleópteros se desarrollan desde huevo hasta el estado adulto en unas cuatro semanas (e.g., coccinélidos (Etchégaray, 1982), tenebriónidos (Mahroof, 2005) y escarabajos (MAAREC, 2000)). Por ello, el período a Corto Plazo probablemente considera los procesos de emigración e inmigración como los mecanismos más determinantes de las densidades de estos insectos, en cambio, en el período a Largo Plazo es posible que otros factores como la sobrevivencia o la

reproducción cobren mayor relevancia. Esto ha sido observado y propuesto para Coccinellidae, cuyas larvas aparecen más frecuentemente en otoño (Grez *et al.*, 2004b; Pérez, 2005).

Para evaluar el efecto inmediato de la fragmentación y de la pérdida de hábitat se efectuó un análisis de varianza (ANDEVA) previa y posteriormente a la instauración de dichos procesos sobre los parches experimentales, definiendo el tipo de paisaje, bloque y tiempo como variables independientes y la riqueza de especies, la abundancia total, por familias y por grupos funcionales como variables dependientes.

El modelo utilizado para el ANDEVA fue el siguiente:

$$\mathbf{VR} = \boldsymbol{\mu} + \mathbf{B}_i + \mathbf{P}_j + \mathbf{T}_k + \boldsymbol{\varepsilon}$$

Donde:

- **VR** = variable respuesta (abundancia o riqueza de coleópteros);
- **μ** = promedio;
- **B_i** = bloque;
- **P_j** = paisaje;
- **T_k** = tiempo; y
- **ε** = error.

Para evaluar los efectos a corto plazo y largo plazo de la fragmentación y pérdida de hábitat se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA), desde el primer muestreo luego de provocados estos procesos hasta el cuarto muestreo (corto plazo) y desde el quinto al séptimo muestreo (largo plazo) teniendo el tiempo como covariable, el bloque y tipo de paisaje como variables independientes y la riqueza de especies y abundancias totales, por familias o por grupos funcionales como variables dependientes.

El modelo utilizado para el ANCOVA fue el siguiente:

$$\mathbf{VR} = \boldsymbol{\mu} + \mathbf{B}_i + \mathbf{P}_j + \mathbf{F}_k (t-t_{\text{prom}}) + \boldsymbol{\varepsilon}$$

Donde:

- **VR** = variable respuesta (abundancia o riqueza de coleópteros);
- **μ** = promedio;
- **B_i** = bloque;
- **P_j** = paisaje;
- **F_k** = coeficiente de regresión para el tiempo;
- **t** = tiempo; y
- **ε** = error.

Por último, para evaluar el efecto a lo largo de todo el período de muestreo, se realizó un análisis de varianza de medidas repetidas (ANDEVAmr), desde el primer muestreo posterior a la fragmentación hasta el último muestreo, teniendo el tiempo como medida repetida, el bloque y tipo de paisaje como variables independientes y la riqueza de especies y abundancias totales, por familias o por grupos funcionales como variables dependientes.

El modelo utilizado para el ANDEVAmr fue el siguiente:

$$\mathbf{VR} = \boldsymbol{\mu} + \mathbf{B}_i + \mathbf{P}_j + \mathbf{T}_k + \boldsymbol{\varepsilon}$$

Donde:

- **VR** = variable respuesta (abundancia, riqueza o diversidad de coleópteros);
- **μ** = promedio;
- **B_i** = bloque;
- **P_j** = paisaje;
- **T_k** = tiempo; y
- **ε** = error experimental.

Para poner a prueba las hipótesis se hicieron las siguientes comparaciones planeadas:

1. Paisaje B (4 fragmentos y 55% pérdida) v/s C (4 fragmentos y 84% pérdida), evalúa el efecto de la pérdida de hábitat;
2. Paisaje C (4 fragmentos y 84% pérdida) v/s D (16 fragmentos y 84% pérdida), evalúa el efecto de la fragmentación;
3. Paisaje B (4 fragmentos y 55% pérdida) v/s D (16 fragmentos y 84% pérdida), evalúa el efecto conjunto de la fragmentación y pérdida de hábitat; y
4. Paisaje Control v/s todos los demás, evalúa el efecto conjunto de altos y bajos niveles de fragmentación y pérdida de hábitat y además permite seguir la dinámica natural de los coleópteros sin perturbación.

RESULTADOS

Resultados Generales

Durante los 8 muestreos realizados entre el 19 de diciembre del 2003 y el 20 de abril del 2004, un total de 5.117 coleópteros fueron capturados, 4.171 correspondieron a adultos y se distribuyeron en 20 familias y 73 especies; las larvas capturadas no fueron incorporadas a los análisis. Las familias más abundantes fueron Staphylinidae (1.097), Carabidae (809), Lathridiidae (611) y Coccinellidae (460).

En la tabla 2 se muestra el total de especies capturadas y su abundancia promedio a nivel de trampa para cada fecha, lo que permite apreciar la dinámica temporal de los coleópteros epigeos presentes en el área de estudio. Un total de 8 familias y 13 especies fueron capturadas en todos los muestreos, mientras que 3 familias y 22 especies sólo fueron capturadas en un muestreo. La mayor abundancia total ocurrió el 14 de febrero con 638 individuos capturados, en tanto el 25 de marzo se obtuvo la menor abundancia con 403 individuos capturados. La mayor riqueza total se registró en el muestreo previo a la fragmentación con 40 especies capturadas, y dentro del período experimental el 14 de febrero se capturaron 38 especies. El 6 de abril fue la fecha con menor número de especies, sólo 31. Las familias más diversas fueron Carabidae y Staphylinidae, con 13 especies cada una.

Tabla 2: Abundancia de promedio por trampa de especies de coleópteros epigeos en cada fecha de muestreo.

| FAMILIA Y ESPECIE | PROMEDIO DE INDIVIDUOS POR TRAMPA \pm 1 E.E. | | | | | | | |
|---------------------------------|--|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| | 19-Dic | 02-Ene | 16-Ene | 30-Ene | 14-Feb | 25-Mar | 06-Abr | 20-Abr |
| Anthicidae | | | | | | | | |
| <i>Gen. sp. 1</i> | 1,60 \pm 0,21 | 0,21 \pm 0,06 | 0,06 \pm 0,02 | 0,44 \pm 0,18 | 0,13 \pm 0,03 | 0,02 \pm 0,01 | 0,23 \pm 0,11 | 0,02 \pm 0,01 |
| Total | 1,60 \pm 0,21 | 0,21 \pm 0,06 | 0,06 \pm 0,02 | 0,44 \pm 0,18 | 0,13 \pm 0,03 | 0,02 \pm 0,01 | 0,23 \pm 0,11 | 0,02 \pm 0,01 |
| Archeocrypticidae | | | | | | | | |
| <i>Archeocryptus topali</i> | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 |
| <i>Gen. sp. 1</i> | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Total | 0,03 \pm 0,01 | 0,02 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 |
| Cantharidae | | | | | | | | |
| <i>Polemius denticornis</i> | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0,01 \pm 0,01 |
| Total | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0,01 \pm 0,01 |
| Carabidae | | | | | | | | |
| <i>Antarctia sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0,02 \pm 0,01 |
| <i>Agorum ambiguus</i> | 0,05 \pm 0,02 | 0,18 \pm 0,03 | 0,08 \pm 0,04 | 0,04 \pm 0,01 | 0,06 \pm 0,02 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0 |
| <i>Anisotarsus cupripennis</i> | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Calosoma vagans</i> | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Crossonychus sp.</i> | 0,14 \pm 0,03 | 0,06 \pm 0,03 | 0,03 \pm 0,01 | 0,03 \pm 0,03 | 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 |
| <i>Feroniomorpha aerea</i> | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterostichus meticulosa</i> | 0,02 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0,03 \pm 0,01 | 0,04 \pm 0,03 | 0,03 \pm 0,02 | 0,02 \pm 0,01 | 0,06 \pm 0,02 | 0,06 \pm 0,02 |
| <i>Pterostichus unistriatus</i> | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0,08 \pm 0,03 | 0,08 \pm 0,03 | 0,08 \pm 0,02 |
| <i>Notobia sp.</i> | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Feroniomorpha striatula</i> | 0,03 \pm 0,02 | 0,06 \pm 0,03 | 0,07 \pm 0,03 | 0,06 \pm 0,03 | 0,11 \pm 0,04 | 0,59 \pm 0,10 | 1,41 \pm 0,12 | 1,37 \pm 0,1 |
| <i>Gen. sp. 1</i> | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0,01 \pm 0,01 |
| <i>Gen. sp. 2</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 |
| <i>Bembidion</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 |
| Total | 0,28 \pm 0,02 | 0,32 \pm 0,06 | 0,23 \pm 0,7 | 0,18 \pm 0,05 | 0,21 \pm 0,07 | 0,72 \pm 0,13 | 1,58 \pm 0,09 | 1,55 \pm 0,11 |
| Chrysomelidae | | | | | | | | |
| <i>Gen. sp. 1</i> | 0,01 \pm 0,01 | 0,03 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 |
| Total | 0,01 \pm 0,01 | 0,03 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 |

Tabla 2: Abundancia de promedio por trampa de especies de coleópteros epigeos en cada fecha de muestreo (continuación).

| FAMILIA Y ESPECIE | PROMEDIO DE INDIVIDUOS POR TRAMPA \pm 1 E.E. | | | | | | | |
|----------------------------------|--|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|------------------|
| | 19-Dic | 02-Ene | 16-Ene | 30-Ene | 14-Feb | 25-Mar | 06-Abr | 20-Abr |
| Coccinellidae | | | | | | | | |
| <i>Eriopis connexa</i> | 0,14 \pm 0,05 | 0,31 \pm 0,05 | 0,11 \pm 0,01 | 0,20 \pm 0,05 | 0,13 \pm 0,04 | 0,03 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0 |
| <i>Hyperaspis sphaeridiodes</i> | 0,06 \pm 0,03 | 0,22 \pm 0,11 | 0,18 \pm 0,12 | 0,13 \pm 0,04 | 0,24 \pm 0,08 | 0,08 \pm 0,03 | 0,03 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 |
| <i>Hyppodamia convergens</i> | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,11 | 0,03 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0,04 \pm 0,02 | 0,01 \pm 0,01 | 0,03 \pm 0,02 | 0,03 \pm 0,02 |
| <i>Hyppodamia variegata</i> | 0,15 \pm 0,05 | 0,04 \pm 0,02 | 0,04 \pm 0,01 | 0,08 \pm 0,03 | 0,21 \pm 0,05 | 0,12 \pm 0,06 | 0,06 \pm 0,02 | 0,01 \pm 0,01 |
| <i>Scymnus loewii</i> | 0,02 \pm 0,01 | 0,03 \pm 0,01 | 0,03 \pm 0,02 | 0,03 \pm 0,01 | 0,03 \pm 0,02 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 |
| <i>Scymnus bicolor</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0 |
| <i>Scymnus sp.</i> | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Gen. sp. 1</i> | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Total | 0,38 \pm 0,07 | 0,62 \pm 0,08 | 0,40 \pm 0,13 | 0,44 \pm 0,14 | 0,64 \pm 0,14 | 0,24 \pm 0,09 | 0,12 \pm 0,04 | 0,04 \pm 0,03 |
| Corylophidae | | | | | | | | |
| <i>Gen. sp. 1</i> | 0,02 \pm 0,01 | 0,15 \pm 0,04 | 0,20 \pm 0,03 | 0,39 \pm 0,05 | 0,28 \pm 0,02 | 0,10 \pm 0,01 | 0,12 \pm 0,03 | 0,01 \pm 0,01 |
| Total | 0,02 \pm 0,01 | 0,15 \pm 0,04 | 0,20 \pm 0,03 | 0,39 \pm 0,05 | 0,28 \pm 0,02 | 0,10 \pm 0,01 | 0,12 \pm 0,03 | 0,01 \pm 0,01 |
| Cryptophagidae | | | | | | | | |
| <i>Cryptophagus sp. 1</i> | 0,01 \pm 0,01 | 0,18 \pm 0,07 | 0,36 \pm 0,15 | 0,11 \pm 0,04 | 0,44 \pm 0,11 | 0,14 \pm 0,06 | 0,12 \pm 0,06 | 0,044 \pm 0,03 |
| <i>Gen. sp. 1</i> | 0,02 \pm 0,01 | 0,05 \pm 0,02 | 0,03 \pm 0,02 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Gen. sp. 2</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0,15 \pm 0,07 | 0,04 \pm 0,02 |
| Total | 0,03 \pm 0,02 | 0,23 \pm 0,06 | 0,39 \pm 0,16 | 0,12 \pm 0,04 | 0,46 \pm 0,12 | 0,14 \pm 0,06 | 0,27 \pm 0,07 | 0,08 \pm 0,03 |
| Curculionidae | | | | | | | | |
| <i>Atrichonotus taeniatus</i> | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0,04 \pm 0,01 | 0,09 \pm 0,03 |
| <i>Hypurus bertrandi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0,01 \pm 0,01 |
| <i>Graphognatus leucoloma</i> | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0 |
| <i>Neopachytychius squamosus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0 |
| <i>Sitona discoideus</i> | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0,02 \pm 0,01 | 0 | 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0,04 \pm 0,01 | 0,06 \pm 0,02 |
| <i>Gen. sp. 1</i> | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,10 \pm 0,04 |
| <i>Gen. sp. 2</i> | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Total | 0,01 \pm 0,01 | 0,02 \pm 0,01 | 0,03 \pm 0,02 | 0,01 \pm 0,01 | 0,02 \pm 0,01 | 0,04 \pm 0,01 | 0,09 \pm 0,02 | 0,25 \pm 0,07 |

