



UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS
ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS

MIGRACIÓN DE INSECTOS DEPRADADORES AFIDÓFAGOS ADULTOS EN FUNCIÓN DEL HÁBITAT QUE RODEA A CULTIVOS COMERCIALES DE ALFALFA

CONSTANZA TORRES SANHUEZA

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

PROFESORA GUÍA: AUDREY A. GREZ

**SANTIAGO, CHILE
PROYECTO FONDECYT 1070412
2009**



UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS
ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS

MIGRACIÓN DE INSECTOS DEPREDADORES AFIDÓFAGOS ADULTOS EN FUNCIÓN DEL HÁBITAT QUE RODEA A CULTIVOS COMERCIALES DE ALFALFA

CONSTANZA TORRES SANHUEZA

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

NOTA FINAL:

	NOTA	FIRMA
PROFESORA GUÍA : AUDREY A. GREZ
PROFESOR CONSEJERO : JORGE PÉREZ QUEZADA
PROFESOR CONSEJERO : PEDRO CATTAN AYALA

SANTIAGO, CHILE
2009

Agradecimientos

Con mucho cariño quiero agradecer a todos los que me apoyaron durante este largo proceso... fueron una parte fundamental para que lo pudiera lograr.

A mi familia por apoyarme incondicionalmente en todo proyecto que me proponga, sobretodo en esta etapa.

A Filín por estar siempre a mi lado, por su cariño y fuerza.

A mis amigos, que me aconsejaron y acompañaron, dándome la perspectiva que necesitaba.

A Elizabeth Gazzano y Marcelo Ramírez por su ayuda desde la puesta en marcha del estudio, fueron los mejores compañeros.

A todo el equipo de la PUC por su buena disposición, simpatía y ayuda en terreno, en especial a Alda Romero y Tania Zaviezo.

A mis amigas del laboratorio por la alegría y cariño que me entregaron.

A los profesores consejeros Pedro Cattán y Jorge Pérez por sus sugerencias y buena disposición para corregir esta memoria.

Y especialmente a mi profesora guía Audrey Grez por su comprensión, apoyo y orientación. Por mostrarme lo gratificante que es trabajar en esta área y por la espontaneidad y entusiasmo que dedica a su vida profesional.

Esta memoria fue financiada por el proyecto FONDECYT 1070412.

Índice

INTRODUCCIÓN	1
REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	3
HIPÓTESIS	8
OBJETIVO GENERAL	8
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	8
MATERIALES Y MÉTODOS	9
ÁREA DE ESTUDIO	9
MUESTREO DE COCCINÉLIDOS	10
MUESTREO DE CARÁBIDOS	11
ANÁLISIS ESTADÍSTICO	13
RESULTADOS	14
1. COCCINÉLIDOS	14
<i>a) Inmigración de coccinélidos</i>	14
<i>b) Emigración de coccinélidos</i>	22
2. CARÁBIDOS	26
<i>a) Inmigración de carábidos</i>	26
<i>b) Emigración de carábidos</i>	31
DISCUSIÓN	33
CONCLUSIONES	38
BIBLIOGRAFÍA	39

RESUMEN

La migración de enemigos naturales hacia y desde los cultivos influye sobre la dinámica y regulación de insectos herbívoros, pero ello puede depender del hábitat de borde que rodea a los cultivos. Bordes más permanentes y diversos que ofrezcan recursos a los enemigos naturales como presas alternativas o puedan pasar el invierno deberían acelerar el flujo de éstos hacia los cultivos y controlar las poblaciones de insectos herbívoros establecidos en los cultivos. En este trabajo evaluamos la secuencia temporal, la abundancia y riqueza de especies de coccinélidos y carábidos inmigrando y emigrando de cultivos de alfalfa rodeados por cinco tipos de borde: eucaliptus, falsa acacia con zarzamora y/o álamos (A-Z-A), viñas, maíz y cultivos bajos de zapallo o papa. Para capturar a los coccinélidos se instalaron tres trampas pegajosas bidireccionales de 3 m de altura, con 1,32 m² de superficie de colecta por lado, en cada uno de los bordes entre septiembre 2007 y mayo 2008. Para capturar a los carábidos se enterraron a ras de suelo en cada uno de los bordes 5 trampas bidireccionales de 60 cm de largo por 20 cm de ancho y 5 cm de alto entre noviembre 2007 y mayo 2008. Se colectaron 90.396 coccinélidos de 13 especies. Ni la abundancia total ni la riqueza de especies de coccinélidos inmigrando o emigrando a los alfalfaes fueron afectadas significativamente por el tipo de borde. Sin embargo al emigrar, *Adalia deficiens* fue significativamente más abundante en los alfalfaes rodeados por eucaliptus que en los rodeados por cultivos bajos, *Cycloneda sanguinea* en alfalfaes rodeados por A-Z-A y *Psyllobora picta* en aquellos rodeados por eucaliptus y A-Z-A. La abundancia de las especies de coccinélidos varió en el tiempo; algunas presentaron un pico de abundancia en primavera (*A. deficiens* y *Eriopis connexa*), otras en verano (*Hyperaspis sphaeridioides*) o en otoño (*C. sanguinea*), mientras que *Adalia bipunctata*, *Hippodamia convergens* e *Hippodamia variegata* mostraron dos picos, uno en primavera y otro en otoño, tanto al inmigrar como al emigrar. Se colectaron 461 carábidos pertenecientes a 7 especies y 1 género, cuyas mayores abundancias se observaron en primavera y/o verano, disminuyendo significativamente en otoño. El tipo de borde no tuvo efecto significativo sobre la abundancia total de carábidos, la abundancia por especie, ni la riqueza de especies tanto inmigrando como emigrando de los alfalfaes. Estos resultados sugieren que algunos tipos de borde favorecerían la dispersión de algunas especies de coccinélidos, aspecto que debe ser considerado en el manejo de paisajes agrícolas para el control de plagas.

Palabras clave: agro-ecosistema, hábitat de borde, alfalfa, migración, Coccinellidae, Carabidae.

ABSTRACT

Field edges and adjacent vegetation can influence the migration of natural enemies to crops. More permanent and diverse edges, where natural enemies can find resources such as alternative prey or overwintering sites, should increase the early arrival of these enemies to crops. In this work we evaluated the abundance, species richness and the temporal sequence of coccinellids and carabid beetles associated with alfalfa crops (*Medicago sativa*) with edges varying in composition and permanence: eucalyptus, a mix of false acacia, blackberries and poplar (F-B-P), vineyards, corn, and annual vegetables. In order to collect coccinellids three sticky traps (1.32 m²) located 1 to 3 m above ground at alfalfa borders, were sampled from September 2007 to May 2008. To capture carabid beetles five pitfall traps were buried at alfalfa borders and beetles were collected from November 2007 to May 2008. We collected 90.396 coccinellids from 13 species. Neither the total abundance nor the species richness of coccinellids, either immigrating or emigrating to the alfalfa fields, were significantly affected by the adjacent vegetation. Nonetheless, at the species level, emigrating *Adalia deficiens* was more abundant in alfalfa adjacent to eucalyptus, emigrating *Cycloneda sanguinea* was more abundant in alfalfa adjacent to F-B-P and emigrating *Psyllobora picta* was more abundant in alfalfa adjacent to eucalyptus and F-B-P. Coccinellid species differed in their temporal sequence, some species had one abundance peak in spring (*A. deficiens* and *E. connexa*), in summer (*H. sphaeridioides*) or in autumn (*C. sanguinea*), while other species showed two peaks (*A. bipunctata*, *H. convergens* and *H. variegata*) when they immigrated as well as when they emigrated from the alfalfa fields. We collected 461 carabid beetles from 7 species, which showed a greater abundance in spring and/or summer, rather than in autumn. The adjacent vegetation did not have a significant effect on carabid beetles' total abundance, species richness or species abundance. These results show that crop edges may affect the arrival of some coccinellid species, which should be considered in the design of agricultural landscapes to improve pest biocontrol.

Keywords: agroecosystems, field edges, alfalfa, migration, Coccinellidae, Carabidae.

INTRODUCCIÓN

Los cultivos agrícolas son afectados por diversas plagas que disminuyen el rendimiento de las cosechas y representan grandes pérdidas económicas para los productores agrícolas. Con el fin de controlar la proliferación de estos organismos y el daño que producen, a mediados del siglo XX comenzó el uso masivo de pesticidas, lo que en un principio contribuyó al aumento de la productividad de la agricultura y a la erradicación de algunas enfermedades, sin embargo posteriormente se hicieron evidentes sus efectos nocivos sobre la salud humana y el medio ambiente (Gutiérrez *et al.*, 1999). Por ello, tomó mayor relevancia el control biológico de plagas, que corresponde al uso de enemigos naturales, depredadores o parasitoides, para suprimir poblaciones de organismos dañinos. En ecosistemas agrícolas, los enemigos naturales usualmente no encuentran hábitat adecuados para su establecimiento, alimentación y reproducción debido a los altos niveles de perturbación. Sin embargo, el control biológico de conservación, una estrategia complementaria al control biológico clásico (i.e., introducción de enemigos naturales a los cultivos) es una estrategia que en el presente está siendo implementada con mayor frecuencia. Este implica la manipulación del ambiente para mejorar la sobrevivencia, fecundidad, longevidad y comportamiento de los enemigos naturales y así aumentar su efectividad (Landis *et al.*, 2000).

Una de estas manipulaciones es el manejo de los hábitat que rodean a los cultivos, o hábitat de borde. Los bordes pueden ser muy importantes en modular las interacciones depredador-presa y por lo tanto, el control de las poblaciones plaga al interior de los cultivos. Ellos, por un lado, pueden proveer refugios a los enemigos naturales y, por otro, determinar su dispersión hacia o desde los cultivos (Olson y Wäckers, 2007). Esto es importante porque el movimiento de individuos en el paisaje es uno de los mecanismos que favorece la persistencia de las poblaciones (Haynes y Cronin, 2006), factor esencial para el éxito del control biológico.

En Chile, los cultivos de alfalfa (*Medicago sativa* L.) corresponden a uno de los principales componentes de las praderas mejoradas (Soto, 2000). En ellos existe una gran diversidad de insectos incluyendo especies de herbívoros como los áfidos, los que pueden causar la detención del crecimiento de las plantas de alfalfa al extraer savia o transmitir enfermedades virales, deprimiendo la productividad y generando pérdidas económicas (Gerding y Devotto,

2000). Sin embargo, estas pérdidas se ven disminuidas por la presencia de una abundante fauna de depredadores de áfidos o insectos afidófagos (Zaviezo *et al.*, 2004). Entre ellos destacan por su abundancia y diversidad los coccinélidos (Coleoptera: Coccinellidae) y carábidos (Coleoptera: Carabidae). Entre los coccinélidos existen cerca de diez especies, nativas e introducidas, que se desarrollan en diferentes etapas de la estación de crecimiento de la alfalfa, siendo las más abundantes *Eriopis connexa* (Germar), *Adalia bipunctata* (Linnaeus) e *Hippodamia variegata* (Goeze). Los carábidos también se encuentran presentes en toda la estación de crecimiento de la alfalfa, siendo los géneros más abundantes *Incagonum* y *Trirammatus* (Zaviezo *et al.*, 2004).

Debido a la importancia de estos depredadores en el control de poblaciones de áfidos y basados en los antecedentes sobre la influencia de los hábitat de borde sobre la abundancia y riqueza de enemigos naturales, en esta memoria de título se evaluó la influencia de distintos hábitat de borde sobre la migración de coleópteros depredadores de áfidos desde y hacia cultivos de alfalfa comerciales en la comuna de Pirque.

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

El control biológico es una estrategia desarrollada para proteger a los cultivos agrícolas de pestes de insectos, agentes patógenos y malezas a través de sus enemigos naturales, disminuyendo el uso de pesticidas y los inconvenientes asociados a él, como la aparición de individuos resistentes, la eliminación de organismos benéficos y los efectos colaterales sobre la salud humana y el medio ambiente (Weeden *et al.*, 1999). Existen tres tipos de control biológico: clásico, aumentativo y de conservación. En el control biológico clásico los enemigos naturales son deliberadamente importados de una región a otra con el propósito de suprimir una plaga de origen exótico. En el control biológico aumentativo, la eficacia de los enemigos naturales existentes es realizada por liberaciones periódicas de individuos criados en laboratorio (Ceballos, s.f.). El control biológico de conservación tiene como fin mejorar el desempeño de los enemigos naturales, por lo que es considerado una pieza clave en todos los planes de control biológico de plagas (Gurr y Wratten, 1999). Consiste en el manejo de los cultivos y de la vegetación que los rodea para mitigar las condiciones negativas o mejorar las condiciones positivas para los enemigos naturales, favoreciendo su establecimiento, persistencia y eficiencia contra las plagas de herbívoros (Landis *et al.* 2000; Collins *et al.*, 2002). Esto es posible a través de la manipulación del hábitat (una forma de control biológico de conservación) que aumenta la disponibilidad de recursos al proveer presas u hospederos alternativos, recursos alimentarios alternativos como polen y néctar, refugios y sitios donde pasar el invierno (Hossain *et al.*, 2002). Estas prácticas son necesarias porque frecuentemente los agro-ecosistemas son ambientes inhóspitos para los insectos benéficos debido a las intensas perturbaciones a las que están sometidos (Letourneau, 1998).