Tabla 2: Abundancia de promedio por trampa de especies de coleópteros epigeos en cada fecha de muestreo (continuación).

| FAMILIA Y ESPECIE | PROMEDIO DE INDIVIDUOS POR TRAMPA \pm 1 E.E. | | | | | | | |
|----------------------------------|--|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| | 19-Dic | 02-Ene | 16-Ene | 30-Ene | 14-Feb | 25-Mar | 06-Abr | 20-Abr |
| Elateridae | | | | | | | | |
| <i>Conoderus rufangulus</i> | 0 | 0,1 \pm 0,03 | 0 | 0,03 \pm 0,01 | 0,02 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Grammophorus minor</i> | 0,13 \pm 0,03 | 0,04 \pm 0,01 | 0,03 \pm 0,02 | 0,10 \pm 0,03 | 0,04 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0 |
| Total | 0,13 \pm 0,03 | 0,14 \pm 0,03 | 0,03 \pm 0,02 | 0,13 \pm 0,04 | 0,06 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0 |
| Lathridiidae | | | | | | | | |
| <i>Aridius sp.</i> | 0,01 \pm 0,01 | 0,04 \pm 0,02 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0,02 \pm 0,01 | 0,03 \pm 0,02 | 0 | 0,02 \pm 0,01 |
| <i>Corticaria serrata</i> | 0,03 \pm 0,02 | 0,38 \pm 0,04 | 0,58 \pm 0,09 | 0,71 \pm 0,14 | 0,71 \pm 0,08 | 0,58 \pm 0,06 | 0,19 \pm 0,01 | 0,11 \pm 0,01 |
| <i>Melanophtalma seminigra</i> | 0,01 \pm 0,01 | 0,08 \pm 0,03 | 0,12 \pm 0,05 | 0,06 \pm 0,03 | 0,12 \pm 0,02 | 0,01 \pm 0,01 | 0,02 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 |
| <i>M. pilosa</i> | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0,03 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0 \pm 0 | 0 \pm 0 |
| Total | 0,05 \pm 0,02 | 0,49 \pm 0,04 | 0,71 \pm 0,04 | 0,78 \pm 0,17 | 0,88 \pm 0,09 | 0,61 \pm 0,07 | 0,21 \pm 0,01 | 0,13 \pm 0,02 |
| Melyridae | | | | | | | | |
| <i>Amecocerus sp. 2</i> | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Arthrobrachus sp.</i> | 0,04 \pm 0,02 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Gen. sp. 1</i> | 0,04 \pm 0,02 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Total | 0,09 \pm 0,03 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Peltidae | | | | | | | | |
| <i>Decamerus haemorrhoidalis</i> | 0,03 \pm 0,02 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Total | 0,03 \pm 0,02 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Scarabaeidae | | | | | | | | |
| <i>Aphodius sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 0,03 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0,02 \pm 0,01 | 0 |
| <i>Aphodius lividus</i> | 0 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Hylamorpha cilindrica</i> | 0,02 \pm 0,02 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pleurophorus caesus</i> | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0 |
| Total | 0,02 \pm 0,02 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0,03 \pm 0,02 | 0,02 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0,02 \pm 0,01 | 0 |
| Staphylinidae | | | | | | | | |
| <i>Anothylus sp.</i> | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Atheta inmucronata</i> | 0 | 0 | 0 | 0,03 \pm 0,01 | 0 | 0,03 \pm 0,02 | 0,01 \pm 0,01 | 0 |

Tabla 2: Abundancia de promedio por trampa de especies de coleópteros epigeos en cada fecha de muestreo (continuación).

| FAMILIA Y ESPECIE | PROMEDIO DE INDIVIDUOS POR TRAMPA \pm 1 E.E. | | | | | | | |
|-------------------------------------|--|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|------------------|
| | 19-Dic | 02-Ene | 16-Ene | 30-Ene | 14-Feb | 25-Mar | 06-Abr | 20-Abr |
| Staphylinidae (continuación) | | | | | | | | |
| <i>Conosomus sp.</i> | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0,02 \pm 0,01 | 0 |
| <i>Gen. sp.1</i> | 0,48 \pm 0,07 | 0,32 \pm 0,04 | 0,66 \pm 0,23 | 1,06 \pm 0,09 | 0,89 \pm 0,08 | 0,42 \pm 0,05 | 0,75 \pm 0,08 | 0,53 \pm 0,07 |
| <i>Gen. sp.2</i> | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0,02 \pm 0,01 | 0,02 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0,04 \pm 0,01 | 0,15 \pm 0,05 |
| <i>Gen. sp.3</i> | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0 | 0,09 \pm 0,06 |
| <i>Gen. sp.4</i> | 0,08 \pm 0,03 | 0,11 \pm 0,03 | 0,01 \pm 0,01 | 0,03 \pm 0,02 | 0,03 \pm 0,02 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0,081 \pm 0,01 |
| <i>Gen. sp.5</i> | 0 | 0 | 0,02 \pm 0,02 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Gen. sp.6</i> | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Gen. sp.7</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0 |
| <i>Gen. sp.8</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 |
| <i>Gen. sp.9</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 |
| <i>Gen. sp. 10</i> | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0,13 \pm 0,08 | 0,04 \pm 0,02 | 0,26 \pm 0,11 | 0,14 \pm 0,08 | 0,26 \pm 0,09 | 0,01 \pm 0,01 |
| Total | 0,59 \pm 0,06 | 0,45 \pm 0,05 | 0,84 \pm 0,25 | 1,19 \pm 0,1 | 1,21 \pm 0,14 | 0,62 \pm 0,07 | 1,08 \pm 0,17 | 0,86 \pm 0,11 |
| Tenebrionidae | | | | | | | | |
| <i>Blapstinus punctulatus</i> | 0,22 \pm 0,06 | 0,03 \pm 0,02 | 0,01 \pm 0,01 | 0,03 \pm 0,02 | 0,05 \pm 0,03 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0 |
| <i>Nycterinus toraxicus</i> | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Total | 0,23 \pm 0,07 | 0,03 \pm 0,02 | 0,01 \pm 0,01 | 0,03 \pm 0,02 | 0,05 \pm 0,03 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0 |
| Nitidulidae | | | | | | | | |
| <i>Carpophilus hemipterus</i> | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Gen. sp. 1</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 |
| Total | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 |
| Dermestidae | | | | | | | | |
| <i>Gen. sp. 1</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 |
| Total | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 |
| Meloidae | | | | | | | | |
| <i>Epicauta pilme</i> | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0,02 \pm 0,01 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0 |
| Total | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0,02 \pm 0,01 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0 |

Tabla 2: Abundancia de promedio por trampa de especies de coleópteros epigeos en cada fecha de muestreo (continuación).

| FAMILIA Y ESPECIE | PROMEDIO DE INDIVIDUOS POR TRAMPA \pm 1 E.E. | | | | | | | |
|--------------------------------------|--|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| | 19-Dic | 02-Ene | 16-Ene | 30-Ene | 14-Feb | 25-Mar | 06-Abr | 20-Abr |
| Bruchidae | | | | | | | | |
| <i>Gen. sp. 1</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Gen. sp. 2</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0 |
| <i>Acanthoscelides obtectus</i> | 0 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Total | 0 | 0 | 0 | 0,01 \pm 0,01 | 0,02 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0,01 \pm 0,01 | 0 |
| Abundancia coleópteros total | 557 | 474 | 470 | 601 | 638 | 403 | 598 | 479 |
| Abundancia coleópteros/trampa | 3,48 \pm 0,30 | 2,71 \pm 0,22 | 2,96 \pm 0,26 | 3,76 \pm 0,27 | 3,99 \pm 0,30 | 2,52 \pm 0,19 | 3,74 \pm 0,25 | 2,99 \pm 0,18 |
| Riqueza coleópteros total | 40 | 34 | 37 | 34 | 38 | 34 | 31 | 32 |
| Riqueza coleópteros/trampa | 1,92 \pm 0,12 | 2,06 \pm 0,13 | 1,91 \pm 0,14 | 2,38 \pm 0,14 | 2,52 \pm 0,14 | 1,85 \pm 0,11 | 2,28 \pm 0,10 | 1,91 \pm 0,11 |

Efectos de la Fragmentación y Pérdida de Hábitat sobre la Abundancia de Coleópteros

Abundancia Total

El número promedio de coleópteros capturados por trampa varió a lo largo del experimento entre 2,5 y 4 aproximadamente. Sin embargo, el análisis de los datos obtenidos evidencia que no hubo un efecto del tipo de paisaje, es decir, del grado de fragmentación o de pérdida de hábitat, sobre la abundancia total de coleópteros epigeos por trampa en ninguno de los períodos en que se dividió el experimento (Figura 2 y Tabla 3).

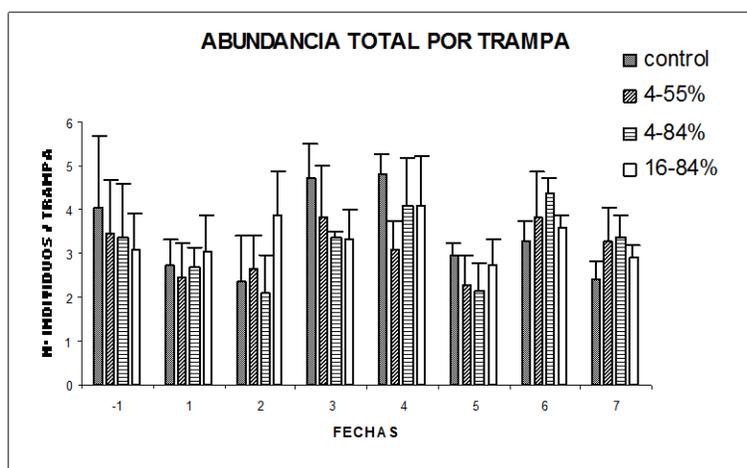


Figura 2: Abundancia promedio por trampa del total de coleópteros epigeos según el tipo de paisaje en cada fecha de muestreo (media, 1 E.E.).

Tabla 3: Comparación de la abundancia promedio por trampa de coleópteros epigeos totales en distintos paisajes, en los cuatro períodos en que se analizaron los efectos. (-) indica ausencia de diferencias significativas luego de las comparaciones planeadas.

| Período | control | 4-55% | 4-84% | 16-84% | F | P |
|-------------|---------|-------|-------|--------|---------------|-------|
| Inmediato | - | - | - | - | (3,32) = 0,12 | 0,946 |
| Corto Plazo | - | - | - | - | (3,71) = 0,70 | 0,501 |
| Largo Plazo | - | - | - | - | (3,51) = 0,19 | 0,903 |
| Global | - | - | - | - | (3,16) = 0,12 | 0,947 |

Abundancia por Familias

Al analizar las capturas, agrupando a las especies dentro de sus respectivas familias, la mayoría de éstas no presentó efectos relacionados al tipo de paisaje, es decir, no fueron afectados por los procesos estudiados. Sin embargo, la familia Carabidae en el corto plazo fue más abundante en el paisaje 16-84% con respecto a los paisajes 4-55% y 4-84%. Este efecto desapareció en el largo plazo, período en que se registraron las mayores capturas de esta familia. No se detectaron efectos inmediatos ni tampoco en el análisis global (Figura 3 y Tabla 4).

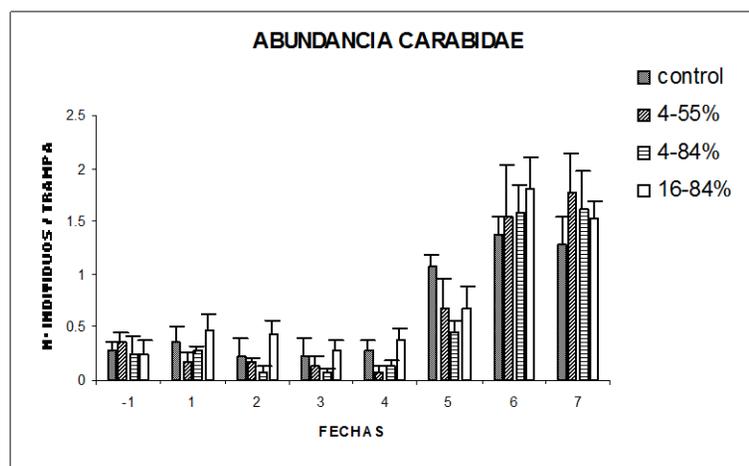


Figura 3: Abundancia promedio por trampa de coleópteros epigeos de la familia Carabidae según el tipo de paisaje en cada fecha de muestreo (media, 1 E.E.).

Tabla 4: Comparación de la abundancia promedio por trampa de coleópteros epigeos de la familia Carabidae en distintos paisajes, en los cuatro períodos en que se analizaron los efectos. (-) indica ausencia de diferencias significativas y letras distintas representan diferencias significativas ($P < 0,05$) luego de las comparaciones planeadas.

| Período | Control | 4-55% | 4-84% | 16-84% | F | P |
|-------------|---------|-------|-------|--------|---------------|--------------|
| Inmediato | - | - | - | - | (3,32) = 0,94 | 0,431 |
| Corto Plazo | ab | b | b | a | (3,71) = 6,28 | 0,001 |
| Largo Plazo | - | - | - | - | (3,51) = 0,12 | 0,947 |
| Global | - | - | - | - | (3,16) = 1,04 | 0,401 |

La familia Coccinellidae en el corto plazo fue más abundante en el paisaje 16-84% con respecto al paisaje 4-55%, como lo indican las comparaciones planeadas. En el resto de los períodos analizados no hubo efectos atribuibles al tipo de paisaje (Figura 4 y Tabla 5).

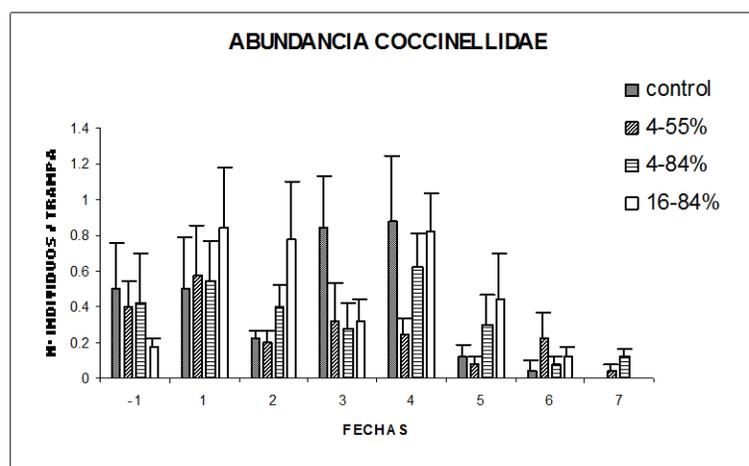


Figura 4: Abundancia promedio por trampa de coleópteros epigeos de la familia Coccinellidae según el tipo de paisaje en cada fecha de muestreo (media, 1 E.E.).

Tabla 5: Comparación de la abundancia promedio por trampa de coleópteros epigeos de la familia Coccinellidae en distintos paisajes, en los cuatro períodos en que se analizaron los efectos. (-) indica ausencia de diferencias significativas y letras distintas representan diferencias significativas ($P < 0,05$) luego de las comparaciones planeadas.

| Período | control | 4-55% | 4-84% | 16-84% | F | P |
|-------------|---------|-------|-------|--------|---------------|--------------|
| Inmediato | - | - | - | - | (3,32) = 0,76 | 0,523 |
| Corto Plazo | ab | b | ab | a | (3,71) = 2,27 | 0,088 |
| Largo Plazo | - | - | - | - | (3,51) = 1,01 | 0,394 |
| Global | - | - | - | - | (3,16) = 0,90 | 0,464 |

La familia Cryptophagidae mostró una respuesta distinta a las familias anteriores. En el corto plazo, el paisaje Control y el 4-55% presentaron mayores abundancias respecto a los paisajes 4-84% y 16-84%. En el resto de los períodos analizados no se detectaron efectos (Figura 5 y Tabla 6).

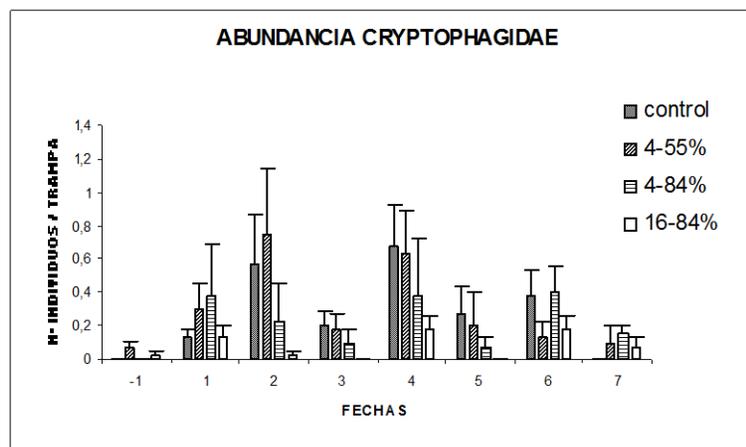


Figura 5: Abundancia promedio por trampa de coleópteros epigeos de la familia Cryptophagidae según el tipo de paisaje en cada fecha de muestreo (media, 1 E.E.).

Tabla 6: Comparación de la abundancia promedio por trampa de coleópteros epigeos de la familia Cryptophagidae en distintos paisajes, en los cuatro períodos en que se analizaron los efectos. (-) indica ausencia de diferencias significativas y letras distintas representan diferencias significativas ($P < 0,05$) luego de las comparaciones planeadas.

| Período | control | 4-55% | 4-84% | 16-84% | F | P |
|-------------|---------|-------|-------|--------|---------------|--------------|
| Inmediato | - | - | - | - | (3,32) = 0,38 | 0,767 |
| Corto Plazo | a | a | b | b | (3,71) = 4,02 | 0,011 |
| Largo Plazo | - | - | - | - | (3,51) = 0,85 | 0,471 |
| Global | - | - | - | - | (3,16) = 0,85 | 0,485 |

Abundancia Según Atributos de Historia de Vida

El grupo de coleópteros epigeos Depredadores, constituido por especies pertenecientes a las familias Cantharidae, Carabidae, Coccinellidae y Staphylinidae, presentó en el corto plazo una mayor abundancia en los paisajes Control y 16-84% en relación al paisaje 4-55%. Este efecto desapareció en el largo plazo y no se detectaron respuestas inmediatas ni tampoco en el análisis global (Figura 6 y Tabla 7).

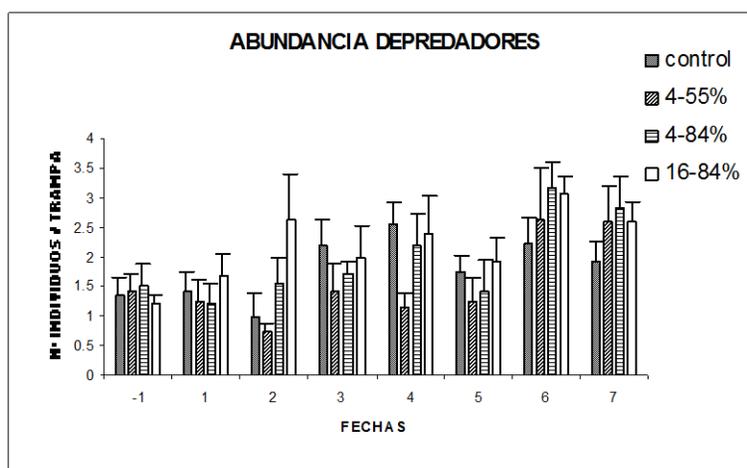


Figura 6: Abundancia promedio por trampa de coleópteros epigeos depredadores según el tipo de paisaje en cada fecha de muestreo (media, 1 E.E.).

Tabla 7: Comparación de la abundancia promedio por trampa de coleópteros epigeos depredadores en distintos paisajes, en los cuatro períodos en que se analizaron los efectos. (-) indica ausencia de diferencias significativas y letras distintas representan diferencias significativas ($P < 0,05$) luego de las comparaciones planeadas.

| Período | Control | 4-55% | 4-84% | 16-84% | F | P |
|-------------|---------|-------|-------|--------|---------------|--------------|
| Inmediato | - | - | - | - | (3,32) = 0,48 | 0,698 |
| Corto Plazo | a | b | ab | a | (3,71) = 4,33 | 0,007 |
| Largo Plazo | - | - | - | - | (3,51) = 0,96 | 0,420 |
| Global | - | - | - | - | (3,16) = 1,35 | 0,293 |

El grupo de coleópteros epigeos Saprófitos, formado por especies pertenecientes a las familias Anthicidae, Archeocrypticidae, Corylophidae, Cryptophagidae, Lathridiidae, Scarabaeidae y Staphylinidae, no fue afectado en términos de su abundancia, por la fragmentación y/o pérdida de hábitat en ninguno de los períodos analizados (Figura 7 y Tabla 8).

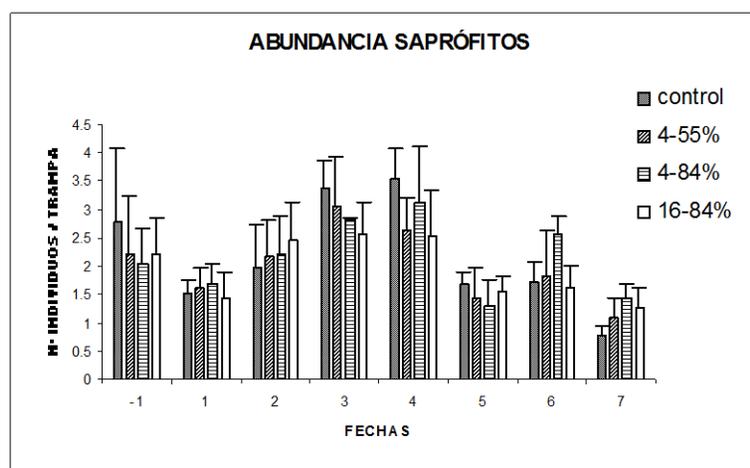


Figura 7: Abundancia promedio por trampa de coleópteros epigeos saprófitos según el tipo de paisaje en cada fecha de muestreo (media, 1 E.E.).

Tabla 8: Comparación de la abundancia promedio por trampa de coleópteros epigeos saprófitos en distintos paisajes, en los cuatro períodos en que se analizaron los efectos. (-) indica ausencia de diferencias significativas luego de las comparaciones planeadas.

| Período | control | 4-55% | 4-84% | 16-84% | F | P |
|-------------|---------|-------|-------|--------|---------------|-------|
| Inmediato | - | - | - | - | (3,32) = 0,14 | 0,935 |
| Corto Plazo | - | - | - | - | (3,71) = 0,34 | 0,794 |
| Largo Plazo | - | - | - | - | (3,51) = 0,73 | 0,537 |
| Global | - | - | - | - | (3,16) = 0,14 | 0,936 |

El grupo de coleópteros epigeos Herbívoros, integrado por especies pertenecientes a las familias Bruchidae, Cantharidae, Chrysomelidae, Curculionidae, Elateridae, Meloidae, Nitidulidae, Scarabaeidae y Tenebrionidae, no fue afectado en términos de su abundancia, por la fragmentación y/o pérdida de hábitat en ninguno de los períodos analizados (Figura 8 y Tabla 9).

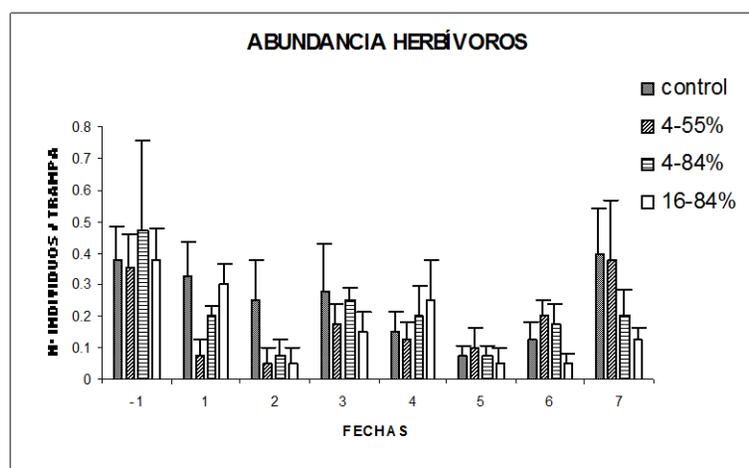


Figura 8: Abundancia promedio por trampa de coleópteros epigeos herbívoros según el tipo de paisaje en cada fecha de muestreo (media, 1 E.E.).