En diversos estudios se ha evaluado el rol de estructuras ecológicas que pueden albergar enemigos naturales dándoles sitios donde pasar el invierno (Thomas *et al.*, 1991; Collins *et al.*, 2002; Burgio *et al.*, 2006), incrementando la abundancia e incluso la diversidad de enemigos naturales de un agro-ecosistema (Macleod *et al.*, 2004). Tradicionalmente estas estructuras han sido instaladas al interior de los campos de cultivo y se han denominado *beetle banks* o bancos de coleópteros (Sotherton, 1995). No obstante, estas funciones también pueden cumplirlas los hábitat de borde, que al proveer un ambiente diferente y mejores recursos que los cultivos,

pueden entregar diversos servicios ecosistémicos y así contribuir al control biológico de conservación (Landis *et al.*, 2000; Collins *et al.*, 2002; Burgio *et al.*, 2006). Los hábitat de borde pueden estar compuestos por áreas no cultivadas como bosques, setos vivos, terrenos en barbecho y praderas que constituyen ambientes temporalmente más estables y heterogéneos que los cultivos anuales (Tscharntke *et al.*, 2007). Sin embargo, la intensificación de la agricultura ha significado la pérdida de estos tipos de hábitat (Lindborg *et al.*, 2008). En algunas ocasiones otros cultivos vecinos también pueden ser una fuente de enemigos naturales (Grez y Prado, 2000), dependiendo de su composición, estructura y permanencia. Asimismo, dependiendo de los recursos que contengan los hábitat de borde, pueden constituir un tipo de hábitat único, favoreciendo la interacción de especies que de otro modo no interactuarían (Fagan *et al.*, 1999; Ries *et al.*, 2004). Un mecanismo que puede explicar este fenómeno es que los bordes pueden modular los patrones de dispersión de un organismo, ya que este proceso está determinado por la interacción entre la conducta de movimiento de un individuo y la estructura del paisaje (Elliott *et al.*, 1998; Goodwin y Fahrig, 2002; Strayer *et al.*, 2003; Haynes y Cronin, 2003). Así, los hábitat de borde contribuyen a la dispersión cíclica de individuos desde la vegetación de borde y viceversa, cambiando la frecuencia de encuentro con otras especies y la intensidad de las posibles interacciones, teniendo un impacto sobre la dinámica de comunidades (Fagan *et al.*, 1999; Burgio *et al.*, 2006).

Ries *et al.* (2004) plantearon un modelo predictivo del efecto de borde sobre la abundancia o adecuación biológica de poblaciones, cuyas respuestas pueden ser positivas, negativas o neutras en función de la presencia y la naturaleza de los recursos existentes en los hábitat de borde. Este modelo destaca a los flujos ecológicos (i.e. dispersión de energía, elementos y organismos a través de los bordes) como un mecanismo que explica los efectos de borde (Ries *et al.*, 2004; Rand *et al.*, 2006). Si el hábitat de borde no ofrece recursos o éstos son suplementarios a los del cultivo, es decir, es posible encontrarlos en ambos lugares, no será necesario para los organismos salir del cultivo con mucha frecuencia. No obstante, si los recursos presentes en el hábitat de borde son complementarios, es decir, sólo se encuentran fuera del cultivo, entonces los individuos deberán abandonar el cultivo para su utilización. Adicionalmente, Rand *et al.* (2006) postularon que el desplazamiento de enemigos naturales desde un hábitat hacia otro contiguo puede ocurrir en función de a) la especialización por un hábitat determinado, b) diferencias en la productividad de ambos hábitats y/o c) uso

complementario de los recursos existentes en ambos hábitat. Otras características de los cultivos y de los hábitats de borde que afectan el desplazamiento de enemigos naturales son las dinámicas temporales a las que están sometidos (Rand *et al.*, 2006) y la composición y estructura vegetal del borde (Varchola y Dunn, 2001). Las prácticas agrícolas a las que son sometidos los cultivos anuales (e. g. arado, fertilización, control mecánico de malezas, corte de pastos), junto con su naturaleza efímera por la cosecha, provocan una reducción de las poblaciones de artrópodos y hacen que la colonización desde el exterior sea un elemento fundamental en la mantención de la estructura comunitaria y de servicios ecológicos como el control biológico (Altieri, 1999; Tschardtke *et al.*, 2005). Esto, por ejemplo, se ha observado en campos de alfalfa en donde las abundancias de depredadores disminuyeron inmediatamente después del corte (Pearce y Zalucki, 2005). En este caso el descenso en el número de enemigos naturales puede ser producto de un aumento de su mortalidad o de la emigración posterior a los manejos en los cultivos (Thorbek y Bilde, 2004). A pesar que en algunos estudios no se observó un aumento de los enemigos naturales en los hábitat vecinos al cultivo que fue manejado (Pearce y Zalucki, 2005), varios autores plantean que las áreas adyacentes y menos perturbadas son colonizadas por los insectos benéficos posteriormente a las prácticas agrícolas (French *et al.*, 2001; Thorbek y Bilde, 2004; Rand *et al.*, 2006). Igualmente, la dinámica temporal de un agro-ecosistema puede determinar la magnitud y la dirección de la dispersión de individuos (Rand *et al.*, 2006), ya que cuando los cultivos senescen y declina la calidad y disponibilidad de recursos en él, los artrópodos buscan refugios donde pasar el invierno en hábitat alternativos (Duelli *et al.*, 1990; Holt y Hochberg, 2001; Rand *et al.*, 2006). Esto es parte del ciclo biológico de muchos de los depredadores de áfidos más eficientes (Andersen, 1997), como coccinélidos y carábidos. En primavera, luego de hibernar, se dispersan nuevamente hacia los cultivos en busca de sitios de reproducción y alimentación. Los adultos localizan parches con áfidos donde oviponen, asegurando así recursos para la progenie pudiendo tener una gran descendencia en aquellos hábitat donde las presas son abundantes (Dennis y Fry, 1992; Varchola y Dunn, 2001; Saini, 2004). Luego, los hábitat de borde al actuar como fuentes de enemigos naturales reducen las densidades de herbívoros plaga, disminuyendo el nivel de daño y mitigando la pérdida de productividad de los cultivos (Cardinale *et al.*, 2003; Östmann *et al.*, 2003)

En cuanto al efecto de la composición y la estructura de los hábitat de borde sobre el desplazamiento de los enemigos naturales hacia un tipo de hábitat en particular, se ha planteado

que áreas más diversas y complejas son capaces de sostener una mayor riqueza de insectos benéficos en comparación a comunidades vegetales menos diversas y de estructura más simple (Varchola y Dunn, 2001; Bianchi *et al.*, 2006). Al inmigrar a áreas más heteróneas las poblaciones de enemigos naturales son capaces de permanecer por más tiempo debido a la presencia de una mayor cantidad de fuentes de alimento y de microhábitat (Altieri, 1999) y así ejercer un control efectivo sobre las poblaciones de insectos plaga (Gardiner *et al.*, 2009a). Denys y Tscharrntke (2002) observaron una mayor diversidad y dispersión de insectos benéficos hacia cultivos de cereales desde hábitat de borde compuestos por una mayor riqueza de especies vegetales que en los menos diversos. Asimismo, según la estructura del borde, algunos entregarían sitios de hibernación más adecuados para los enemigos naturales, ya que se ha descrito que bordes compuestos por setos vivos (de mayor altura y complejidad estructural) albergan una mayor abundancia de carábidos al finalizar el invierno que los bordes herbáceos (más bajos y simples), acelerando la colonización temprana de los cultivos (Varchola y Dunn, 2001; Pywell *et al.*, 2005).

La alfalfa es uno de los principales componentes de las praderas que existen en Chile (ODEPA, 2003). Ha llegado a ser la base de los sistemas de producción animal en el país, tanto de leche como de carne, con costos de producción competitivos y es considerada uno de los pilares de la agricultura de riego de la zona Centro – Sur del país (Soto, 2000). A pesar que los cultivos de alfalfa pueden mantenerse hasta por cinco años, durante cada temporada de crecimiento (i.e. entre primavera y otoño) sufren entre seis y ocho cortes, lo que aumenta la mortalidad o el abandono por parte de los enemigos naturales (Thorbeck y Bilde, 2004). Debido a su gran calidad nutricional, la alfalfa alberga una gran diversidad de artrópodos; sólo en Chile se ha citado casi un centenar de especies de insectos asociados a ella, encontrando distintos tipos de plagas (Gerding y Devotto, 2000). Dentro de ellos, los áfidos o pulgones (Hemiptera: Aphididae) producen pérdidas al extraer savia, ser vectores de virus o inyectar toxinas a las plantas. En nuestro país desde la década de 1970 se ha utilizado el control biológico para manejar plagas de distintas especies de pulgones en alfalfa, como el pulgón verde de la alfalfa (*Acyrtosiphon pisum* Harris) y el pulgón azul de la alfalfa (*Acyrtosiphon kondoi* Shinji) (Rojas, 2005). El complejo de enemigos naturales presente en alfalfa es muy diverso, siendo los coccinélidos los depredadores más importantes para controlar a los áfidos, ya que poseen una gran abundancia y altas tasas de consumo, aunque en ciertas circunstancias los carábidos pueden tener igual o mayor impacto que

los coccinélidos (Losey y Denno, 1998). Los coccinélidos forrajean en el follaje y son organismos que se desplazan principalmente volando. En la zona central de Chile se encuentran en forma muy abundante, diversa y dinámica, ya que son alrededor de diez especies que se desarrollan en distintas etapas del ciclo vegetativo de la alfalfa. Por ejemplo, *E. connexa* domina al principio del verano, mientras que *H. variegata* lo hace al inicio del otoño (Zaviezo *et al.*, 2004). Los carábidos se desplazan mayoritariamente caminando, por lo tanto son afidófagos que forrajean en el suelo. Uno de los géneros que dominan en los alfalfaes de la zona central es *Trirammatus*, y es posible encontrarlos durante toda la estación de crecimiento de la alfalfa (Zaviezo *et al.*, 2004).

En este estudio se evaluó si la emigración y la inmigración de estos depredadores de áfidos desde y hacia cultivos de alfalfa respectivamente, fueron afectadas por la existencia de distintos hábitat de borde rodeando a los cultivos.

HIPÓTESIS

- La inmigración y emigración de depredadores de áfidos hacia y desde cultivos de alfalfa dependerá del tipo de hábitat de borde que los rodea. Bordes más complejos y permanentes, como los de mayor altura, deberían alojar una mayor abundancia de enemigos naturales que los más sencillos (suelo desnudo o con monocultivos), lo que debería acelerar e intensificar el flujo de enemigos naturales hacia los cultivos de alfalfa.
- A inicios de la temporada de crecimiento de la alfalfa la inmigración debería ser mayor que la emigración y lo contrario debería suceder hacia finales de la temporada.

OBJETIVO GENERAL

Evaluar en primavera, verano y otoño cómo la inmigración y emigración de depredadores de áfidos varía en función del tipo de hábitat que rodea a los cultivos comerciales de alfalfa.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Identificar las especies de coccinélidos y carábidos que inmigran y emigran en cultivos de alfalfa.
- Identificar la secuencia temporal de las especies de coccinélidos y carábidos que inmigran y emigran en cultivos de alfalfa.
- Determinar, a lo largo del tiempo, la abundancia total y por especie de coccinélidos y carábidos que inmigran y emigran desde y hacia los cultivos de alfalfa, en relación al tipo de hábitat de borde que los rodea.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en nueve alfalfaes comerciales de al menos dos años de edad, entre 5 y 20 há, rodeados por distintos hábitat de borde ubicados en la comuna de Pirque, región Metropolitana ($33^{\circ}38'5.1''S$, $70^{\circ}34'24.2''O$) donde existen además otros cultivos, incluyendo viñas, granos y cultivos hortícolas (Fig. 1)



Fig. 1. Ubicación de los nueve alfalfaes seleccionados en la comuna de Pirque, demarcados en rojo. GoogleEarth®

El trabajo en terreno se llevó a cabo entre septiembre 2007 y mayo 2008. Este período corresponde a la temporada de crecimiento de la alfalfa y la época de mayor actividad de coccinélidos y carábidos (Saini, 2004). Se eligieron alfalfaes rodeados por distintos tipos de vegetación de borde y fueron clasificados en 5 categorías según su altura, composición y grado de perturbación al que estaban sometidos:

- a) Bordes permanentes de gran altura y baja diversidad:** compuestos por eucalipto (*Eucalyptus globulus* Labill) de aproximadamente 15 a 20 m.
- b) Bordes permanentes de gran altura y alta diversidad:** compuestos por una mezcla de falsa acacia (*Robinia pseudoacacia* Linnaeus) con zarzamora (*Rubus ulmifolius* Schott) y/o álamos (*Populus* spp.) de aproximadamente 10 a 15 m.
- c) Bordes permanentes de mediana altura:** compuestos por viñas (*Vitis* spp.) de aproximadamente 2 m.
- d) Bordes no permanentes de mediana altura:** compuestos por cultivos anuales de maíz (*Zea mays* Linnaeus). Este tipo de borde creció hasta una altura de aproximadamente 2 m en verano.
- e) Bordes no permanentes de baja altura:** compuestos por cultivos anuales de zapallo (*Cucurbita maxima* Dutch) o papa (*Solanum tuberosum* Linnaeus). Estos bordes crecieron hasta una altura baja de menos 0,5 m.