Tabla 9: Comparación de la abundancia promedio por trampa de coleópteros epigeos herbívoros en distintos paisajes, en los cuatro períodos en que se analizaron los efectos. (-) indica ausencia de diferencias significativas luego de las comparaciones planeadas.

| Período | control | 4-55% | 4-84% | 16-84% | F | P |
|-------------|---------|-------|-------|--------|---------------|-------|
| Inmediato | - | - | - | - | (3,32) = 0,47 | 0,704 |
| Corto Plazo | - | - | - | - | (3,71) = 2,03 | 0,117 |
| Largo Plazo | - | - | - | - | (3,51) = 2,14 | 0,106 |
| Global | - | - | - | - | (3,16) = 0,87 | 0,478 |

El grupo de coleópteros epigeos Grandes, compuesto por especies pertenecientes a las familias Carabidae, Curculionide, Meloidae, Scarabaeidae y Tenebrionidae, presentó en el corto plazo una menor abundancia en el paisaje 4-55%, con relación al resto de los tratamientos. Este efecto desapareció en el largo plazo y no se detectaron respuestas inmediatas ni en el análisis global (Figura 9 y Tabla 10).

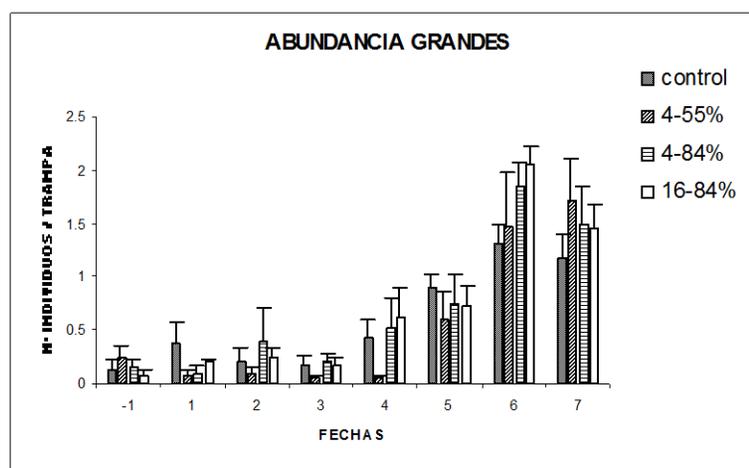


Figura 9: Abundancia promedio por trampa de coleópteros epigeos grandes según el tipo de paisaje en cada fecha de muestreo (media, 1 E.E.).

Tabla 10: Comparación de la abundancia promedio por trampa de coleópteros epigeos grandes en distintos paisajes, en los cuatro períodos en que se analizaron los efectos. (-) indica ausencia de diferencias significativas y letras distintas representan diferencias significativas ($P < 0,05$) luego de las comparaciones planeadas.

| Período | control | 4-55% | 4-84% | 16-84% | F | P |
|-------------|---------|-------|-------|--------|---------------|--------------|
| Inmediato | - | - | - | - | (3,32) = 1,94 | 0,142 |
| Corto Plazo | a | b | a | a | (3,71) = 3,35 | 0,024 |
| Largo Plazo | - | - | - | - | (3,51) = 0,45 | 0,715 |
| Global | - | - | - | - | (3,16) = 0,74 | 0,543 |

El grupo de coleópteros epigeos Medianos, formado por especies pertenecientes a las familias Anthicidae, Archeocrypticidae, Cantharidae, Carabidae, Coccinellidae, Curculionidae, Elateridae, Melyridae, Scarabaeidae, Staphylinidae y Tenebrionidae, no presentó diferencias en los distintos paisajes en ninguno de los períodos analizados (Figura 10 y Tabla 11).

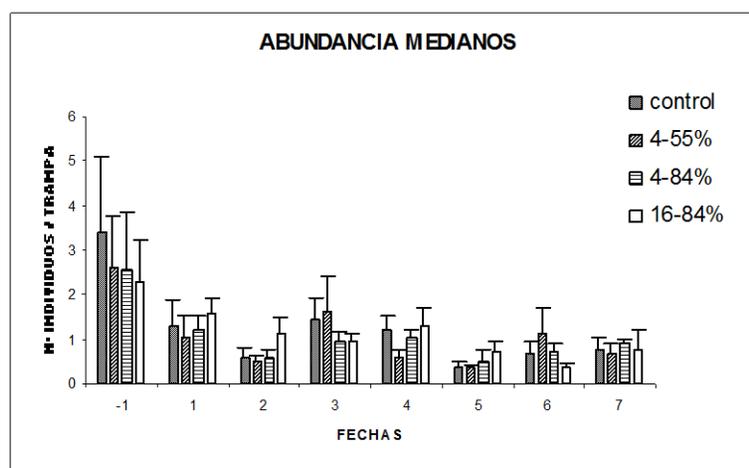


Figura 10: Abundancia promedio por trampa de coleópteros epigeos medianos según el tipo de paisaje en cada fecha de muestreo (media, 1 E.E.).

Tabla 11: Comparación de la abundancia promedio por trampa de coleópteros epigeos medianos en distintos paisajes, en los cuatro períodos en que se analizaron los efectos. (-) indica ausencia de diferencias significativas luego de las comparaciones planeadas.

| Período | control | 4-55% | 4-84% | 16-84% | F | P |
|-------------|---------|-------|-------|--------|---------------|-------|
| Inmediato | - | - | - | - | (3,32) = 0,22 | 0,880 |
| Corto Plazo | - | - | - | - | (3,71) = 1,20 | 0,315 |
| Largo Plazo | - | - | - | - | (3,51) = 0,24 | 0,868 |
| Global | - | - | - | - | (3,16) = 0,01 | 0,961 |

El grupo de coleópteros epigeos Pequeños, constituido por especies pertenecientes a las familias Chrysomelidae, Coccinellidae, Corylophidae, Cryptophagidae, Lathridiidae y Staphylinidae, no presentó diferencias atribuibles a un efecto del tipo de paisaje en ninguno de los períodos analizados (Figura 11 y Tabla 12).

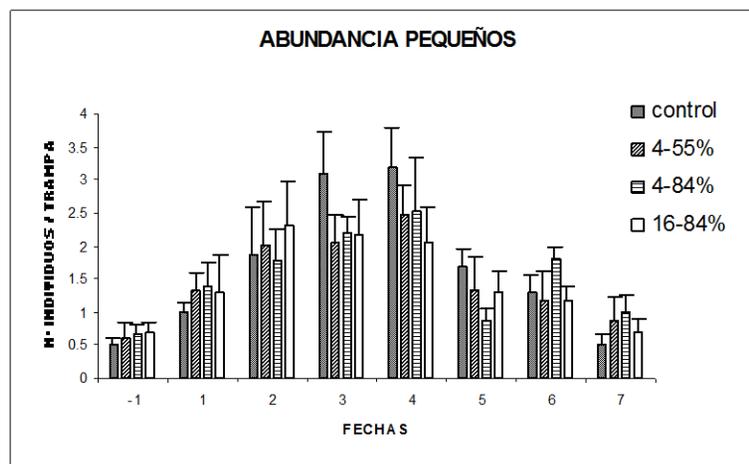


Figura 11: Abundancia promedio por trampa de coleópteros epigeos pequeños según el tipo de paisaje en cada fecha de muestreo (media, 1 E.E.).

Tabla 12: Comparación de la abundancia promedio por trampa de coleópteros epigeos pequeños en distintos paisajes, en los cuatro períodos en que se analizaron los efectos. (-) indica ausencia de diferencias significativas luego de las comparaciones planeadas.

| Período | control | 4-55% | 4-84% | 16-84% | F | P |
|-------------|---------|-------|-------|--------|---------------|-------|
| Inmediato | - | - | - | - | (3,32) = 0,14 | 0,936 |
| Corto Plazo | - | - | - | - | (3,71) = 0,32 | 0,811 |
| Largo Plazo | - | - | - | - | (3,51) = 0,23 | 0,874 |
| Global | - | - | - | - | (3,16) = 0,13 | 0,943 |

Efectos de la Fragmentación y Pérdida de Hábitat sobre la Riqueza de Especies

Riqueza Total

La riqueza de coleópteros epigeos varió a lo largo del período experimental entre 1,9 y 2,5 especies por trampa y entre 7,2 hasta 10,6 especies a nivel de paisaje. La riqueza total de especies no fue afectada por la fragmentación o la pérdida de hábitat en ninguno de los períodos de muestreo, ya sea a nivel de trampa (Figura 12 y Tabla 13) o a nivel de paisaje (Figura 13 y Tabla 14).

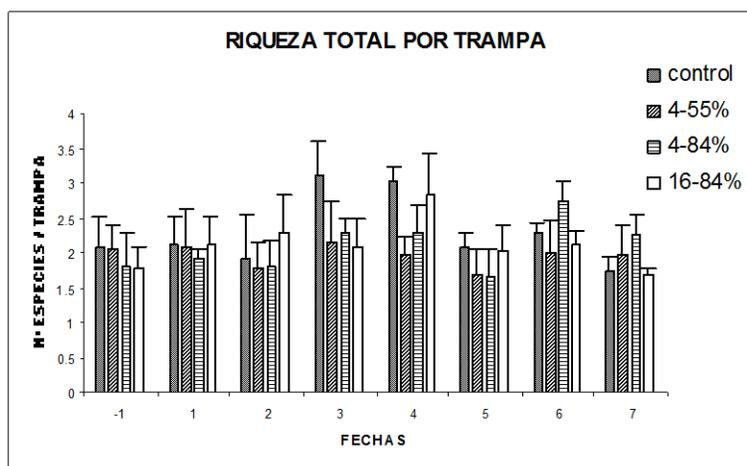


Figura 12: Riqueza promedio por trampa de especies de coleópteros epigeos según el tipo de paisaje en cada fecha de muestreo (media, 1 E.E.).

Tabla 13: Comparación de la riqueza de especies promedio por trampa de coleópteros epigeos en distintos paisajes, en los cuatro períodos en que se analizaron los efectos. (-) indica ausencia de diferencias significativas luego de las comparaciones planeadas.

| Período | control | 4-55% | 4-84% | 16-84% | F | P |
|-------------|---------|-------|-------|--------|---------------|-------|
| Inmediato | - | - | - | - | (3,32) = 0,09 | 0,963 |
| Corto Plazo | - | - | - | - | (3,71) = 1,55 | 0,208 |
| Largo Plazo | - | - | - | - | (3,51) = 0,66 | 0,581 |
| Global | - | - | - | - | (3,16) = 0,40 | 0,757 |

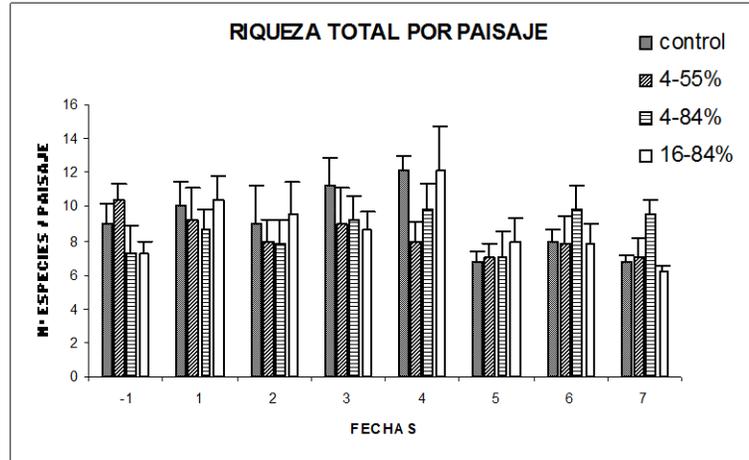


Figura 13: Riqueza promedio por paisaje de especies de coleópteros epigeos según el tipo de paisaje en cada fecha de muestreo (media, 1 E.E.).

Tabla 14: Comparación de la riqueza de especies promedio por paisaje de coleópteros epigeos en distintos paisajes, en los cuatro períodos en que se analizaron los efectos. (-) indica ausencia de diferencias significativas luego de las comparaciones planeadas.

| Período | control | 4-55% | 4-84% | 16-84% | F | P |
|-------------|---------|-------|-------|--------|---------------|-------|
| Inmediato | - | - | - | - | (3,32) = 0,91 | 0,447 |
| Corto Plazo | - | - | - | - | (3,71) = 1,98 | 0,125 |
| Largo Plazo | - | - | - | - | (3,51) = 1,28 | 0,290 |
| Global | - | - | - | - | (3,16) = 0,30 | 0,825 |

Riqueza por Familias

Este análisis se realizó sólo para aquellas familias que presentaron cuatro o más especies. Dentro de éstas, Coccinellidae, Curculionidae, Scarabaeidae y Staphylinidae no presentaron efectos en ninguno de los períodos analizados. La familia Carabidae, en el corto plazo presentó un mayor número de especies en el paisaje más fragmentado y con mayor pérdida de hábitat (i.e., 16-84%) con respecto al resto de los paisajes. Este efecto desapareció en el largo plazo no encontrándose diferencias en el período inmediato ni tampoco en el análisis global (Figura 14 y Tabla 15).

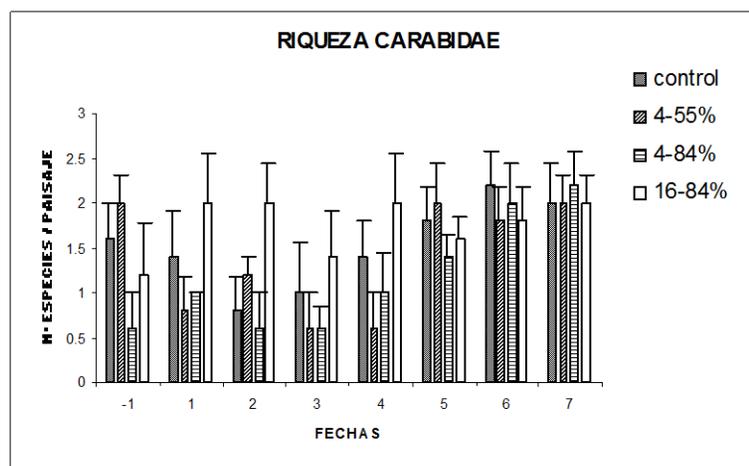


Figura 14: Riqueza promedio por paisaje de especies de coleópteros epigeos de la familia Carabidae según el tipo de paisaje en cada fecha de muestreo (media, 1 E.E.).

Tabla 15: Comparación de la riqueza de especies promedio por paisaje de coleópteros epigeos de la familia Carabidae en distintos paisajes, en los cuatro períodos en que se analizaron los efectos. (-) indica ausencia de diferencias significativas y letras distintas representan diferencias significativas ($P < 0,05$) luego de las comparaciones planeadas.

| Período | Control | 4-55% | 4-84% | 16-84% | F | P |
|-------------|---------|-------|-------|--------|---------------|--------------|
| Inmediato | - | - | - | - | (3,32) = 2,15 | 0,114 |
| Corto Plazo | b | b | b | a | (3,71) = 4,87 | 0,004 |
| Largo Plazo | - | - | - | - | (3,51) = 0,18 | 0,909 |
| Global | - | - | - | - | (3,16) = 1,12 | 0,371 |

Un efecto distinto se detectó en la familia Lathridiidae, la que en el corto plazo tuvo un menor número de especies en los paisajes con mayor pérdida de hábitat (i.e. 4-84% y 16-84%), respecto al Control. En el resto de los períodos analizados no se detectaron diferencias significativas en la riqueza de especies entre paisajes (Figura 15 y Tabla 16).

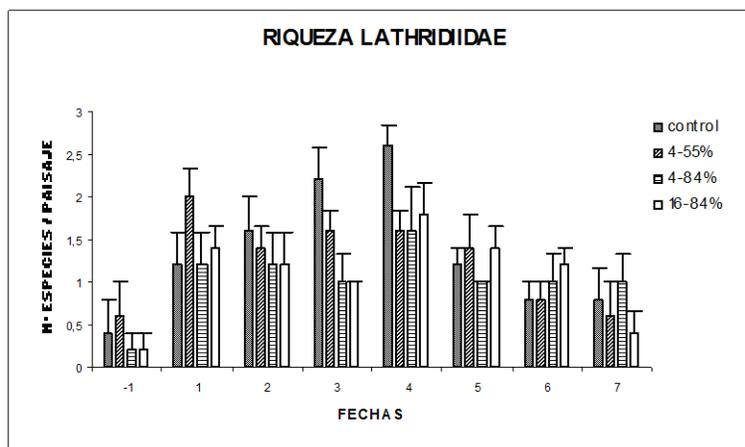


Figura 15: Riqueza promedio por paisaje de especies de coleópteros epigeos de la familia Lathridiidae según el tipo de paisaje en cada fecha de muestreo (media, 1 E.E.).

Tabla 16: Comparación de la riqueza de especies promedio por paisaje de coleópteros epigeos de la familia Lathridiidae en distintos paisajes, en los cuatro períodos en que se analizaron los efectos. (-) indica ausencia de diferencias significativas y letras distintas representan diferencias significativas ($P < 0,05$) luego de las comparaciones planeadas.

| Período | control | 4-55% | 4-84% | 16-84% | F | P |
|-------------|---------|-------|-------|--------|---------------|--------------|
| Inmediato | - | - | - | - | (3,32) = 0,23 | 0,878 |
| Corto Plazo | a | ab | b | b | (3,71) = 2,96 | 0,038 |
| Largo Plazo | - | - | - | - | (3,51) = 0,11 | 0,952 |
| Global | - | - | - | - | (3,16) = 0,79 | 0,516 |

Riqueza según Atributos de Historia de Vida

Los Depredadores en el corto plazo presentaron un mayor número de especies capturadas en el paisaje 16-84% versus el 4-55% y el 4-84%; en este período el Control presentó mayor riqueza que el paisaje 4-55%. En el resto de los períodos analizados no se detectaron diferencias significativas (Figura 16 y Tabla 17).

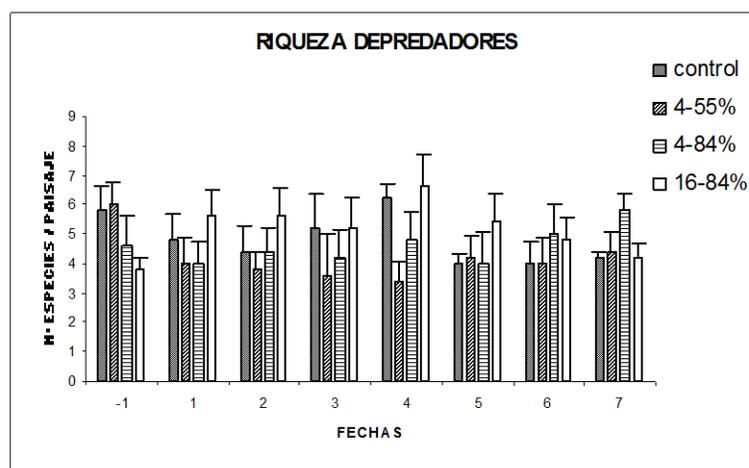


Figura 16: Riqueza promedio por paisaje de especies de coleópteros epigeos depredadores según el tipo de paisaje en cada fecha de muestreo (media, 1 E.E.).

Tabla 17: Comparación de la riqueza de especies promedio por paisaje de coleópteros epigeos depredadores en distintos paisajes, en los cuatro períodos en que se analizaron los efectos. (-) indica ausencia de diferencias significativas y letras distintas representan diferencias significativas ($P < 0,05$) luego de las comparaciones planeadas.

| Período | control | 4-55% | 4-84% | 16-84% | F | P |
|-------------|---------|-------|-------|--------|---------------|--------------|
| Inmediato | - | - | - | - | (3,32) = 1,73 | 0,181 |
| Corto Plazo | ab | c | bc | a | (3,71) = 4,73 | 0,005 |
| Largo Plazo | - | - | - | - | (3,51) = 0,98 | 0,410 |
| Global | - | - | - | - | (3,16) = 1,11 | 0,375 |

Los Saprófitos, en el largo plazo fueron más diversos en el paisaje 4-84% con respecto a los paisajes Control y 4-55%, según indican las comparaciones planeadas. En el resto de los períodos analizados no se detectaron diferencias (Figura 17 y Tabla 18).

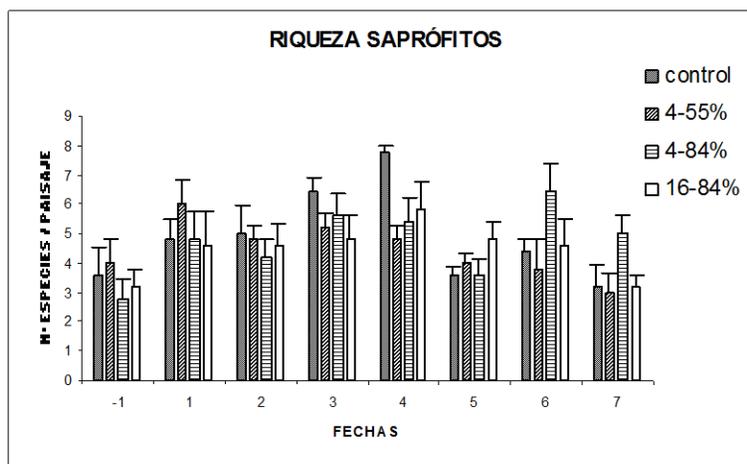


Figura 17: Riqueza promedio por paisaje de especies de coleópteros epigeos saprófitos según el tipo de paisaje en cada fecha de muestreo (media, 1 E.E.).

Tabla 18: Comparación de la riqueza de especies promedio por paisaje de coleópteros epigeos medianos en distintos paisajes, en los cuatro períodos en que se analizaron los efectos. (-) indica ausencia de diferencias significativas y letras distintas representan diferencias significativas ($P < 0,05$) luego de las comparaciones planeadas.

| Período | control | 4-55% | 4-84% | 16-84% | F | P |
|-------------|---------|-------|-------|--------|---------------|--------------|
| Inmediato | - | - | - | - | (3,32) = 0,12 | 0,947 |
| Corto Plazo | - | - | - | - | (3,71) = 1,76 | 0,162 |
| Largo Plazo | b | b | a | ab | (3,51) = 2,25 | 0,094 |
| Global | - | - | - | - | (3,16) = 0,45 | 0,720 |

Los Herbívoros no presentaron diferencias significativas en la riqueza entre paisajes en ninguno de los períodos analizados (Figura 18 y Tabla 19).

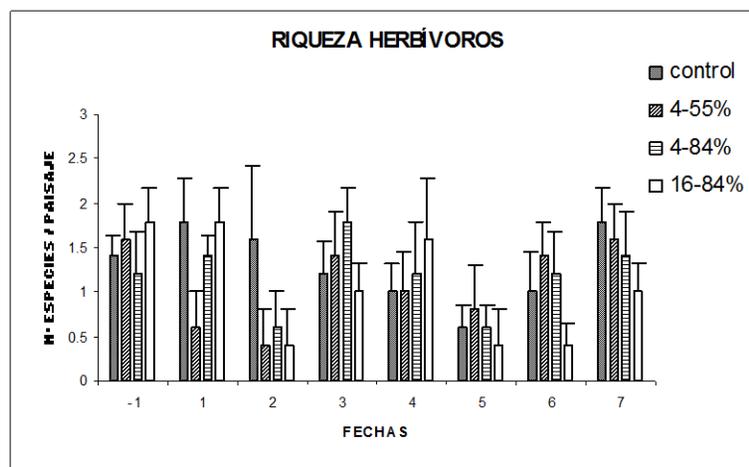


Figura 18: Riqueza promedio por paisaje de especies de coleópteros epigeos herbívoros según el tipo de paisaje en cada fecha de muestreo (media, 1 E.E.).

Tabla 19: Comparación de la riqueza de especies promedio por paisaje de coleópteros epigeos herbívoros en distintos paisajes, en los cuatro períodos en que se analizaron los efectos. (-) indica ausencia de diferencias significativas luego de las comparaciones planeadas.

| Período | control | 4-55% | 4-84% | 16-84% | F | P |
|-------------|---------|-------|-------|--------|---------------|-------|
| Inmediato | - | - | - | - | (3,32) = 1,39 | 0,263 |
| Corto Plazo | - | - | - | - | (3,71) = 1,10 | 0,353 |
| Largo Plazo | - | - | - | - | (3,51) = 1,76 | 0,166 |
| Global | - | - | - | - | (3,16) = 0,57 | 0,643 |

El grupo de coleópteros Grandes, inmediatamente luego de la fragmentación, presentó un mayor número de especies en los paisajes 16-84% y Control frente a los paisajes menos fragmentados, según lo indican las comparaciones planeadas. En el corto plazo este patrón se mantuvo, aunque el Control pasó a tener una riqueza similar también al paisaje 4-84%. En el largo plazo, las diferencias entre paisajes desaparecieron. En el análisis global no se detectaron diferencias significativas (Figura19 y Tabla 20).

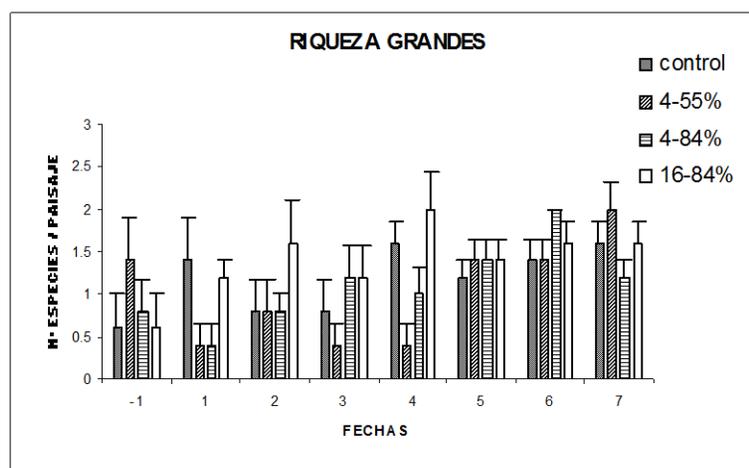


Figura 19: Riqueza promedio por paisaje de especies de coleópteros epigeos grandes según el tipo de paisaje en cada fecha de muestreo (media, 1 E.E.).