Se consideraron permanentes los bordes que no variaron durante todo el período de estudio. Los bordes no permanentes (cultivos anuales) estuvieron compuestos por suelo desnudo tanto al principio (primavera, desde septiembre a octubre) como al final del estudio (otoño, desde fines de marzo a mayo). Cada tipo de borde fue replicado dos veces, exceptuando el maíz en marzo y mayo porque uno de los alfalfaes fue arado.

Muestreo de coccinélidos

Para capturar los coccinélidos que inmigraban y emigraban hacia y desde los alfalfaes, se utilizaron trampas pegajosas bidireccionales similares a las usadas por Duelli *et al.* (1990). Estas constan de dos vástagos de madera de 3 m de alto entre los cuales van 2 láminas de madera de 0,66 m² de superficie y 0,3 cm de espesor ubicadas entre 1 y 3 m de altura. Ambos lados de estas láminas se recubrieron con plásticos amarillos con pegamento para insectos Point Sticky Glue[®] (Fig. 2)¹. En cada borde y paralelas a él, se instalaron 3 trampas en el límite entre el alfalfal y el hábitat de borde, separadas entre sí por 30 m y ubicadas de manera de dejar una cara expuesta al borde y otra al alfalfal. El supuesto de estas trampas es que todo insecto colectado en el lado externo (hacia el borde) representa aquellos individuos que están inmigrando al cultivo y

¹ Muestreos paralelos demostraron que plásticos transparentes capturaban un número de coccinélidos que no difería estadísticamente de los capturados por los plásticos amarillos (Prueba de t, P > 0,05).

los que son colectados en el lado interno (hacia el cultivo) representan a los individuos que están emigrando desde el cultivo (Duelli *et al.*, 1990). Los coccinélidos fueron colectados quincenalmente durante los meses de muestreo: septiembre, noviembre, enero, marzo y mayo realizando un total de 10 colectas.



Fig. 2. Trampa pegajosa bidireccional para la captura de coccinélidos

Muestreo de carábidos

Para capturar carábidos inmigrando y emigrando hacia y desde los alfalfaes se utilizaron trampas bidireccionales desarrolladas y probadas para cuantificar el movimiento tanto de carábidos como de otros artrópodos a través de los bordes de cultivos en un paisaje agrícola (Duelli *et al.*, 1990; Collinge y Palmer, 2002). Éstas consisten en bandejas de plástico de 60 cm de largo, 20 cm de ancho y 5 cm de profundidad, divididas a lo largo en dos compartimentos iguales: uno para capturar los insectos que inmigran al cultivo y otro para colectar aquellos que emigran del cultivo (Fig. 3a). Sobre las bandejas se ubicó un techo de fibra de vidrio para evitar que aves u otros animales consumieran los insectos colectados (Fig. 3b). En cada borde y con el lado más largo ubicado en forma paralela a éste, se enterraron, a ras de suelo, 5 trampas separadas por 10 m, en la misma área donde fueron ubicadas las trampas para coccinélidos. En cada extremo de las trampas se cavaron pequeñas zanjitas para evitar que cayeran carábidos desde los lados de la trampa, ya que no pueden trepar por superficies no porosas (Fig. 3a). Esto por cuanto no se puede saber si estos carábidos estarían inmigrando o emigrando. En cada

compartimiento se agregó una mezcla de agua con formalina y detergente para evitar el escape de los insectos que hubieran caído a la trampa, permitir que éstos se hundieran rápidamente y fueran conservados. Las muestras fueron recolectadas después de 4 días de instaladas las trampas, previendo que la alfalfa no fuera cortada ni regada en ese período. Estas recolecciones se realizaron mensualmente en cada alfalfal desde noviembre 2007 hasta mayo 2008. Al igual que las trampas para coccinélidos, el supuesto de este método de captura es que todos los insectos colectados en el compartimiento exterior estaban inmigrando al cultivo de alfalfa en tanto aquellos capturados en el compartimiento interior estaban emigrando del cultivo (Duelli *et al.*, 1990; Collinge y Palmer, 2002). En estudios previos en los cuales se utilizaron estas trampas no se observaron carábidos que salieran del cultivo estudiado y dieran la vuelta cayendo en el compartimiento exterior, asegurando que se cumpliera el supuesto².



Fig. 3. a) Trampa bidireccional para capturar carábidos. Se observan las zanjas en los extremos de la trampa para evitar la captura de carábidos por los lados. **b)** Techo de fibra de vidrio cubriendo trampa bidireccional.

Los coccinélidos y los carábidos colectados fueron trasladados al laboratorio de Ecología del Departamento de Ciencias Biológicas Animales de la Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias donde se cuantificaron e identificaron las especies encontradas en cada borde. Para la identificación de coccinélidos se usaron colecciones de referencia y las claves taxonómicas del sitio web Coccinellidae de Chile (González, 2006). Las especies de carábidos se

² Sharon K. Collinge, Associate Professor of Biology and Environmental Studies, University of Colorado-Boulder (comunicación personal, 16 de junio 2008).

identificaron siguiendo las claves taxonómicas publicadas por Roig-Juñent y Domínguez (2001) y la colección de carábidos del Museo Nacional de Historia Natural, con la colaboración del entomólogo Mario Elgueta. Se generó una colección de referencia con las diferentes especies colectadas, el cual se dejó en este mismo laboratorio.

Análisis estadístico

La inmigración y emigración de enemigos naturales fueron evaluadas como el número de coccinélidos y carábidos (total y por especie) capturados cada 15 días en uno y otro lado de las trampas pegajosas bidireccionales y después de cuatro días en uno y otro lado de las trampas bidireccionales de suelo, respectivamente. Para evitar la pseudoreplicación (Hurlbert, 1984) se promedió el número de individuos o de especies capturados en las 3 trampas para coccinélidos o en las 5 trampas para carábidos puestas en cada alfalfa. Los datos fueron transformados a $(x+1)$ y con ellos se realizó el análisis estadístico.

El efecto del tipo de borde sobre la inmigración y emigración de coccinélidos y carábidos fue evaluado a través de análisis de varianza para medidas repetidas (ANDEVAmr), con el tiempo como medida repetida. Para los coccinélidos se consideraron 10 quincenas de muestreo y para los carábidos, dado que sus capturas fueron bajas, los datos se agruparon por estación (primavera, verano y otoño). Los ANDEVAmr se hicieron para el total de coccinélidos y carábidos, la riqueza de especies de cada familia y para las especies más abundantes de coccinélidos y carábidos, tanto para inmigración como para emigración. Para 4 especies de coccinélidos y 4 de carábidos esto no fue posible debido al bajo número de capturas. Los supuestos del ANDEVA fueron comprobados mediante el uso de la prueba de Shapiro Wilk (normalidad) y las pruebas de Cochran, Hartley y Bartlett (homocedasticidad de varianzas). Cuando se encontraron diferencias significativas en el ANDEVAmr, se usó la prueba de comparación múltiple de Tukey para determinar entre qué bordes o fechas existían estas diferencias. Los resultados se consideraron estadísticamente significativos cuando $p \leq 0,05$. Para hacer estos análisis se utilizó el programa computacional Statistica 7.0 (Statsoft Inc., 2004).

RESULTADOS

1. Coccinélidos

En este estudio se colectaron 90.396 coccinélidos, distribuidos en 2 subfamilias y 13 especies: los Coccinellinae *Adalia angulifera* Mulsant, *A. bipunctata*, *Adalia deficiens* Mulsant, *Cycloneda eryngii* (Mulsant), *Cycloneda sanguinea* (Linnaeus), *E. connexa*, *Hippodamia convergens* Guérin-Ménéville, *H. variegata*, *Olla v-nigrum* (Mulsant), *Psyllobora picta* (Germain) y los Scymninae *Hyperaspis sphaeridioides* (Mulsant), *Scymnus bicolor* (Germain) y *Scymnus loewii* Mulsant (González, 2008). De estas especies, 5 corresponden a especies introducidas: *H. convergens* en 1903, *A. bipunctata* en 1941 y *H. variegata* en 1975 para control biológico (Zúñiga, 1985), mientras que *S. loewii* fue introducida accidentalmente y *O. v-nigrum* fue descrita en Chile sólo después del año 2000. Dentro de las especies nativas se encuentra *H. sphaeridioides* que, como todas las especies de su género presentes en el país, es endémica (González, 2006).

a) Inmigración de coccinélidos

La abundancia total de coccinélidos inmigrando a los alfalfaes entre los meses de septiembre y mayo varió significativamente y alcanzó dos picos. El primero y más alto ocurrió en el mes de noviembre y después de disminuir durante el verano, la abundancia volvió a aumentar en marzo (Fig. 4, Tabla 1). La riqueza de especies fue significativamente menor a principios de la primavera y mediados del otoño, mientras que se mantuvo sin diferencias durante el resto de la temporada (Fig. 5, Tabla 1). *Hippodamia variegata* fue la especie más abundante inmigrando a los alfalfaes durante la temporada, con el 57,5% del total de coccinélidos, seguida de *H. convergens* (6,6%), *A. bipunctata* (5,5%) y *A. deficiens* (5,3%); el resto de las especies tuvieron abundancias menores al 4,3%. Las especies introducidas representaron el 74,1% del total de especies capturadas.

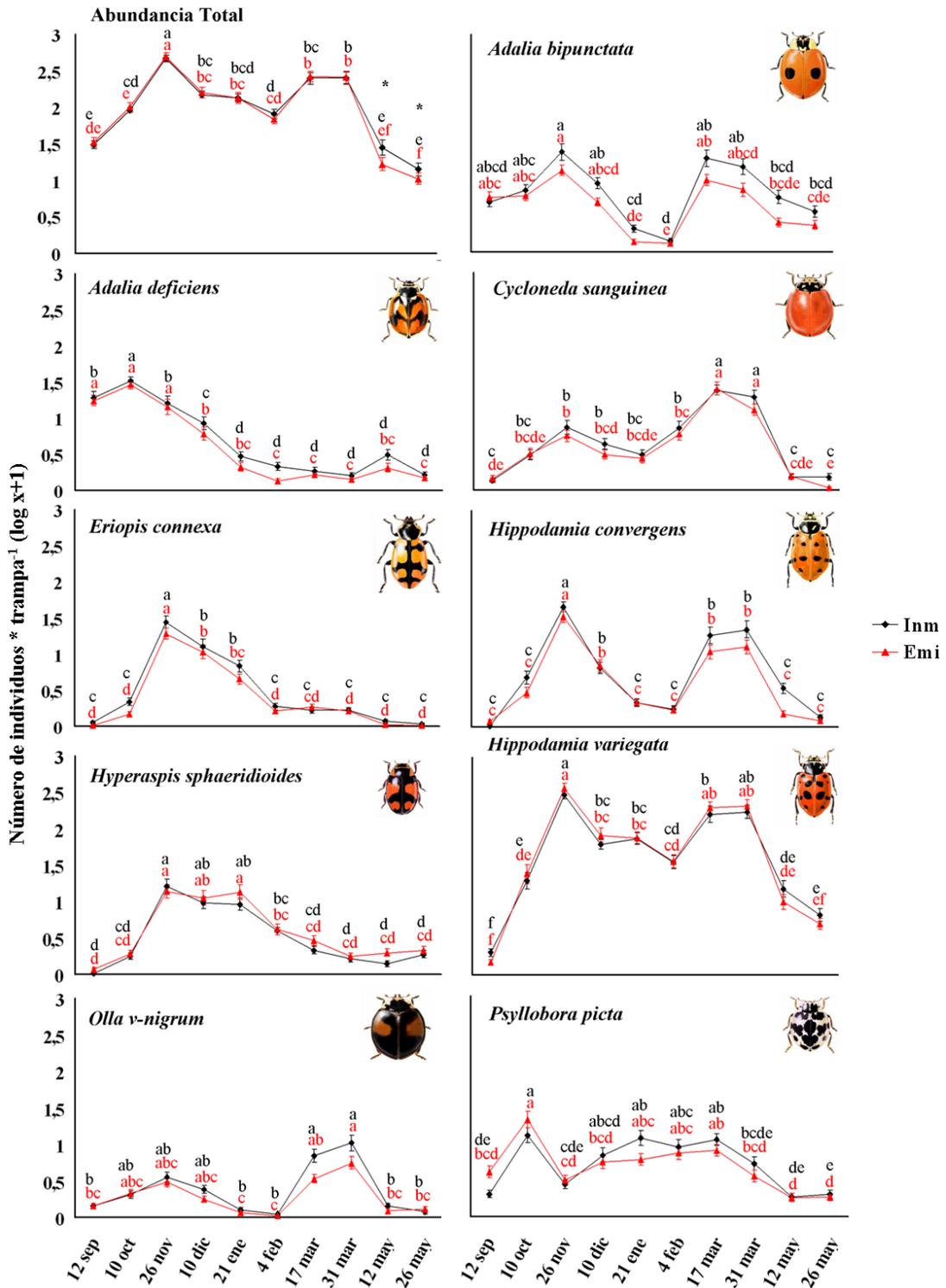


Fig. 4. Secuencia temporal del total de coccinélidos y de las especies más abundantes inmigrando y emigrando de los alfalfaes. Se muestra el promedio \pm 1 error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas (prueba de Tukey, $p < 0,05$) y asteriscos indican diferencias entre inmigración y emigración (prueba de t, $p < 0,05$).