Tabla 20: Comparación de la riqueza de especies promedio por paisaje de coleópteros epigeos grandes en distintos paisajes, en los cuatro períodos en que se analizaron los efectos. (-) indica ausencia de diferencias significativas y letras distintas representan diferencias significativas ($P < 0,05$) luego de las comparaciones planeadas.

| Período | control | 4-55% | 4-84% | 16-84% | F | P |
|-------------|---------|-------|-------|--------|---------------|--------------|
| Inmediato | a | b | b | a | (3,32) = 2,61 | 0,068 |
| Corto Plazo | ab | c | bc | a | (3,71) = 6,22 | 0,001 |
| Largo Plazo | - | - | - | - | (3,51) = 0,34 | 0,800 |
| Global | - | - | - | - | (3,16) = 1,76 | 0,195 |

El grupo de coleópteros Medianos, en el corto plazo presentó mayor riqueza en los paisajes Control y 16-84% en relación al paisaje 4-55%. En el resto de los períodos analizados no se detectaron diferencias (Figura 20 y Tabla 21).

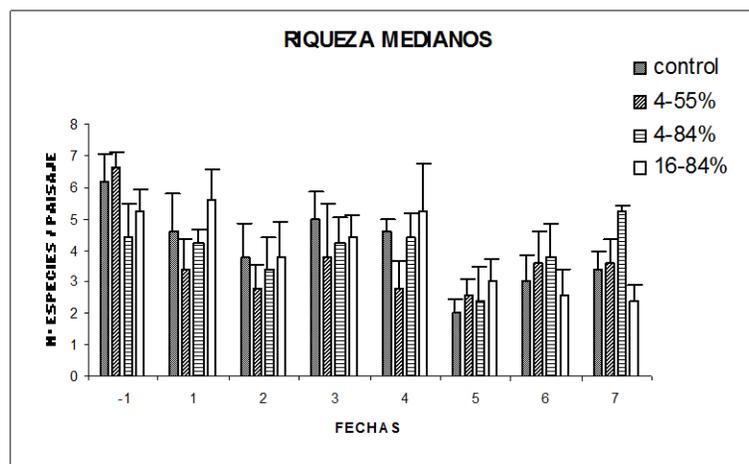


Figura 20: Riqueza promedio por paisaje de especies de coleópteros epigeos medianos según el tipo de paisaje en cada fecha de muestreo (media, 1 E.E.).

Tabla 21: Comparación de la riqueza de especies promedio por paisaje de coleópteros epigeos medianos en distintos paisajes, en los cuatro períodos en que se analizaron los efectos. (-) indica ausencia de diferencias significativas y letras distintas representan diferencias significativas ($P < 0,05$) luego de las comparaciones planeadas.

| Período | control | 4-55% | 4-84% | 16-84% | F | P |
|-------------|---------|-------|-------|--------|---------------|--------------|
| Inmediato | - | - | - | - | (3,32) = 1,74 | 0,1784 |
| Corto Plazo | a | b | ab | a | (3,71) = 2,77 | 0,048 |
| Largo Plazo | - | - | - | - | (3,51) = 1,00 | 0,399 |
| Global | - | - | - | - | (3,16) = 0,30 | 0,823 |

Los coleópteros Pequeños presentaron en el corto plazo una mayor riqueza en los paisajes Control y 4-55% respecto a los paisajes 4-84% y 16-84%. En el largo plazo, el paisaje 4-84% presentó un mayor número de especies que el paisaje 4-55%, como lo indican las comparaciones planeadas. No se detectaron efectos inmediatos significativos ni tampoco en el análisis global (Figura 21 y Tabla 22).

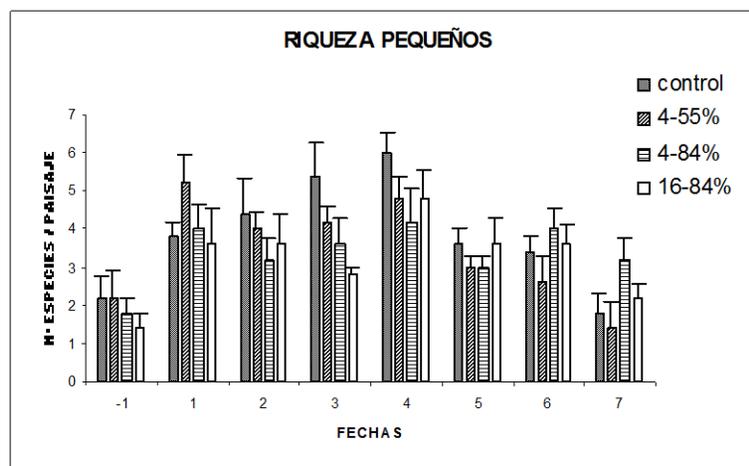


Figura 21: Riqueza promedio por paisaje de especies de coleópteros epigeos pequeños según el tipo de paisaje en cada fecha de muestreo (media, 1 E.E.).

Tabla 22: Comparación de la riqueza de especies promedio por paisaje de coleópteros epigeos pequeños en distintos paisajes, en los cuatro períodos en que se analizaron los efectos. (-) indica ausencia de diferencias significativas y letras distintas representan diferencias significativas ($P < 0,05$) luego de las comparaciones planeadas.

| Período | control | 4-55% | 4-84% | 16-84% | F | P |
|-------------|---------|-------|-------|--------|---------------|--------------|
| Inmediato | - | - | - | - | (3,32) = 0,34 | 0,797 |
| Corto Plazo | a | a | b | b | (3,71) = 4,18 | 0,009 |
| Largo Plazo | ab | b | a | ab | (3,51) = 2,37 | 0,081 |
| Global | - | - | - | - | (3,16) = 0,44 | 0,730 |

DISCUSIÓN

En este estudio se capturaron un total de 4.171 coleópteros adultos que se distribuyeron en 20 familias y 73 especies. Las familias más abundantes fueron Staphylinidae, Carabidae, Lathridiidae y Coccinellidae. Al igual que en estudios previos (e.g., Reyes, 2003; Zaviezo *et al.*, 2004), la fauna de coleópteros resultó ser muy dinámica en el tiempo, lo que se ve reflejado en el hecho de que el 30% de las especies encontradas en el área de estudio fueron capturadas en sólo una fecha de muestreo y solamente el 19% fueron capturadas a lo largo de todo el experimento; además, las diferentes familias y especies mostraron sus máximas y mínimas abundancias en distintas fechas de muestreo dentro del período experimental.

Las mayores abundancias ocurrieron el 14 de febrero, con 4 individuos por trampa, lo que coincidió con las máximas abundancias de Coccinellidae, Cryptophagidae, Lathridiidae, Staphylinidae, Tenebrionidae y Bruchidae; el 30 de enero, con 3,8 individuos por trampa, cuando las familias Anthicidae, Corylophidae y Scarabaeidae, alcanzaron sus máximos poblacionales; el 6 de abril, con 3,7 individuos por trampa, cuando Carabidae obtuvo su máximo, destacando a *Feroniomorpha striatula* con 1,4 individuos por trampa. Por otro lado, la menor abundancia de coleópteros ocurrió el 25 marzo, con 2,5 individuos por trampa. Este muestreo se realizó luego de dos segadas de alfalfa, sin embargo, ésto no habría tenido relevancia dado que el muestreo del 30 de enero también se efectuó después de haber segado la alfalfa y en él se capturó una alta abundancia de insectos. El 2 de enero también presentó una baja abundancia, con 2,7 individuos por trampa. Este muestreo fue el primero luego de la remoción de alfalfa (fragmentación), y evidenció una disminución en la abundancia respecto al muestreo previo, con 3,5 individuos por trampa.

Los valores para la riqueza de especies por paisaje y por trampa presentaron distintas fechas para sus máximos y mínimos. Las mayores riquezas de especies por paisaje se registraron el 19 de diciembre (muestreo previo a la fragmentación), con 40 especies y el 14 de febrero, con 38 especies; sin embargo, a nivel de trampa, en estas mismas fechas se capturaron 1,9 y 2,5 especies respectivamente; este último muestreo coincide con la máxima abundancia de coleópteros. La menor riqueza, en tanto, se registró el 6 de abril, con 31 especies totales y 2,28 por trampa. Si bien esta fecha presenta una alta abundancia,

ésta se debe principalmente a los carábidos que representan más del 40% de las capturas. A continuación de la remoción de alfalfa se registró una disminución en la riqueza de especies totales, pero esto no se aprecia para la riqueza por trampa. Esto podría sugerir que después de la fragmentación, a pesar de haber menos especies, a nivel de paisaje, los organismos se hallan empaquetado al interior de los fragmentos remanentes, aumentando así la riqueza por trampas.

Dado que este experimento se desarrolló sobre un cultivo de alfalfa, plantado para tal efecto y con sólo meses de edad, se puede pensar que el cultivo podría no alojar un ensamble de insectos representativo de un alfalfal de mayor edad (un cultivo de alfalfa se mantiene productivo por aproximadamente 5 años) y que, por lo tanto, podría acoger una comunidad pasajera de insectos. Sin embargo, nuestros resultados en relación a la composición de especies son similares a los obtenidos por Cid (2003) y Zaviezo *et al.* (2004), quienes trabajaron sobre cultivos de alfalfa de tres y dos años, respectivamente. Esto parece indicar que los cultivos de alfalfa son colonizados rápidamente por una comunidad altamente predecible en su composición, y que los organismos una vez establecidos se mantienen en el tiempo, aún cuando presenten una alta variabilidad poblacional al interior de una temporada. Una posible explicación para esto, es que muchos organismos habitantes de paisajes agrícolas, como son los Carabidae y los Staphylinidae, hibernan en áreas circundantes a los cultivos para luego invadirlos en primavera (Petersen 1999), reproducirse en su interior y abandonarlos en otoño (Dixon, 2000). De este modo, estos organismos colonizan los cultivos a comienzos de cada temporada estival, repitiéndose la secuencia sucesional año a año.

Dentro de los insectos encontrados en nuestro estudio, hallamos especies que constituyen potenciales plagas para los cultivos de alfalfa, es el caso de *Atrichonotus taeniatulus* (Curculionidae), *Blapstinus punctulatus* (Tenebrionidae), *Epicauta pilme* (Meloidae), *Graphognathus leucoloma* (Curculionidae), *Hylamorpha cilindrica* (Scarabaeidae), y *Sitona discoideus* (Curculionidae) (Klein y Waterhouse, 2000). Sin embargo, es interesante destacar que la gran mayoría de las especies capturadas (cerca del 95%) son saprófagas o depredadoras, grupos que también fueron los más abundantes en el trabajo de Zaviezo *et al.* (2004), lo que sugiere que este cultivo podría tener importancia

como fuente de insectos depredadores y favorecer el control de plagas del mismo cultivo o de cultivos adyacentes.

Efectos de la Fragmentación y Pérdida de Hábitat sobre la Abundancia y Riqueza de Coleópteros Epigeos

Período Inmediato

En el Período Inmediato (i.e., comparando el muestreo previo a la fragmentación con el muestreo siguiente), no se registró un incremento en la abundancia de coleópteros total, por familias o por grupos según atributos de historia de vida, en los paisajes fragmentados con respecto al control. En vez de ello, luego de la remoción de la alfalfa se mantuvieron las abundancias de coleópteros en todos los paisajes. Por lo tanto, en nuestro estudio no se observó un efecto de empaquetamiento de insectos luego de la fragmentación, es decir, los individuos que utilizaban el hábitat perdido durante el proceso de fragmentación no ingresaron hacia los fragmentos de alfalfa remanentes escapando de la perturbación. Esto concuerda con los hallazgos de Grez *et al.* (2004a), quienes no detectaron efectos inmediatos de la fragmentación de paisajes de alfalfa sobre la abundancia de cuatro especies de coccinélidos estudiados. Además, esto concuerda con Grez y Zaviezo (2002) quienes inmediatamente luego de la fragmentación de paisajes de alfalfa tampoco encontraron un efecto positivo sobre la abundancia de insectos, más aún, ellas encontraron un efecto negativo de la fragmentación sobre la abundancia total, por órdenes y por familias de insectos asociados a alfalfa. Estos resultados difieren de lo observado en otros estudios con pequeños mamíferos, aves e insectos en los que sí se ha observado un empaquetamiento en el corto plazo (e.g., Debinski y Holt, 2000; Collinge y Forman, 1998). El hecho de que luego de la fragmentación los coleópteros no incrementaran su abundancia en los fragmentos remanentes, pudo deberse a que los individuos que ocupaban el hábitat perturbado (i.e., matriz) hayan muerto o hayan emigrado fuera del paisaje (Grez *et al.*, 2004a). La alta mortalidad de insectos luego de actividades de labranza ha sido observada en otras ocasiones. Por ejemplo, Thorbek y Bilde

(2004) determinaron que la disminución de la densidad de artrópodos depredadores generalistas asociados a cultivos y praderas, luego de manejos agrícolas mecánicos, se debió hasta en un 60% a muerte directa de individuos producto de estas actividades.

En general, en este período la riqueza de especies total, por familias o por grupos según atributos de historia de vida, tampoco fue afectada por la fragmentación o pérdida de hábitat. Sólo la riqueza de coleópteros grandes incrementó en los paisajes con mayor fragmentación y pérdida. La ausencia de un incremento en la riqueza de especies inmediatamente luego de la fragmentación es una derivación lógica de la falta de un efecto de empaquetamiento (véase más arriba). El incremento de la riqueza de especies de coleópteros grandes en paisajes altamente fragmentados y con alta pérdida, en cambio, podría deberse a que los organismos de mayor tamaño en general poseen una mayor capacidad de desplazamiento (Davies *et al.*, 2000). Este atributo habría permitido que algunos individuos de diferentes especies abandonaran rápidamente el hábitat perturbado, escapado de la mortalidad directa producida por el arado, e ingresando a los paisajes de alfalfa remanentes, siendo el paisaje más fragmentado y con mayor pérdida de hábitat el que presenta la mayor probabilidad de ser colonizado al poseer una mayor superficie de borde a través del cuál los individuos habrían inmigrado a los fragmentos remanentes (Fahrig y Ploheimo, 1987; Bowman *et al.*, 2002). Esto habría ocurrido sólo en unos pocos individuos por cuanto no se observó un empaquetamiento de estas poblaciones en los paisajes más fragmentados, como se explicó anteriormente.

Período a Corto Plazo

En el Período a Corto Plazo, se detectaron la mayor parte de los efectos significativos del tipo de paisaje, sin embargo, existieron efectos antagónicos (e.g., Coccinellidae v/s Cryptophagidae, o Carabidae v/s Latrhiidae), por lo que no se detectaron diferencias entre paisajes en la abundancia total ni tampoco sobre la riqueza total por trampa (diversidad local o α) o por paisaje (diversidad regional o δ) de coleópteros epigeos, por lo que la fragmentación o pérdida de hábitat no tuvieron efectos en estos niveles de análisis.

La abundancia de Cryptophagidae, y la riqueza de especies de Latrhidiidae y del grupo de coleópteros pequeños presentaron la respuesta clásica propuesta por la teoría, esto es, un efecto negativo de la pérdida y de la fragmentación más pérdida de hábitat. Efectos negativos de la pérdida de hábitat sobre la riqueza y abundancia de especies han sido frecuentemente observados en estudios empíricos previos (e.g., Rukke, 2000 y Steffan-Dewenter, 2003), respectivamente.

Sin embargo, otras familias o grupos, mostraron una respuesta contraria. Por ejemplo, Carabidae y Coccinellidae incrementaron significativamente su abundancia y, en el caso de los carábidos su riqueza, en los paisajes con mayor fragmentación y pérdida de hábitat. Estos resultados concuerdan con los de Grez, *et al.* (2004b) quienes encontraron efectos positivos de la fragmentación *per se*, en el corto plazo, sobre la abundancia de dos de las cuatro especies de coccinélidos estudiados. El incremento en la abundancia o riqueza de estos insectos en paisajes más fragmentados se debería a que éstos poseen una mayor probabilidad de ser colonizados debido a la mayor cantidad de borde en relación a uno no fragmentado (Fahrig y Poloheimo, 1987; Bowman *et al.*, 2002). Esto es particularmente relevante si la fragmentación ocurre en el momento en que la colonización es el mecanismo demográfico más importante. Este habría sido el caso en este estudio, por cuanto la fragmentación ocurrió a principios de la temporada de crecimiento de la alfalfa, época en que muchos insectos se encuentran en pleno proceso de colonización luego de haber hibernado fuera del cultivo, como ocurre con carábidos (Petersen, 1999) y coccinélidos (Dixon, 2000). De lo anterior se desprende que sería interesante investigar el efecto del momento en que ocurre la fragmentación, dado la importancia de los mecanismos demográficos y su relación con la época del año.

Incrementos a corto plazo de la riqueza de especies de coleópteros en paisajes más fragmentados también han sido observados en estudios previos (e.g., Reyes, 2003; Grez *et al.*, 2004a; Collinge y Forman, 1998), lo que se debería a que al fragmentar un paisaje, los parches generados pasarían a constituir hábitats independientes, a diferencia de un paisaje de igual superficie que no es fragmentado, por lo tanto, existiría una mayor probabilidad de que ocurran eventos independientes de colonización en cada fragmento, como ha sido demostrado en mariposas que habitan pastizales fragmentados en Alemania (Tscharrntke *et al.*, 2002).

Respecto a los grupos según atributos de historia de vida, los coleópteros grandes, medianos y depredadores también presentaron efectos positivos en su abundancia y riqueza de especies. Estos grupos están representados principalmente por carábidos y coccinélidos, de manera que este efecto simplemente podría ser reflejo del efecto descrito anteriormente, para estas familias, más que un efecto sobre el grupo funcional.

Período a Largo Plazo

En el Período a Largo Plazo no hubo efectos significativos sobre la abundancia ni sobre la riqueza total, por familias o por grupos según atributos de historia de vida de coleópteros epigeos, salvo los coleópteros saprófitos, los que incrementaron su riqueza de especies en los paisajes con mayor pérdida de hábitat.

Cabe señalar dos aspectos importantes, el primero es que muchos coleópteros alcanzan el estado adulto en un mes (e.g., coccinélidos (Etchégaray, 1982), tenebriónidos (Mahroof, 2005) y escarabajos (MAAREC, 2000)) y el segundo es que la emergencia de los nuevos adultos ocurre generalmente durante la temporada estival, por lo tanto, muchos de los organismos capturados durante este período corresponderían a individuos originados en procesos de reproducción ocurridos al interior de los paisajes experimentales. Por lo tanto, en este período los procesos que cobrarían mayor relevancia serían la reproducción, la sobrevivencia y la emigración, a diferencia del período a corto plazo, caracterizado por la inmigración (colonización) de organismos. De este modo, los efectos positivos de la fragmentación y fragmentación más pérdida de hábitat observados en el Período a Corto Plazo pudieron verse revertidos por una disminución en la sobrevivencia y reproducción debida a un eventual aumento de la competencia y una disminución de los recursos necesarios para mantener poblaciones viables. Por otro lado, los paisajes más fragmentados, al poseer una mayor superficie de borde, facilitarían el proceso de emigración que generalmente ocurre al final de este período cuando los insectos abandonan el cultivo para ir a hibernar (Grez y Prado, 2000), disminuyendo la riqueza y abundancia de coleópteros epigeos en estos paisajes.

En una revisión de estudios experimentales de fragmentación, Debinski y Holt (2000) muestran que muchos de los efectos positivos de la fragmentación sobre la abundancia de organismos son pasajeros, por cuanto se revierten en los años siguientes; además destacan que los tres estudios que ellos definen como largo plazo (i.e. = 14 años), revelaron fuertes patrones que hubieran sido ignorados en investigaciones a corto plazo. Por ello, es necesario incrementar la duración de los experimentos para ver el curso que toman las poblaciones y el rol de diferentes mecanismos demográficos según la temporalidad del proceso.

Período Global

Al analizar los efectos acumulados en los Períodos Inmediato, a Corto y Largo Plazo, (i.e., Período Global), no se detectaron efectos del tipo de paisaje sobre la abundancia o riqueza de especies, familias o grupos de coleópteros según atributos de historia de vida. Esto concuerda en parte con los resultados de Reyes (2003) y Grez *et al.*, (2004b) quienes al analizar los patrones de abundancia y riqueza de especies en todo el período postfragmentación, no detectaron efectos significativos de la fragmentación sobre la abundancia total de coleópteros epigeos asociados a paisajes de alfalfa, aunque sí un efecto positivo de la fragmentación sobre la diversidad α y δ .

Si bien hubo familias y grupos de coleópteros según atributos de historia de vida que respondieron a la fragmentación o pérdida de hábitat durante algunos de los períodos en que se dividió el experimento, estos efectos no se vieron reflejados en el análisis global, probablemente debido al efecto de dilución generado por aquellas especies, familias o grupos de coleópteros dominantes que nunca fueron afectados por los procesos de fragmentación o pérdida de hábitat, como Staphylinidae, la familia más abundante con un 26% del total de capturas. Por otra parte, los efectos nulos en el análisis global pudieron deberse a que las diferencias en la abundancia o riqueza entre paisajes dentro de cada fecha nunca fueron de gran magnitud y a que familias que sí fueron afectadas en un período no lo fueron en otro.

En suma, nuestros resultados sugieren que la fragmentación, la pérdida de hábitat y ambos procesos en conjunto, no tuvieron efectos sobre la abundancia total ni sobre la riqueza total de coleópteros. A nivel de familias y grupos funcionales, la pérdida de hábitat en general, no tuvo efectos, pero cuando los hubo (e.g., abundancia de Cryptophagidae, riqueza de pequeños), éstos fueron negativos y positivos. La fragmentación en cambio, tuvo efectos positivos (e.g., abundancia de Carabidae, depredadores, grandes) y neutros sobre la abundancia o riqueza, y cuando ambos procesos actuaron en conjunto, hubo efectos positivos (e.g. abundancia de Carabidae, riqueza de depredadores), negativos (e.g. abundancia de Cryptophagidae, riqueza de pequeños) y neutros. Estos efectos estuvieron acotados al corto plazo, período caracterizado por la inmigración de coleópteros al cultivo de alfalfa. De este modo, a la escala espacio-temporal de este estudio, cuando la inmigración disminuye, otros procesos como la reproducción y sobrevivencia tendrían un mayor efecto sobre la riqueza y abundancia de coleópteros. Estudios a mayor escala espacio-temporal y con mayor énfasis en los mecanismos demográficos que subyacen a las dinámicas poblacionales serían de gran valor para comprender mejor la respuesta de los insectos frente a los cambios en la estructura espacial de los paisajes agrícolas.

CONCLUSIONES

- La fauna de coleópteros asociados a alfalfa es muy dinámica dentro de la temporada de crecimiento, aunque su composición es bastante predecible;
- Inmediatamente luego de la fragmentación, ni la abundancia ni la riqueza de especies de coleópteros incrementó en los paisajes fragmentados por lo que se descarta un efecto de empaquetamiento;
- La abundancia y la riqueza de especies de la mayoría de las familias o grupos funcionales de coleópteros no fueron afectadas por la pérdida o fragmentación de la alfalfa;
- Los efectos positivos de la fragmentación se manifestaron más intensamente a altos niveles de pérdida de hábitat (i.e. 16-84%); y
- La mayor parte de los efectos de la fragmentación y pérdida de hábitat ocurrieron en el corto plazo, cuando la inmigración a los cultivos habría sido el proceso demográfico más importante. A más largo plazo estos efectos desaparecieron posiblemente debido a que la emigración, sobrevivencia y reproducción adquieren mayor relevancia.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. **ANDRÉN, H.** 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportion of suitable habitat: A review. *Oikos* 71:355-366.
2. **ARTIGAS, J.N.** 1994. Entomología Económica. Insectos de interés agrícola, forestal, médico y veterinario (nativos, introducidos y susceptibles de ser introducidos). Ed. Universidad de Concepción. Vol. II. 943 p.
3. **BEST, L.; BERGIN, T.; FREEMARK, K.** 2001. Influence of landscape composition on bird use of rowcrop fields. *J. Wild. Manage.* 65:442-449.
4. **BOER, D.** 1990. Density limits and survival of local populations of 64 carabid species with different power of dispersal. *J. Evol. Biol.* 3:19-48.
5. **BOWMAN, J.; CAPPUCINO, N.; FAHRIG, L.** 2002. Patch size and population density: the effect of immigration behavior. *Conserv. Ecol.* 6:9.
6. **BRASCHLER, B.; LAMPEL, G.; BAUR, B.** 2003. Experimental small-scale grassland fragmentation alters aphid population dynamics. *Oikos* 100:581-591.
7. **BUSTAMANTE, R.; GREZ, A.A.** 1995. Consecuencias ecológicas de la fragmentación de los bosques nativos. *Amb. y Des.* 11:58-63.
8. **CID, G.** 2003. Efectos de la pérdida de hábitat y aislamiento diferencial de la vegetación sobre la abundancia, riqueza y dispersión de coleópteros epigeos asociados a parches de alfalfa fragmentados. Memoria de Título Médico Veterinario. Santiago, Chile. U.Chile. Fac. de Cs. Veterinarias y Pecuarias. 65 p.
9. **COLLINGE, S.; FORMAN, R.** 1998. A conceptual model of land conversion process: predictions and evidence from a microlandscape experiment with grassland insects. *Oikos* 82:66-84.