Tabla 1. Síntesis de los efectos encontrados en el ANDEVAmr para los coccinélidos que inmigraron a los alfalfaes.

Especie	Efecto	gl	CM	F	p
Total	Borde	4	0,33	1,22	0,43
	Error	4	0,27		
	Fecha	9	2,08	51,05	0,00
	Fecha*borde	36	0,10	2,33	0,01
	Error	36	0,04		
<i>A. bipunctata</i>	Borde	4	0,73	1,20	0,43
	Error	4	0,61		
	Fecha	9	0,95	7,43	0,00
	Fecha*borde	36	0,12	0,95	0,56
	Error	36	0,13		
<i>A. deficiens</i>	Borde	4	0,91	3,32	0,14
	Error	4	0,27		
	Fecha	9	2,09	68,91	0,00
	Fecha*borde	36	0,05	1,66	0,07
	Error	36	0,03		
<i>C. sanguinea</i>	Borde	4	1,05	2,65	0,18
	Error	4	0,40		
	Fecha	9	1,23	21,44	0,00
	Fecha*borde	36	0,07	1,27	0,24
	Error	36	0,06		
<i>E. connexa</i>	Borde	4	0,39	2,36	0,21
	Error	4	0,17		
	Fecha	9	1,41	31,97	0,00
	Fecha*borde	36	0,09	2,09	0,02
	Error	36	0,04		
<i>H. convergens</i>	Borde	4	1,33	4,70	0,08
	Error	4	0,28		
	Fecha	9	2,28	46,27	0,00
	Fecha*borde	36	0,10	2,00	0,02
	Error	36	0,05		
<i>H. sphaeridioides</i>	Borde	4	0,84	5,18	0,07
	Error	4	0,16		
	Fecha	9	0,84	21,51	0,00
	Fecha*borde	36	0,05	1,28	0,23
	Error	36	0,04		

Tabla 1. (continuación)

Especie	Efecto	gl	CM	F	p
<i>H. variegata</i>	Borde	4	1,70	4,59	0,08
	Error	4	0,37		
	Fecha	9	4,18	53,97	0,00
	Fecha*borde	36	0,11	1,39	0,16
	Error	36	0,08		
<i>O. v-nigrum</i>	Borde	4	0,68	5,28	0,07
	Error	4	0,13		
	Fecha	9	0,48	8,08	0,00
	Fecha*borde	36	0,07	1,27	0,24
	Error	36	0,06		
<i>P. picta</i>	Borde	4	1,83	5,03	0,07
	Error	4	0,36		
	Fecha	9	0,58	11,91	0,00
	Fecha*borde	36	0,10	1,99	0,02
	Error	36	0,05		
Riqueza de especies	Borde	4	0,01	0,68	0,64
	Error	4	0,01		
	Fecha	9	0,19	39,45	0,00
	Fecha*borde	36	0,00	0,80	0,75
	Error	36	0,00		

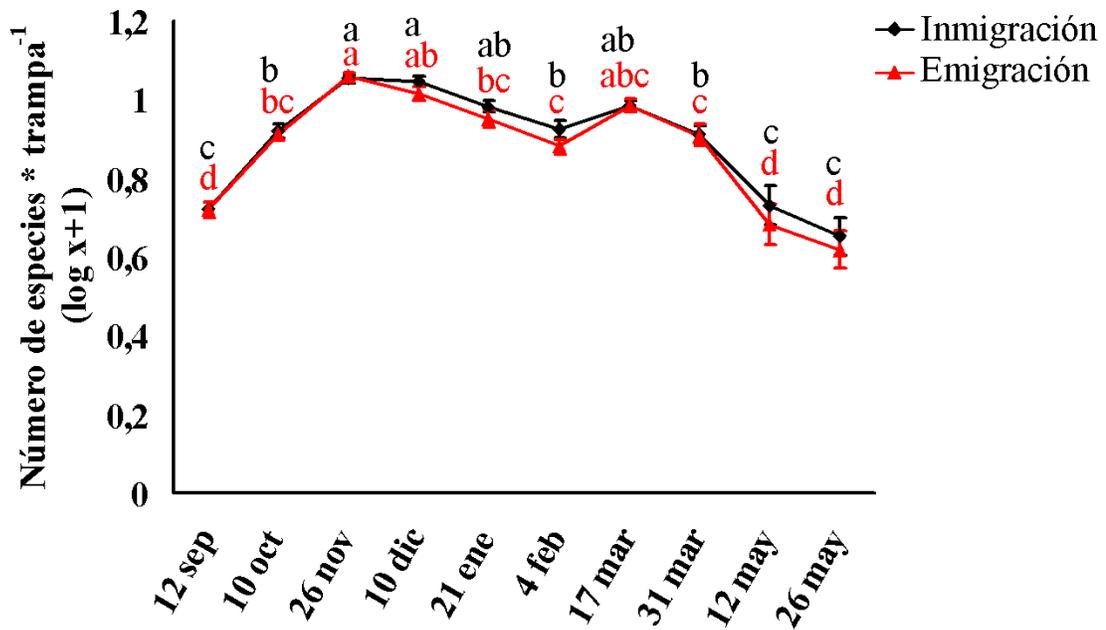


Fig. 5. Riqueza de especies de coccinélidos inmigrando y emigrando de los alfalfaes según fecha de muestreo. Se muestra el promedio \pm 1 error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas (prueba de Tukey $p < 0,05$).

- Secuencia temporal de coccinélidos inmigrando a los alfalfaes

Las especies de coccinélidos inmigrando a los alfalfaes mostraron diferencias en su secuencia temporal, presentando sus mayores abundancias en distintos períodos de la temporada de cultivo de la alfalfa (Fig.4, Tabla 1). Algunas especies mostraron un pico de abundancia en primavera, como *A. deficiens* y *E. connexa*. *Adalia deficiens* fue la más abundante en este período representando el 60,93% y el 35,13% del total de individuos capturados el 26 de septiembre y el 10 de octubre respectivamente. *Hyperaspis sphaeridioides* mostró un pico de abundancia a inicios del verano, *C. sanguinea* en otoño, mientras que otras especies como *A. bipunctata*, *H. convergens* y *H. variegata* mostraron 2 picos de abundancia, uno en primavera y otro en otoño. *Olla v-nigrum* y *P. picta* fueron las especies que menos variaron durante la temporada. No hubo diferencias significativas entre la inmigración y emigración de coccinélidos durante los primeros ocho muestreos, sin embargo en mayo la inmigración fue superior a la emigración (prueba de t, $p=0,017$ para el 12 de mayo y $p=0,028$ para el 26 de mayo).

- Efecto del tipo de borde sobre la inmigración de coccinélidos

El tipo de borde que rodeaba al alfalfal no afectó la abundancia total de coccinélidos, ni de sus especies, como tampoco la riqueza de especies inmigrando a los alfalfaes (Fig. 6, Tabla 1). Sin embargo, sí hubo una interacción significativa tipo de borde*fecha de muestreo sobre la abundancia total de coccinélidos inmigrando a los alfalfaes, siendo éstos más abundantes en los alfalfaes junto a A-Z-A en comparación con los alfalfaes junto a eucaliptus a principios de marzo, mientras que desde marzo hasta mediados de mayo fueron más abundantes sólo en los alfalfaes junto a maíz. También hubo una interacción significativa tipo de borde*fecha de muestreo sobre la abundancia de *E. connexa*, *H. convergens* y *P. picta* (Fig. 7, Tabla 1). En octubre *E. connexa* fue más abundante en alfalfaes junto a cultivos bajos en comparación con los alfalfaes junto a eucaliptus y en noviembre fue más abundante en todos excepto los alfalfaes junto a eucaliptus. Sin embargo, en diciembre fue más abundante sólo en los alfalfaes junto a A-Z-A y en enero en los alfalfaes junto a viñas en comparación con los alfalfaes junto a eucaliptus. La mayor abundancia de *H. convergens* se observó en los alfalfaes junto a maíz entre noviembre y diciembre y entre marzo y mayo. *Psyllobora picta* fue más abundante en los alfalfaes junto a eucaliptus en octubre. Entre diciembre y febrero fue más abundante en los alfalfaes junto a A-Z-A y en marzo fue más abundante en los alfalfaes junto a eucaliptus.

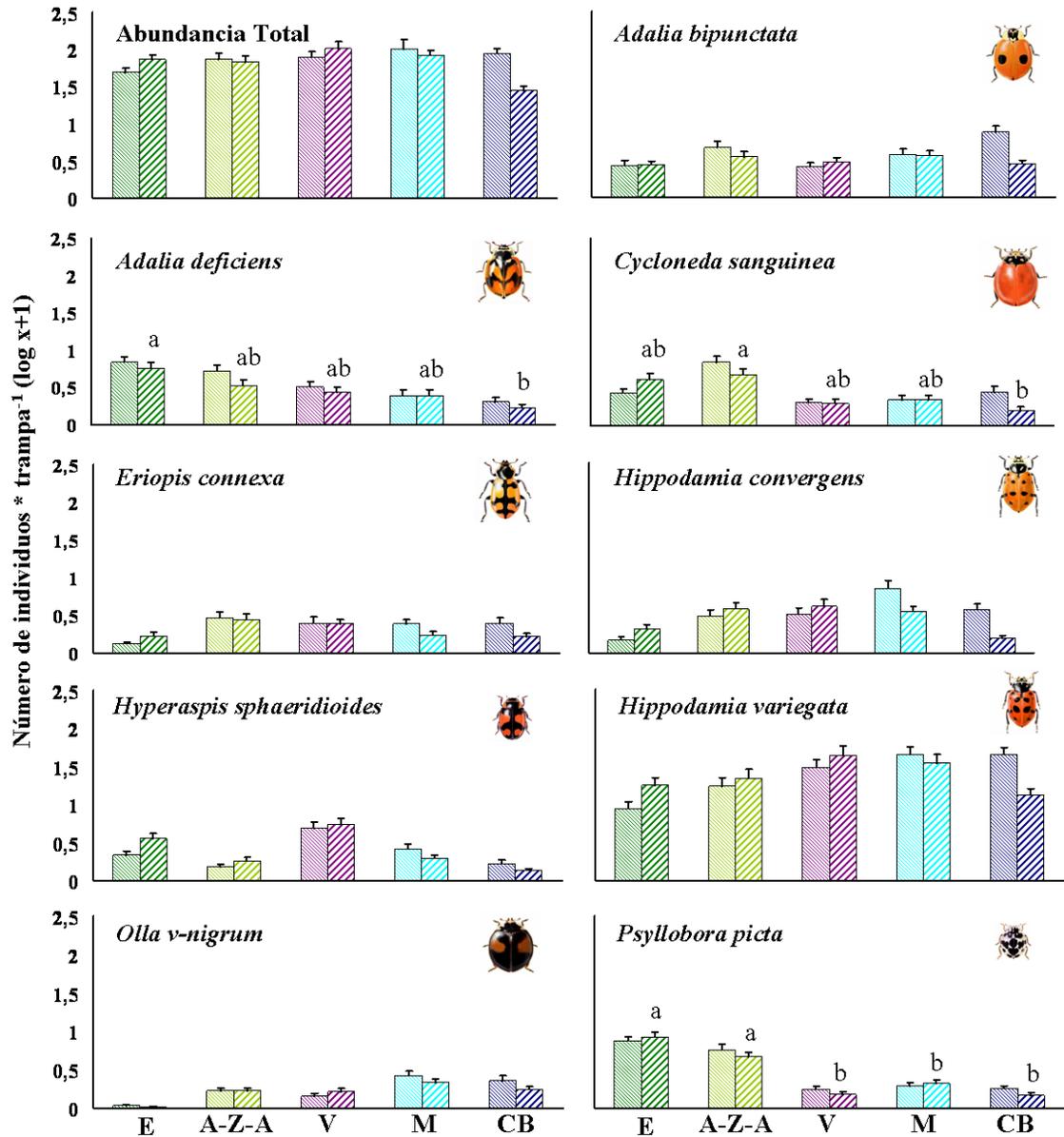


Fig. 6. Efecto del tipo de borde sobre el total de coccinélidos y de las especies más abundantes inmigrando (barra lisa) y emigrando (barra achurada) de los alfalfaes. E: eucaliptus, A-Z-A: mezcla de falsa acacia, zarzamora y/o álamos, V: viñas, M: maíz y CB: cultivos bajos. Se muestra el promedio \pm 1 error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas (prueba de Tukey $p < 0,05$).

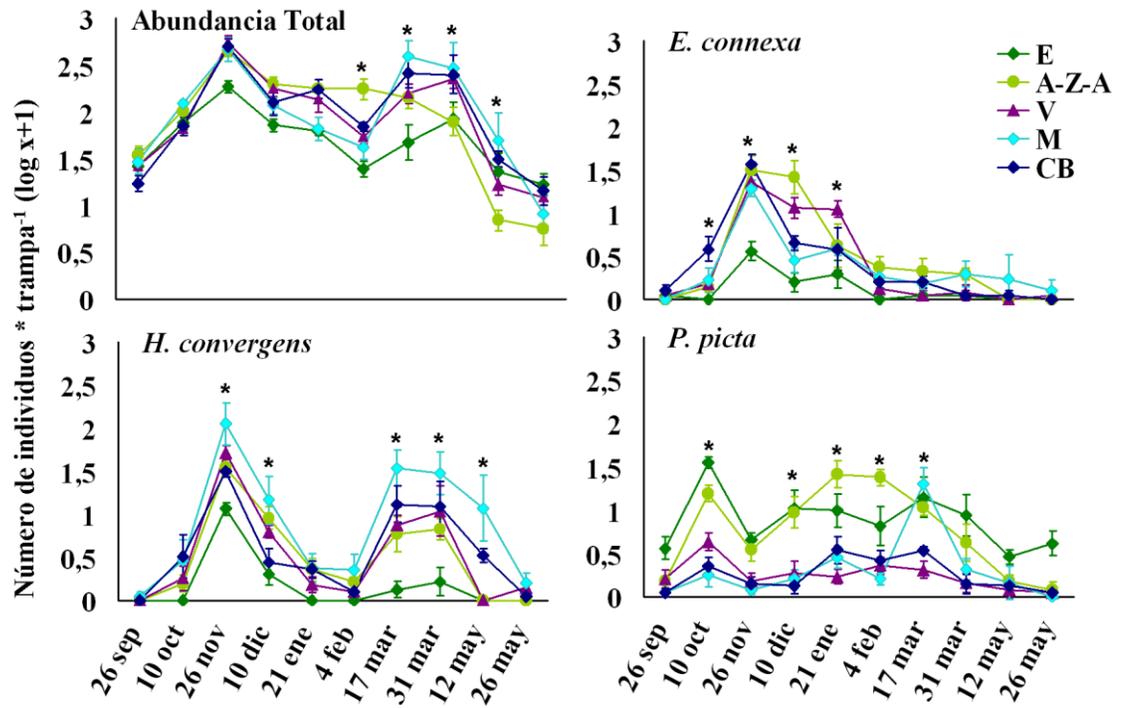


Fig. 7. Representación de la interacción significativa tipo de borde*fecha sobre la abundancia total de coccinélidos y de *E. connexa*, *H. convergens* y *P. picta* inmigrando a los alfalfaes. E: eucaliptus, A-Z-A: mezcla de falsa acacia, zarzamora y/o álamos, V: viñas, M: maíz y CB: cultivos bajos. Se muestra el promedio \pm 1 error estándar. Los asteriscos indican las fechas dentro de las cuales hubo diferencias significativas entre bordes (prueba de Tukey, $p < 0,05$).

b) Emigración de coccinélidos

Los coccinélidos totales emigrando desde los alfalfaes presentaron dos picos de abundancia, el primero en noviembre y el segundo, de menor magnitud, en marzo (Fig. 4). La riqueza de especies fue mayor en noviembre y en marzo (Fig. 5, Tabla 2). La especie más abundante emigrando de los alfalfaes fue *H. variegata* con 66,6% del total de coccinélidos, seguida de *A. deficiens* (4,4%) y *H. convergens* (4,3%), mientras que el resto de las especies fueron menores al 4%. Las especies introducidas representaron el 77,5% del total de especies capturadas emigrando desde los alfalfaes.

- **Secuencia temporal de coccinélidos emigrando de los alfalfaes**

Los coccinélidos capturados emigrando desde los alfalfaes presentaron picos de abundancia en distintos períodos de la temporada (Fig. 4, Tabla 2). Algunas tuvieron una mayor abundancia en primavera como *A. deficiens* y *E. connexa*. *Adalia deficiens* fue la especie más abundante en primavera, con 51,18% del total del coccinélidos capturados el 12 de septiembre y el 28, 28% el 27 de septiembre. *Hyperaspis sphaeridioides* tuvo un pico de abundancia desde fines de la primavera hasta principios del verano. La mayor abundancia de *C. sanguinea* fue en otoño. *Adalia bipunctata* e *H. variegata* tuvieron 2 picos de abundancia de igual magnitud, en noviembre y en marzo, en tanto *H. convergens* también los tuvo en noviembre y marzo, pero este último fue significativamente menor. Las abundancias de *P. picta* y *O. v-nigrum* variaron en menor magnitud durante la temporada.

Tabla 2. Síntesis de los efectos encontrados en el ANDEVAmr para los coccinélidos que emigraron de los alfalfaes.

Especie	Efecto	gl	CM	F	p
Total	Borde	4	0,94	1,53	0,34
	Error	4	0,61		
	Fecha	9	1,90	45,40	0,00
	Fecha*borde	36	0,07	1,61	0,08
	Error	36	0,04		
<i>A. bipunctata</i>	Borde	4	0,05	0,21	0,92
	Error	4	0,22		
	Fecha	9	0,70	7,42	0,00
	Fecha*borde	36	0,07	0,78	0,78
	Error	36	0,09		
<i>A. deficiens</i>	Borde	4	0,81	6,29	0,05
	Error	4	0,13		
	Fecha	9	2,03	36,51	0,00
	Fecha*borde	36	0,05	0,89	0,64
	Error	36	0,06		
<i>C. sanguinea</i>	Borde	4	1,14	9,12	0,03
	Error	4	0,13		
	Fecha	9	1,07	26,01	0,00
	Fecha*borde	36	0,06	1,46	0,13
	Error	36	0,04		
<i>E. connexa</i>	Borde	4	0,27	2,61	0,19
	Error	4	0,10		
	Fecha	9	1,07	22,22	0,00
	Fecha*borde	36	0,06	1,24	0,26
	Error	36	0,05		
<i>H. convergens</i>	Borde	4	0,64	2,41	0,21
	Error	4	0,27		
	Fecha	9	1,67	35,02	0,00
	Fecha*borde	36	0,10	2,00	0,02
	Error	36	0,05		
<i>H. sphaeridioides</i>	Borde	4	0,64	4,59	0,08
	Error	4	0,27		
	Fecha	9	1,67	15,37	0,00
	Fecha*borde	36	0,10	1,35	0,18
	Error	36	0,05		

Tabla 2. (continuación)

Especie	Efecto	gl	CM	F	p
<i>H. variegata</i>	Borde	4	0,79	1,32	0,40
	Error	4	0,60		
	Fecha	9	4,09	40,83	0,00
	Fecha*borde	36	0,17	1,70	0,06
	Error	36	0,10		
<i>O. v-nigrum</i>	Borde	4	0,27	1,69	0,31
	Error	4	0,16		
	Fecha	9	0,28	5,77	0,00
	Fecha*borde	36	0,04	0,77	0,79
	Error	36	0,05		
<i>P. picta</i>	Borde	4	2,56	39,99	0,00
	Error	4	0,06		
	Fecha	9	0,42	8,06	0,00
	Fecha*borde	36	0,06	1,20	0,30
	Error	36	0,05		
Riqueza de especies	Borde	4	0,05	3,23	0,14
	Error	4	0,01		
	Fecha	9	0,20	42,33	0,00
	Fecha*borde	36	0,00	1,05	0,44
	Error	36	0,00		

- Efecto del tipo de borde sobre la emigración de coccinélidos

El tipo de borde que rodeaba a los alfalfaes no afectó significativamente la abundancia del total de coccinélidos emigrando desde los alfalfaes, como tampoco la riqueza de especies. Sin embargo, la abundancia de *A. deficiens* emigrando fue significativamente mayor en los alfalfaes rodeados por eucaliptus comparados con los rodeados por cultivos bajos. *Cycloneda sanguinea* emigrando fue más abundante en los alfalfaes rodeados por A-Z-A que en los rodeados por cultivos bajos, en tanto la abundancia de *P. picta* fue más alta en los alfalfaes rodeados por eucaliptus y en los rodeados por A-Z-A en comparación con los rodeados por los otros tipos de borde (Fig. 6, Tabla 2). Hubo una interacción significativa tipo de borde*fecha de muestro en la abundancia de *H. convergens* emigrando desde los alfalfaes, siendo mayor en los alfalfaes junto a eucaliptus, A-Z-A y viñas en comparación con los cultivos bajos en noviembre, mientras que en marzo sólo fue significativamente mayor en los alfalfaes junto a viñas (Fig. 8, Tabla 2).

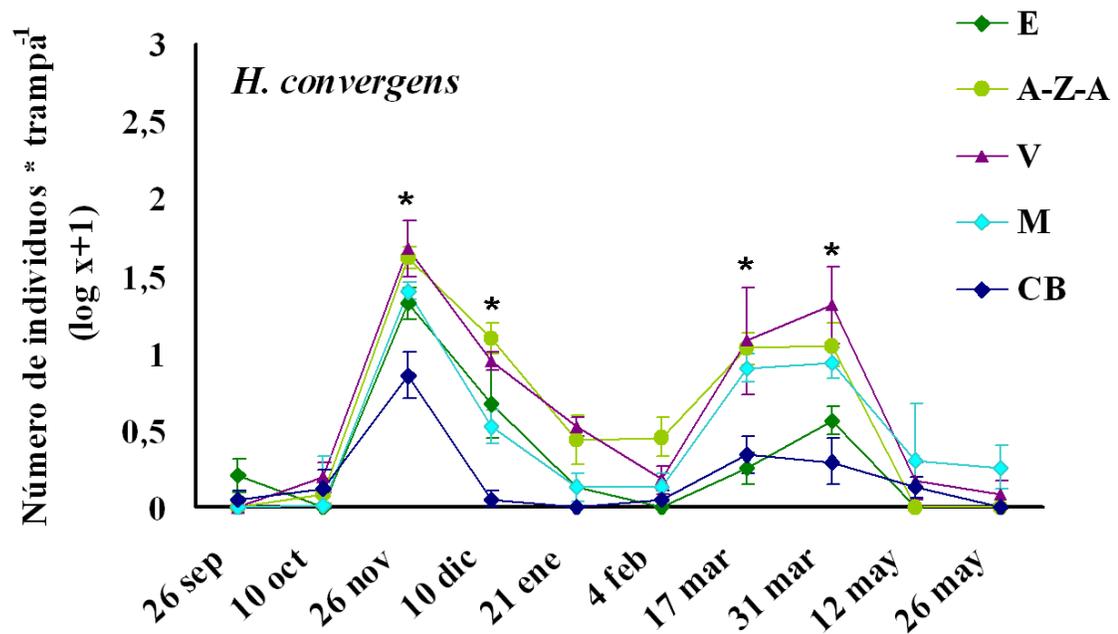


Fig. 8. Representación de la interacción significativa tipo de borde*fecha sobre la abundancia de *H. convergens* emigrando de los alfalfaes. E: eucaliptus, A-Z-A: mezcla de falsa acacia, zarzamora y/o álamos, V: viñas, M: maíz y CB: cultivos bajos. Se muestra el promedio \pm 1 error estándar. Los asteriscos indican las fechas dentro de las cuales hubo diferencias significativas entre bordes (prueba de Tukey, $p < 0,05$).