10. **COOK, W.; LANE, K.; FOSTER, B.; HOLT, R.** 2002. Island theory, matrix effects and species richness patterns in habitat fragments. *Ecol. Letters* 5:619-623.
11. **DAVIES, K.; MARGULES, C.** 1998. Effects of fragmentation on carabid beetles: experimental evidence. *J. Animal Ecol.* 67:460-471.
12. **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.
13. **DAVIES, K.F., MELBOURNE, B.A.; MARGULES, C.R.** 2001. Effects of within - and between - patch processes on community dynamics in a fragmentation experiment. *Ecology* 82:1830–1846.
14. **DEBINSKI, D.; HOLT, R.** 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conserv. Biol.* 14:342-355.
15. **DENT, D.; WALTON, M.P.** 1997. *Methods in ecological and agricultural entomology.* CAB International, Wallingford, United Kingdom. 387 p.
16. **DIAMOND, J.** 1986. Overview: laboratory experiments, field experiments, and natural experiments. **In:** Diamond., J.; CASE, T. (Eds.). *Community ecology.* Harper & Row Publications, New York, USA. pp 3-22.
17. **DIDHAM, R.K.** 1997. An a overview of invertebrate responses to forest fragmentation. **In:** WATT A.D.; STORK, N.E.; HUNTER, M.D. (Eds.). *Forest and Insects.* Chapman & Hall, London. Pp. 303-320.
18. **DIXON, A.F.** 2000. *Insect predator-prey dynamics: ladybird beetles and biological control.* Cambridge University Press, Cambridge.
19. **DRISCOLL, D.A.; WEIR, T.** 2005. Beetle responses to habitat fragmentation depend on ecological traits, habitat condition, and remnant size. *Conserv. Biol.* 19.

20. **ELGUETA, M.** 1995. Coleoptera. **In:** SIMONETTI, J.; KALIN, M.T.; SPOTORNO, A.E.; LOZADA, E. (Eds). Diversidad biológica de Chile. CONICYT. pp. 246-252.
21. **ETCHÉGARAY, J.** 1982. Variación temporal de los estados de desarrollo de *Eriopis connexa* (Germar) (Coccinellidae) en Chile central. *Ambientes Terrestres* 6:3-8.
22. **FAHRIG, L.** 1996. Fragmentation and corridors: the misuse of theory in conservation biology. *Suppl. Bull. Ecol. Soc. Am.* 77:134.
23. **FAHRIG, L.** 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on species extinction. *J. Wild. Manage.* 61:603-610.
24. **FARHIG, L.** 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 34:487-515.
25. **FARHIG, L; GREZ, A.A.** 1996. Population structure, habitat fragmentation and biodiversity. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 69:5-13.
26. **FARHIG, L.; JONSEN, I.** 1998. Effects of habitat patch characteristics on abundance and diversity of insects in an agricultural landscape. *Ecosystems* 1:197-205.
27. **FAHRIG, L.; PALOHEIMO, J.E.** 1987. Interpatch dispersal of the cabbage butterfly. *Can. J. Zool.* 65:616-622.
28. **GERDING, M.; DEVOTTO, L.** 2000. Plagas de la alfalfa. **In:** SOTO, P. (Eds). Alfalfa en la Zona Centro Sur de Chile. Colección Libros INIA N°4, Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Chillán, Chile. pp. 107-133.
29. **GIBBS J.P.** 2001. Demography versus habitat fragmentation as determinants of genetic variation in wild populations. *Biol. Conserv.* 100:15-20.

30. **GOLDEN, D.; CRIST, T.** 2000. Experimental effects of habitat fragmentation on rove beetles and ants: patch area or edge? *Oikos* 90:525-538.
31. **GONZÁLEZ, R.H.** 1989. Insectos de importancia agrícola y cuarentenaria en Chile. Ed. Ograma. Santiago, Chile. 310 p.
32. **GREZ, A.A.** 1997. Effects of habitat subdivision on the population dynamics of herbivorous and predatory insects. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 70:481-490.
33. **GREZ, A.A.** 2005. El valor de los fragmentos pequeños de bosque Maulino en la conservación de la fauna de coleópteros epigeos. **In:** SMITH-RAMIREZ, C.; ARMESTO, J.; VALDOVINOS, C. (Eds). Biodiversidad y Ecología de los bosques de la Cordillera de la Costa de Chile. Editorial Universitaria. Santiago, Chile.
34. **GREZ, A.A.; MORENO, P.; ELGUETA M.** 2003. Coleópteros (Insecta: Coleoptera) epigeos asociados al bosque maulino y plantaciones de pino aledañas. *Rev. Chil. Entomol.* 29:9-18.
35. **GREZ, A.; PRADO, E.** 2000. Effect of plant patch shape and surrounding vegetation on the dynamics of predatory coccinellids and their prey *Brevicoryne brassicae* (Hemiptera: Aphidae). *Environ. Entomol.* 29:1244-1250.
36. **GREZ, A.; ZAVIEZO, T.** 2002. Efectos inmediatos de la fragmentación del hábitat sobre la abundancia de insectos en alfalfa. *Cien. Inv. Agr.* 29(1):29-34.
37. **GREZ, A.; ZAVIEZO, T.; REYES, S.** 2004a. Short-term effects of habitat fragmentation on the abundance and species richness of beetles in experimental alfalfa micro-landscapes. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 77:547-558.
38. **GREZ, A.; ZAVIEZO, T.; TISCHENDORF, L.; FAHRIG, L.** 2004b. A transient, positive effect of habitat fragmentation on insect population densities. *Oecologia* 141:444-451.

39. **HANSKI, I.A.; GILPIN, M.E.** 1997. Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution. Academic Press. San Diego, California. pp. 27-42.
40. **HOSSAIN, Z.; GURR, G.M.; WRATTEN, S.P.** 2000. Effects of harvest on survival and dispersal of insect predators in hay Lucerne. Biol. Agric. Hort. 17:339-348.
41. **HOSSAIN, Z.; GURR, G.; WRATTEN, S.; RAMAN, A.** 2002. Habitat manipulation in lucerne *Medicago sativa*: arthropod population dynamics in harvested and “refuge” crop strips. J. Appl. Ecol. 39:445-454.
42. **KAREIVA, P.** 1987. Habitat fragmentation and the stability of predator-prey interactions. Nature 326:388-390.
43. **KELLER I.; EXCOFFIER, L.; LARGIADÈR, C.R.** 2004. Estimation of effective population size and detection of a recent population decline coinciding with habitat fragmentation in a ground beetle. J. Evol. Biol.
44. **KINNUNEN, H.; TIAINEN, J.; TUKIA, H.** 2001. Farmland carabid beetle communities at multiple levels of spatial scales. Ecography 24:189-197.
45. **KLEIN, B.C.** 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. Ecology 70:1715-1725.
46. **KLEIN, C.K.; WATERHOUSE D.F.** 2000. Distribution and importance of arthropods associated with agriculture and forestry in Chile. Australian Centre for Agricultural Research. Canberra, Australia. 231 p.
47. **KOMONEN, A.; PENTILAE, R.; LINDGREEN, M.; HANSKI, I.** 2000. Forest fragmentation truncates a food chain based on an old-growth forest bracket fungus. Oikos 90:119-126.
48. **KRUESS, A.; TSCHARNTKE, T.** 1994. Habitat fragmentation, species loss, and biological control. Science 264:1581-1584.

49. **KRUESS, A.; TSCHARNTKE, T.** 1999. Habitat fragmentation and biological control. **In:** HAWKINS, B.A.; CORNELL, H.V. (Eds.). Theoretical approaches to biological control. Cambridge University Press. pp. 190-205.
50. **LAWRENCE, J. F.; BRITTON, E. B.** 1991. Coleoptera. **In:** CSIRO (Eds). The Insects of Australia. 2nd edition. Melbourne University Press. pp. 543-683.
51. **LEVINS, R.** 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. Bull. Entomol. Soc. Am. 15:237-240.
52. **MAAREC (MID-ATLANTIC APICULTURAL RESEARCH & EXTENSION CONSORTIUM).** 2000. Small Hive Beetle. 4 p.
53. **MACARTHUR, R.H.; WILSON, E.O.** 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton. New Jersey, USA. 192 p.
54. **MAGAGULA, C.N.** 2003. Changes in carabid beetle diversity within a fragmented agricultural landscape. Afr. J. Ecol. 41:23-30.
55. **MAHROOF, R.; SUBRAMANYAM, B.; FLINN, P.** 2005. Reproductive performance of *Tribolium castaneum* (Coleoptera: Tenebrionidae) exposed to the minimum heat treatment temperature as pupae and adults. J. Econ. Entomol. 98(2):626-633.
56. **MARGULES, C.R.** 1996. Experimental fragmentation. Species survival in fragmented landscapes. Kluwer Academic. Dordrecht, Netherlands. pp 93-110.
57. **MCGARIGAL, K.; CUSHMAN, S.A.** 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. Ecol. Appl. 12:335-345.

58. **MORENO, P.** 2001. Efecto de la fragmentación del bosque Maulino sobre la composición, abundancia y distribución del tamaño corporal de coleópteros epigeos. Memoria de Título Médico Veterinario. Santiago, Chile. U.Chile. Fac. de Cs. Veterinarias y Pecuarias. 71 p.
59. **MURCIA, C.** 1995. Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10:58-62.
60. **ODEPA,** 2003. Estadísticas macrosectoriales y productivas: Estructura del uso del suelo en la agricultura regiones III a X período 1989/90, 1991/92, 1997/98. <http://odepa.gob.cl/>. [consulta: 10-03-2005].
61. **PEREZ, A.** 2005. Efecto de la fragmentación y aislamiento de alfalfa sobre la abundancia y distribución de coccinélidos y sus presas: los áfidos. Memoria de Título Médico Veterinario. Santiago, Chile. U.Chile. Fac. de Cs. Veterinarias y Pecuarias. 68 p.
62. **PETERSEN, M.K.** 1999. The timing of spring dispersal of the predatory beetles *Bembidion lampros* and *Tachyporus hypnorum* from hibernating sites into arable fields. *Entomol. Exp. App.* 90:221-224.
63. **PRADO E.C.** 1991. Artrópodos y sus enemigos naturales asociados a plantas cultivadas en Chile. INIA. Boletín Técnico N° 169. Estación experimental La Platina. Santiago, Chile. 207 p.
64. **RAU, G.; GANTZ, A.** 2001. Fragmentación del bosque nativo del Sur de Chile: Efectos del área y la forma sobre la biodiversidad de aves. *Bol. Soc. Biol. Concepción (Chile)* 72:103-113.
65. **REYES, S.** 2003. Efecto de la fragmentación y aislamiento diferencial de la vegetación sobre la abundancia, riqueza y diversidad de coleópteros epigeos asociados a alfalfa (*Medicago Sativa* L.). Memoria de Título Médico Veterinario. Santiago, Chile. U.Chile. Fac. de Cs. Veterinarias y Pecuarias. 60 p.
66. **RUKKE, B.** 2000. Effects of habitat fragmentation: increased isolation and reduced habitat size reduces the incidence of dead wood fungi beetles in a fragmented forest landscape. *Ecography* 23:492-502.

67. **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.
68. **STEFFAN-DEWENTER, I.; MÜNZENBERG, U.; BÜRGER, C.; THIES, C.; TSCHARNTKE, T.** 2002. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* 83:1421–1432.
69. **STEFFAN-DEWENTER, I; TSCHARNTKE, T.** 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* 121:432-440.
70. **STEFFAN-DEWENTER, I; TSCHARNTKE, T.** 2000. Butterfly community structure in fragmented habitats. *Ecol. Letters* 3:449-456.
71. **THORBEK, P.; BILDE, T.** 2004. Reduced numbers of generalist arthropod predator after crop management. *J. Appl. Ecol.* 41:526-538.
72. **TSCHARNTKE, T.; STEFFAN-DEWENTER, I.; KRUESS, A.; THIES, C.** 2002. Contribution of small habitat fragmentation to conservation of insects communities on grassland-cropland landscapes. *Ecol. Appl.* 12:354-363.
73. **VIRGOS, E.** 2001. Role of isolation and habitat quality in shaping species abundance: a test with badgers (*Meles meles* L.) in a gradient of forest fragmentation. *J. Biogeography* 28:381–389.
74. **WILCOVE, D.; MCLELLAN, C.; DOBSON, A.** 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. **In:** Conservation biology: the science of scarcity and diversity. SOULÉ, M.; SINAUER (Eds). Sunderland, Massachusetts. pp: 237-256.
75. **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. *Ecol. Appl.* 12:52-65.
76. **ZAVIEZO, T.; GREZ, A.; DONOSO, D.** 2004. Dinámica temporal de coleópteros asociados a alfalfa. *Cien. Inv. Agr.* 31:29-38.

77. **ZSHOKKE, S.; DOLT, C.; RUSTERHOLZ, H.P.; OGGIER, P.; BRASCHLER, B.; THOMMEN, G.H.; LÜDIN, E.; ERHARDT, A.; BAUR, B.** 2000. Short-term responses of plants and invertebrates to experimental small-scale grassland fragmentation. *Oecologia* 125:559–572.