2. Carábidos

Los carábidos colectados en este estudio fueron 461, distribuidos en 7 especies y un género pertenecientes a la subfamilia Harpalinae: *Incagonum ambiguum* (Solier), *Notiobia cupripennis* (Germar), *Notiobia laevis* Curtis, *Tetragonoderus (Tetragonoderus) viridis* Dejean, *Trirammatus (Feronomorpha) aerea* (Dejean), *Trirammatus (Feronomorpha) striatula* (Fabricius), *Trirammatus (Trirammatus) unistriatus* (Dejean) y *Stenolophina* sp. La especie más abundante fue *I. ambiguum*, con 53,2% del total de carábidos colectados, seguida por *N. cupripennis* (16,1%), *T. aerea* (15,6%) y *T. unistriatus* (4,6%). Las abundancias de *N. laevis*, *T. striatula*, *T. viridis* y *Stenolophina* sp. fueron muy bajas y no fue posible hacer el ANDEVAmr. Todas las especies identificadas son nativas e incluso endémicas del cono sur de América, salvo *T. striatula* cuyo origen no ha sido determinado³.

a) Inmigración de carábidos

La abundancia total de carábidos capturados inmigrando a los alfalfaes fue similar en primavera y verano, disminuyendo significativamente en otoño (Fig. 9, Tabla 3), mientras que la riqueza de especies no varió en forma significativa durante la temporada (Fig. 10, Tabla 3).

³ Mario Elgueta Donoso, Investigador Sección Entomología, Museo Nacional de Historia Natural (comunicación personal, 23 de enero 2009)

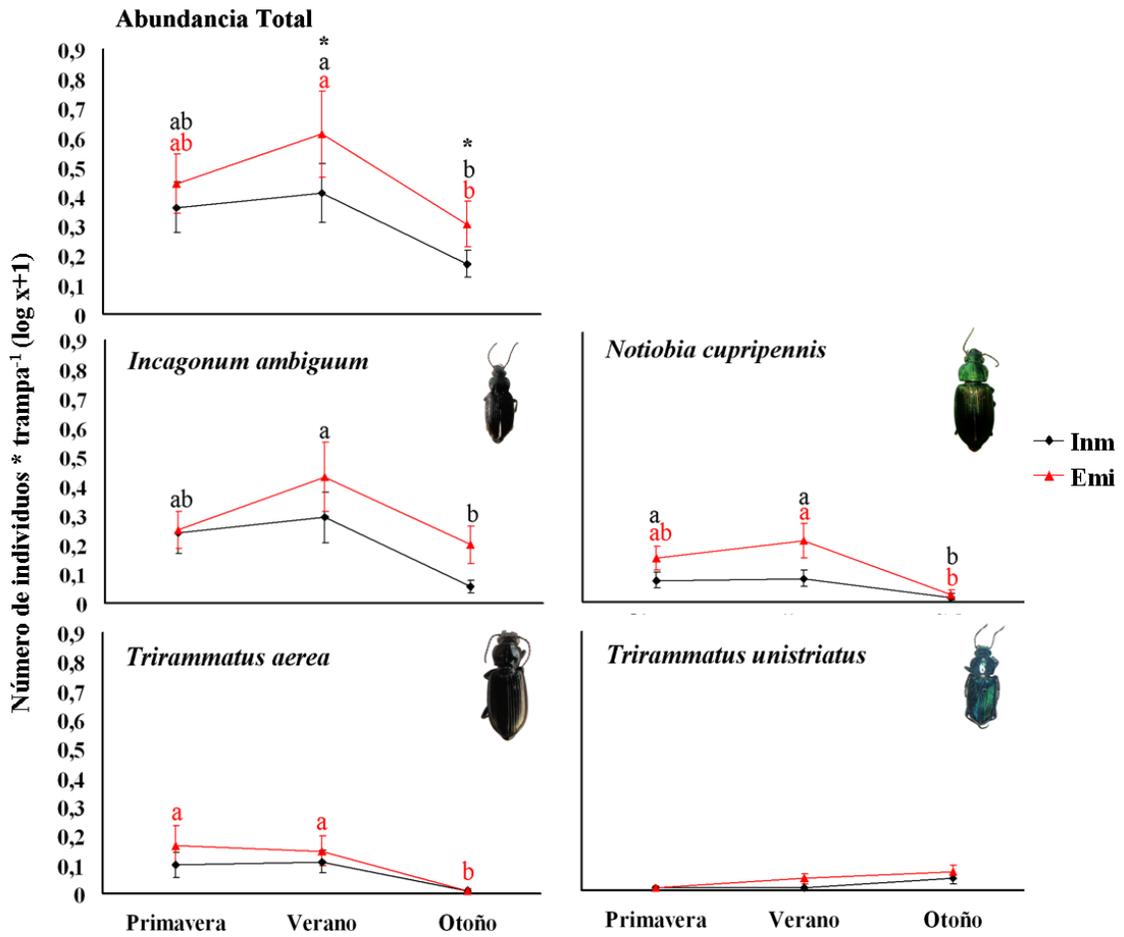


Fig. 9. Secuencia temporal del total de carábidos y de las especies más abundantes inmigrando y emigrando de los alfalfaes. Se muestra el promedio \pm 1 error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas (prueba de Tukey, $p < 0,05$) y asteriscos indican diferencias entre inmigración y emigración (prueba de t, $p < 0,05$).

Tabla 3. Síntesis de los efectos encontrados en el ANDEVAmr para los carábidos que inmigraron a los alfalfaes.

Especie	Efecto	gl	CM	F	p
Total	Borde	4	0,02	0,96	0,50
	Error	5	0,02		
	Fecha	2	0,15	4,23	0,05
	Fecha*borde	8	0,02	0,57	0,78
	Error	10	0,04		
<i>I. ambiguum</i>	Borde	4	0,04	3,17	0,12
	Error	5	0,01		
	Fecha	2	0,12	6,46	0,02
	Fecha*borde	8	0,02	1,14	0,42
	Error	10	0,02		
<i>N. cupripennis</i>	Borde	4	0,00	1,07	0,46
	Error	5	0,00		
	Fecha	2	0,01	6,69	0,01
	Fecha*borde	8	0,00	2,61	0,08
	Error	10	0,00		
<i>T. aerea</i>	Borde	4	0,02	0,61	0,67
	Error	5	0,03		
	Fecha	2	0,02	2,56	0,13
	Fecha*borde	8	0,01	0,77	0,64
	Error	10	0,01		
<i>T. unistriatus</i>	Borde	4	0,00	0,12	0,97
	Error	5	0,00		
	Fecha	2	0,00	2,00	0,19
	Fecha*borde	8	0,00	0,75	0,65
	Error	10	0,00		
Riqueza	Borde	4	0,01	0,66	0,64
	Error	5	0,02		
	Fecha	2	0,05	2,16	0,17
	Fecha*borde	8	0,01	0,40	0,90
	Error	10	0,02		

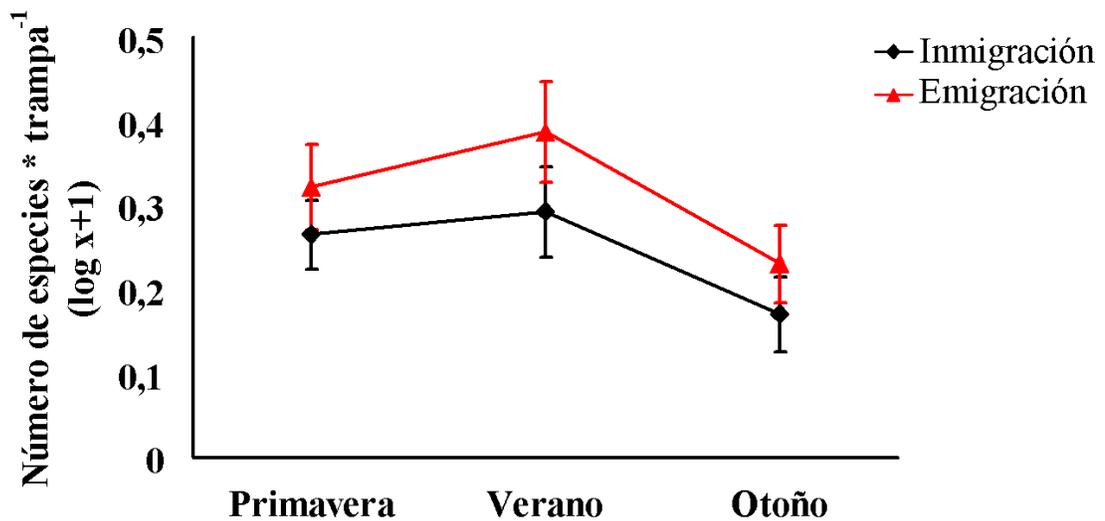


Fig. 10. Secuencia temporal de la riqueza de especies de carábidos inmigrando y emigrando de los alfalfaes. Se muestra el promedio \pm 1 error estándar.

- Secuencia temporal de carábidos inmigrando a los alfalfaes

Sólo dos especies de carábidos, *I. ambiguus* y *N. cupripennis*, mostraron diferencias significativas en su inmigración de acuerdo a la fecha de muestreo, teniendo una mayor abundancia en primavera y verano y disminuyendo en otoño, en tanto la abundancia de *T. unistriatus* aumentó en otoño (Fig. 9). *Incagonum ambiguus* fue la especie más abundante, representando el 56,92% del total de carábidos en primavera y el 60,76% en verano, mientras que *N. cupripennis* alcanzó sólo el 13,85% y 12,66% en primavera y verano, respectivamente.

- Efecto del tipo de borde sobre la inmigración de carábidos

Ni el tipo de borde, ni la interacción entre el tipo de borde y la estación tuvieron un efecto significativo sobre la abundancia total de carábidos, ni por especie, ni sobre la riqueza de especies inmigrando a los alfalfaes (Fig. 11, Tabla 3).

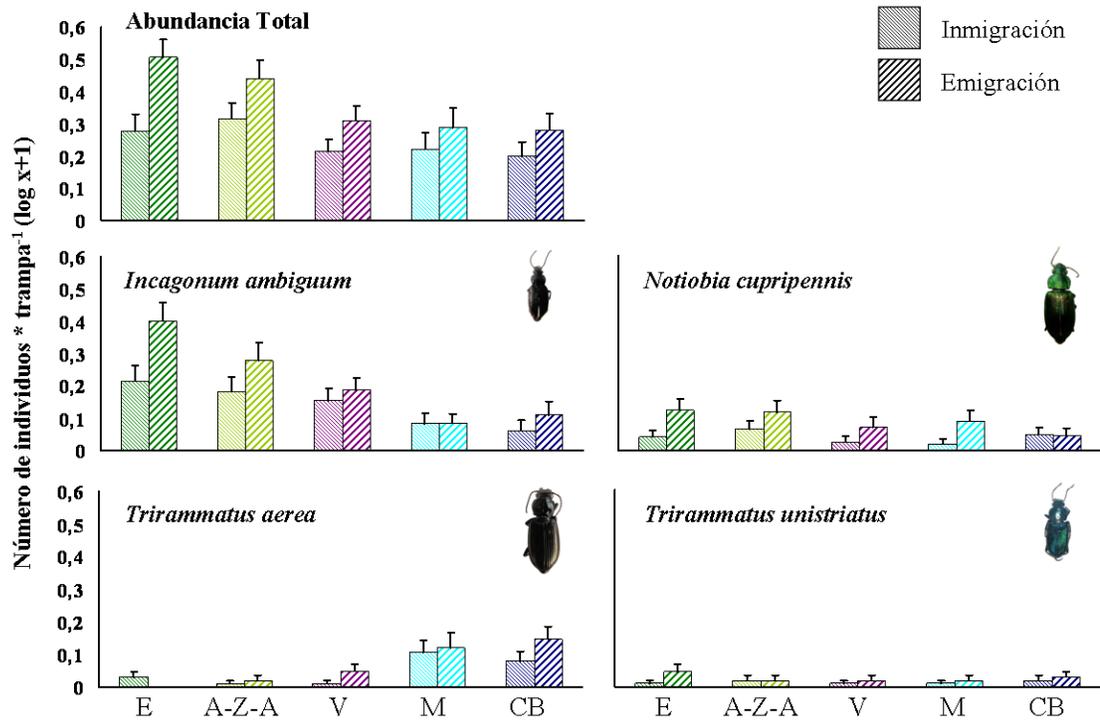


Fig. 11. Efecto del tipo de borde sobre el total de carábidos y sobre las especies más abundantes inmigrando (barra lisa) y emigrando (barra achurada) de los alfalfaes. E: eucaliptus, A-Z-A: mezcla de falsa acacia, zarzamora y/o álamos, V: viñas, M: maíz y CB: cultivos bajos. Se muestra el promedio \pm 1 error estándar.

b) Emigración de carábidos

La abundancia total de carábidos fue similar en primavera y verano, disminuyendo significativamente en otoño (Fig. 9, Tabla 4), en tanto la riqueza de especies no varió en forma significativa a lo largo de la temporada (Fig. 10, Tabla 4).

Tabla 4. Síntesis de los efectos encontrados en el ANDEVAmr para los carábidos que emigraron desde los alfalfales.

Especie	Efecto	gl	CM	F	P
Total	Borde	4	0,06	2,61	0,16
	Error	5	0,02		
	Fecha	2	0,23	7,49	0,01
	Fecha*borde	8	0,05	1,49	0,27
	Error	10	0,03		
<i>I. ambiguum</i>	Borde	4	0,12	2,98	0,13
	Error	5	0,04		
	Fecha	2	0,11	3,99	0,05
	Fecha*borde	8	0,02	0,81	0,61
	Error	10	0,03		
<i>N. cupripennis</i>	Borde	4	0,01	0,65	0,65
	Error	5	0,02		
	Fecha	2	0,07	4,40	0,04
	Fecha*borde	8	0,01	0,89	0,56
	Error	10	0,01		
<i>T. aerea</i>	Borde	4	0,04	1,30	0,38
	Error	5	0,03		
	Fecha	2	0,05	4,82	0,03
	Fecha*borde	8	0,01	1,08	0,44
	Error	10	0,01		
<i>T. unistriatus</i>	Borde	4	0,00	0,20	0,93
	Error	5	0,01		
	Fecha	2	0,01	2,90	0,10
	Fecha*borde	8	0,00	0,52	0,81
	Error	10	0,00		
Riqueza	Borde	4	0,01	1,16	0,43
	Error	5	0,01		
	Fecha	2	0,07	3,78	0,06
	Fecha*borde	8	0,02	0,87	0,57
	Error	10	0,02		

- Secuencia temporal de carábidos emigrando de los alfalfaes

Dos especies de carábidos variaron en forma significativa a lo largo de la temporada, *N. cupripennis* y *T. aerea*, las que tuvieron una abundancia similar en primavera y verano para luego disminuir en otoño, mientras que la abundancia de *T. unistriatus*, si bien no varió en forma significativa, fue la única que aumentó en otoño (Fig. 9). La especie más abundante emigrando de los alfalfaes fue *I. ambiguum*, representando el 52,22% del total de carábidos colectados, sin embargo su abundancia no presentó diferencias significativas (Tabla 4).

- Efecto del tipo de borde sobre la emigración de carábidos

Ni el tipo de borde, ni la interacción entre el tipo de borde y la estación tuvieron un efecto significativo sobre la abundancia total de carábidos, ni por especie, ni sobre la riqueza de especies emigrando de los alfalfaes (Fig. 11, Tabla 4).

DISCUSIÓN

En este estudio se colectó información respecto a la dinámica de inmigración y emigración de coccinélidos y carábidos hacia y desde alfalfa adyacentes a distintos tipos de borde. Ello contribuye a lo que en los últimos tiempos ha sido sindicado como una necesidad en el estudio de plagas en agroecosistemas: una visión de paisaje en la que se incorporen no sólo los elementos del cultivo sino también los hábitat adyacentes para entender de mejor manera las dinámicas de insectos asociados a estos cultivos (Holland *et al.*, 2005; Blackshaw y Vernon, 2006).

Se colectaron coccinélidos durante toda la temporada, observándose la abundancia y la riqueza de especies más bajas al principio de la primavera y a fines del otoño, lo que reflejaría los momentos en que estos insectos colonizan o abandonan los cultivos desde y hacia sus sitios de hibernación (Duelli *et al.*, 1990; Dennis y Fry, 1992; Saini, 2004; Rand *et al.*, 2006). Además, la abundancia total de coccinélidos tanto inmigrando como emigrando de los alfalfa tuvo dos picos de abundancia, uno en primavera y otro en otoño concordando con la mayor abundancia de áfidos tanto en estos alfalfa (Ramírez, 2008) y en general en la zona central de Chile (Apablaza y Stevenson, 1995). La composición y abundancia relativa del ensamble de coccinélidos varió en el tiempo, dentro de cada alfalfa y además entre los alfalfa. Por ejemplo, al principio de la temporada *A. deficiens* fue la más abundante, sin embargo a partir de noviembre *H. variegata* se convirtió en la especie dominante del ensamble hasta el fin de la temporada. Sin embargo, siempre hubo un ensamble diverso de coccinélidos, con un promedio de 7 especies en primavera y otoño y 12 a inicios del verano, con distintas abundancias relativas. Según Holland *et al.* (2008) y Snyder (2009), la presencia de distintas especies y la variabilidad de sus secuencias temporales asegura la depredación sobre áfidos durante toda la temporada, resultando en un control biológico efectivo.

Como se mencionó anteriormente, *H. variegata* dominó el ensamble, con 62% del total de coccinélidos colectados, mientras que ninguna de las otras especies superó el 5,4% del total. La dominancia de unas pocas especies de coccinélidos se ha observado en otros estudios, por ejemplo *H. convergens* y *Coleomegilla maculata* (DeGeer) representaron más del 77% de coccinélidos capturados en cultivos de alfalfa, maíz, sorgo y trigo en Nebraska, Estados Unidos (Wright y DeVries, 2000), *C. maculata* fue la especie dominante en alfalfa en Delaware, Estados Unidos (Day y Tatman, 2006) y *H. variegata*, *Coccinella septempunctata* L. y *Scymnus* spp.

representaron más del 90% del total de coccinélidos capturados en alfalfa en España (Pons *et al.*, 2005). Por lo demás, las especies exóticas de coccinélidos capturadas en este estudio representaron el 75,7% del total de individuos colectados, similar a lo observado en cultivos de poroto de soya en Michigan, Wisconsin, Minnesota y Iowa, donde las especies exóticas alcanzan el 90%, 84%, 66% y 57% del total de coccinélidos, respectivamente (Gardiner *et al.* 2009b). Esto sugiere que las especies exóticas podrían afectar negativamente a las especies nativas, como ha ocurrido en otras latitudes. Por ejemplo, *C. septempunctata* se ha establecido y diseminado a través de Estados Unidos, con la consiguiente disminución de especies nativas como *A. bipunctata* y *Coccinella transversoguttata richardsoni* Brown (Elliott *et al.*, 1996) y la menor sobrevivencia de *C. maculata* (Obrycki y Giles, 1998). Otro caso es el de la especie de origen asiático *Harmonia axyridis* (Pallas) que se ha establecido en Norteamérica, en Europa y en forma restringida en Sudamérica (Saini, 2004; Koch *et al.*, 2006), también con una consecuente disminución de la densidad de coccinélidos nativos (Brown y Miller, 1998; Michaud, 2002; Brown, 2003; Saini, 2004; Alyokhin y Sewell, 2004). Varios mecanismos posibles podrían explicar el desplazamiento de las especies nativas por las exóticas, como la reducción más eficiente de la abundancia de presas por una mayor tasa de consumo por parte de la especie exótica y consiguiente exclusión competitiva o la ocurrencia de depredación intra-gremio fuertemente asimétrica a favor de la especie exótica (Obrycki *et al.*, 2000). El cambio en el ensamble de coccinélidos nativos por exóticos puede tener consecuencias sobre el control biológico de áfidos, ya que la identidad de la especie del depredador es un factor importante (Straub y Snyder, 2006). Poco se sabe sobre esto, pero algunas veces las especies exóticas son más eficientes que las nativas para detectar y consumir áfidos, favoreciendo el control biológico.

Por otro lado, las especies de carábidos colectadas en este estudio son comunes en cultivos de alfalfa de la zona central de Chile, pero fueron muy poco abundantes en relación a lo observado en alfalfaes en La Pintana (Zaviezo *et al.*, 2004). Las bajas capturas en las trampas bidireccionales en los bordes coinciden con los escasos individuos colectados hacia el interior de los mismos alfalfaes (Ramírez, 2008), con un esfuerzo de muestreo superior al estudio de Zaviezo *et al.* (2004), lo que sugiere que los carábidos no son abundantes en los alfalfaes de Pirque. Todas las especies capturadas pertenecen a la subfamilia Harpalinae y 3 especies a la tribu Harpalini (Roig-Juñent y Domínguez, 2001). Aunque la mayoría de las especies de carábidos son agentes naturales de control de plagas de insectos, muchas especies de la tribu Harpalini son conocidas como depredadores de semillas de malezas y de pastos (Brust y House,

1988), e incluso consideradas buenas controladoras de plantas no deseadas (Lietti *et al.*, 2000; Nisensohn, *et al.*, 1999). El paisaje en mosaico donde se llevó a cabo este estudio estaba compuesto por distintos tipos de cultivos, como viñas, granos, hortalizas y alfalfa, pero no contenía pastizales o grandes áreas con malezas, que pudieran ofrecer recursos alimenticios a los carábidos de esta tribu y favorecer su dispersión hacia los alfalfa, como ha ocurrido en otros estudios (Varchola y Dunn, 2001; Saska *et al.*, 2007). Tanto inmigrando como emigrando de los alfalfa, los carábidos fueron más abundantes en primavera y/o verano en comparación con el otoño, diferente a lo observado en La Pintana donde estaban presentes durante toda la temporada de crecimiento de la alfalfa, pero con mayores abundancias en otoño (Zaviezo *et al.*, 2004). Se ha descrito que la temperatura es el principal factor regulador de la actividad de los carábidos (Luff, 1982), por lo tanto la disminución de la temperatura media desde el inicio del otoño podría restringir la actividad de estos individuos, incluso hasta que no se capturen más individuos en las trampas (Nisensohn *et al.*, 1999).

Independientemente del tipo de borde, en los primeros ocho muestreos los coccinélidos que inmigraron fueron similar en abundancia a los que emigraron, en tanto, en los últimos dos muestreos, en otoño, predominó la inmigración sobre la emigración (Prueba de t, $p < 0,05$). Estos resultados son contrarios a los esperados por cuanto, por un lado, la inmigración no fue mayor en primavera y, por otro, la emigración no fue mayor en otoño, incluso más coccinélidos inmigraron a los alfalfa en esta época, lo que podría ser consecuencia de la llegada de especies abundantes en otoño a los alfalfa, tales como *A. bipunctata*, *C. sanguinea* u *O. v-nigrum*. Estos resultados sugieren que en general los coccinélidos se dispersan continuamente entre alfalfa y sus bordes, posiblemente porque utilizan recursos presentes en ambos hábitat durante toda la temporada (Ries *et al.*, 2004; Rand *et al.*, 2006). De esta forma, no sólo los hábitat de borde no cultivados albergan enemigos naturales, sino que la alfalfa también puede actuar como una fuente de depredadores afidófagos para otros cultivos existentes en los alrededores (Pearce y Zalucki, 2005; Pons *et al.*, 2005). Se ha propuesto que los paisajes en mosaico, compuestos por parches de hábitat que varían en su oferta de recursos porque senescen o son cosechados, como ocurre en los alfalfa, aumentan la probabilidad de sobrevivencia y redistribución de los enemigos naturales (Duelli *et al.*, 1990; Hossain *et al.* 2002; Rand, *et al.*, 2006). De hecho, se ha demostrado que artrópodos depredadores generalistas responden a estas prácticas principalmente emigrando desde los cultivos recientemente cosechados hacia sitios

menos perturbados (Hossain *et al.* 2002; Thorbek y Bilde, 2004; Zaviezo *et al.*, 2004, pero véase Pearce y Zalucki, 2005).

En cuanto a los carábidos, en verano y en otoño, la abundancia de los individuos que emigraron fue mayor que la abundancia de los individuos que inmigraron (Prueba de t, $p < 0,05$), lo que podría ser el resultado de la salida de los carábidos hacia sus sitios de hibernación, ya que su abundancia disminuyó significativamente en otoño.

A pesar que el tipo de hábitat de borde no tuvo un efecto significativo sobre la abundancia total de coccinélidos, ni sobre la riqueza de especies tanto inmigrando como emigrando de los alfalfaes, sí afectó algunas especies de coccinélidos que emigraban de los alfalfaes. Los bordes altos de eucaliptus favorecieron la abundancia de *A. deficiens*, en tanto los de A-Z-A favorecieron la abundancia de *C. sanguinea* y los bordes de A-Z-A junto con los de eucaliptus favorecieron la abundancia de *P. picta*. La estructura y diversidad de un hábitat son variables que explican en gran medida las variaciones en la abundancia y riqueza de depredadores de áfidos y la forma en que lo hacen depende de la historia de vida de cada especie (Elliott *et al.*, 1998). Las especies del género *Adalia*, prefieren el substrato arbóreo por sobre el herbáceo y arbustivo (Rebolledo *et al.* 2007) lo que concuerda con los resultados obtenidos para *A. deficiens*, en tanto *Adalia bipunctata* no mostró preferencias significativas por ningún tipo de borde. A diferencia de otras especies de coccinélidos más generalistas, *C. sanguinea* es una especie principalmente afidófaga y su abundancia y consumo de áfidos aumenta al incrementar la densidad de áfidos (Işikber, 2005). Por lo tanto, esta especie podría ser atraída a sitios con una gran abundancia de áfidos (Hodek y Honěk, 1996; Rebolledo *et al.*, 2007). Los bordes compuestos por A-Z-A favorecerían la abundancia y la riqueza de especies de áfidos, posiblemente por la presencia del árbol *R. pseudoacacia*. Esta especie pertenece a la familia Leguminosae, la misma familia que la alfalfa y se ha descrito como hospedero del pulgón negro de la alfalfa (*A. craccivora* Koch) (Artigas, 1994). Por otro lado, las especies del género *Psyllobora* tienen una alimentación poco habitual entre los coccinélidos: tanto los adultos como las larvas se alimentan de hongos del orden Erysiphales (Sloggett y Majerus, 2000; González, 2006). Los hábitat compuestos por árboles favorecen el desarrollo de estos hongos, ya que son parásitos obligados de las hojas de árboles y arbustos (Kendrick, 2007), lo que podría explicar la asociación de esta especie con estos tipos de borde. Si bien fueron pocas especies con respecto al total, las abundancias de *E. connexa* y *P. picta* inmigrando a los alfalfaes y de *H. convergens* al inmigrar y emigrar de los alfalfaes mostraron una interacción significativa entre tipo de

borde*fecha de muestreo. Esta interacción significativa indica que en algunos meses hubo una asociación entre estas especies y algún tipo de borde. Entre octubre y enero, *P. picta* inmigró más a los alfalfaes vecinos de bordes altos, ya sea de eucaliptus o A-Z-A, en tanto en este mismo período *E. connexa* predominó en alfalfaes adyacentes a todos los tipos de borde excepto a los contiguos a eucaliptus, mostrando que es bastante generalista en el uso de hábitat, como fuera descrito para la Araucanía donde se le encuentra tanto en los estratos herbáceo, arbustivo y arbóreo. Adicionalmente, a inicios del verano y del otoño *H. convergens* inmigró más a alfalfaes adyacentes a cultivos de maíz, mientras que emigró más desde alfalfaes contiguos a bordes altos y viñas. Las especies del género *Hippodamia* en el sur de Chile prefieren vegetación herbácea, entre las cuales se encuentran los cultivos de maíz, y en menor medida el arbustivo (Rebolledo *et al.*, 2007), lo que concuerda con los patrones de inmigración de *H. convergens* en este estudio, pero no hay antecedentes para explicar su mayor emigración hacia bordes altos y viñas. En todo caso, las preferencias de hábitat de algunas especies podrían variar geográficamente, como se ha observado para distintas especies en Europa (Sloggett y Majerus, 2000).

En el caso de los carábidos, no se observó un efecto del tipo de borde sobre la abundancia total, la riqueza de especies ni la abundancia por especie inmigrando o emigrando en alfalfaes, lo que podría deberse a la baja abundancia de los carábidos colectados. Esta baja abundancia limita la probabilidad de encontrar efectos estadísticamente significativos del tipo de borde, como sí ocurre en Estados Unidos (Varchola y Dunn, 2001) y en el Reino Unido (Pywell *et al.*, 2005) donde los carábidos son beneficiados por bordes leñosos.

Como eventualmente las trampas bidireccionales pudiesen tener algún sesgo en cuanto a la estimación de inmigración y emigración, estos patrones deberían apoyarse también en otros métodos complementarios. Los estudios de marcaje-recaptura son considerados la mejor forma de monitorear la dispersión de enemigos naturales desde un punto determinado (Mills *et al.*, 2006), sin embargo poseen una mayor complejidad y serán utilizados en un estudio posterior, teniendo como antecedente los resultados del presente estudio.

En suma, los resultados presentados sugieren que algunos bordes, como los altos y permanentes, podrían favorecer la presencia y dispersión de algunas especies de coccinélidos hacia y desde los cultivos de alfalfa. Aún faltan estudios para comprender si estos efectos se traducen en incrementos significativos en el control de áfidos, de manera tal de incorporar estos elementos del paisaje en las estrategias de manejo de plagas.

CONCLUSIONES

- Las especies de coccinélidos son abundantes y forman un ensamble que varía durante la temporada de cultivo de la alfalfa en la comuna de Pirque. Por el contrario, las especies de carábidos son muy poco abundantes.
- Contrario a lo esperado, las especies de coccinélidos se dispersan continuamente dentro del paisaje, facilitando la existencia permanente de una fuente de enemigos naturales que controlen las poblaciones de áfidos.
- Los hábitat de borde vecinos a los cultivos de alfalfa, principalmente los altos y permanentes favorecieron la inmigración y emigración de algunas especies de coccinélidos, lo que debería tomarse en cuenta en el manejo de paisajes agrícolas y en el mejoramiento del control biológico de plagas.

BIBLIOGRAFÍA

- * **ALTIERI, M.A.** 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agric. Ecosyst. Environ.* 74: 19-31.
- * **ALYOKHIN, A.; SEWELL, G.** 2004. Changes in a lady beetle community following the establishment of three alien species. *Biol. Invasions* 6: 463-471.
- * **APABLAZA, J.; STEVENSON, T.** 1995. Fluctuaciones poblacionales de áfidos y de otros artrópodos en el follaje de alfalfa cultivada en la Región Metropolitana. *Cien. Inv. Agr.* 22 (3):115-121.
- * **ARTIGAS, J.N.** 1994. *Entomología Económica: insectos de interés agrícola, forestal, médico y veterinario.* Ediciones Universidad de Concepción. Concepción, Chile. v.1.
- * **ANDERSEN, A.** 1997. Densities of overwintering carabids and staphylinids (Col., Carabidea and Staphylinidae) in cereal and grass fields and their boundaries. *J. Appl. Entomol.* 121: 77-80.
- * **BIANCHI, F.J.J.A.; BOOIJ, C.J.H.; TSCHARNTKE, T.** 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proc.R. Soc.B.* 273: 1715-1727.
- * **BLACKSHAW, R.P.; VERNON, R.S.** 2006. Spatiotemporal stability of two beetle populations in non-farmed habitats in an agricultural landscape. *J. Appl. Ecol.* 43: 680-689.
- * **BRUST, G.E.; HOUSE, G.J.** 1988. Weed seed destruction by arthropods and rodents in low-input soybean agroecosystems. *Am. J. Alternative Agr.* 3: 19-25.
- * **BROWN, M.W.** 2003. Intraguild responses of aphid predators on apple to the invasion of an exotic species, *Harmonia axyridis*. *Biocontrol* 48: 141-153.
- * **BROWN, M.W.; MILLER, S.S.** 1998. Coccinellidae (Coleoptera) in apple orchards in eastern West Virginia and the impact of invasion by *Harmonia axyridis*. *Entomol. News* 109 (2): 136-142.
- * **BURGIO, G.; FERRARI, R.; BORIANI, L.; POZZATI, M.; van LENTEREN, J.** 2006. The role of ecological infrastructures on Coccinellidae (Coleoptera) and other predators in weedy field margins within northern Italy agroecosystems. *Bull. Insectology* 59 (1): 59-67.
- * **CARDINALE, B.J.; HARVEY, C.T.; GROSS, K.; IVES, A.R.** 2003. Biodiversity and biocontrol: emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem. *Ecol. Lett.* 6: 857-865.

- * **CEBALLOS, M.** s.f. Control biológico de plagas: breve reseña sobre aspectos relevantes para su aplicación. [en línea] <<http://www.monografias.com/trabajos29/control-plagas/control-plagas.shtml#top>> [consulta: 06-05-2009]
- * **COLLINGE, S.K.; PALMER, T.M.** 2002. The influences of patch shape and boundary contrast on insect response to fragmentation in California grasslands. *Landscape Ecol.* 7: 647-656.
- * **COLLINS, K.L.; BOATMAN, N.D.; WILCOX, A.; HOLLAND, J.M.; CHANEY, K.** 2002. Influence of beetle banks on cereal aphid predation in winter wheat. *Agric. Ecosyst. Environ.* 93 (1): 337-350.
- * **DAY, W.H.; TATMAN, K.M.** 2006. Changes in abundance of native and adventive Coccinellidae (Coleoptera) in alfalfa fields, in northern New Jersey (1993-2004) and Delaware (1999-2004), U.S.A. *Entomol. News* 117 (5): 491-502.
- * **DENNIS, P.; FRY, G.L.A.** 1992. Field margins: can they enhance natural enemy population densities and general arthropod diversity on farmland? *Agric. Ecosyst. Environ.* 40: 95-115.
- * **DENYS, C.; TSCHARNTKE, T.** 2002. Plant-insect communities and predator-prey ratios in field margin strips, adjacent crop fields, and fallows. *Oecologia* 130: 315 – 324.
- * **DUELLI, P.; STUDER, M.; MARCHAND, I.; JAKOB, S.** 1990. Population movements of arthropods between natural and cultivated areas. *Biol. Conserv.* 54: 193-207.
- * **ELLIOTT, N.C.; KIECKHEFER, R.W.; KAUFFMANN, W.** 1996. Effects of an invading coccinellid on native coccinellids in an agricultural landscape. *Oecologia* 105: 537-544.
- * **ELLIOTT, N.C.; KIECKHEFER, R.W.; LEE, J.H.; FRENCH, B.W.** 1998. Influence of within-field and landscape factors on aphid predator populations in wheat. *Landscape Ecol.* 14: 239-252.
- * **FAGAN W.F.; CANTRELL, R.S.; COSNER, C.** 1999. How habitat edges change species interactions. *Am. Nat.* 153 (2): 165-182.
- * **FRENCH, B.W.; ELLIOTT, N.C.; BERBERET, R.C.; BURD, J.D.** 2001. Effects of riparian and grassland habitats on ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages in adjacent wheat fields. *Environ. Entomol.* 30 (2): 225-234.
- * **GARDINER, M.M.; LANDIS, D.A.; GRATTON, C.; DIFONZO, C.D.; O'NEAL, M.; CHACON, J.M.; WAYO, M.T.; SCHMIDT, N.P.; MUELLER, E.E.; HEIMPEL, G.E.** 2009a. Landscape diversity enhances biological control of an introduced crop pest in the north-central USA. *Ecol. Appl.* 19 (1): 143-154.

- * **GARDINER, M.M.; LANDIS, D.A.; GRATTON, C.; SCHMIDT, N.P.; O'NEAL, M.; MUELLER, E.E.; CHACON, J.M.; HEIMPEL, G.E.; DIFONZO, C.D.** 2009b. Landscape composition influences patterns of native and exotic lady beetle abundance. *Divers. Distrib.* 15 (4): 554-564.
- * **GERDING, M.P.; DEVOTTO, L.M.** 2000. Plagas de la alfalfa. In: Soto, P. (Ed.). *Alfalfa en la zona centro sur de Chile*. INIA. Chillán, Chile. pp. 107-133.
- * **GONZÁLEZ, G.** 2006. Los Coccinellidae de Chile. [en línea] <<http://www.coccinellidae.cl/inicio.php>> [consulta: 14-11-2007]
- * **GONZÁLEZ, G.** 2008. Lista y distribución geográfica de especies de Coccinellidae (Insecta: Coleoptera) presentes en Chile. *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat.* 57: 77-107.
- * **GOODWIN, B.J.; FAHRIG, L.** 2002. Effect of landscape structure on the movement behaviour of a specialized goldenrot beetle, *Trirhabda borealis*. *Can. J. Zool.* 80: 24-35.
- * **GREZ A.A.; PRADO, E.** 2000. Effect of plant patch shape and surrounding vegetation on the dynamics of predatory coccinellids and their prey *Brevicoryne brassicae* (Hemiptera: Aphididae). *Environ. Entomol.* 29: 1244-1250.
- * **GURR, G.M.; WRATTEN, S.D.** 1999. Integrated biological control: a proposal for enhancing success in biological control. *Int. J. Pest Manage.* 45 (2): 81-84.
- * **GUTIÉRREZ, A.P.; CALTAGIRONE, L.E.; MEIKLE, W.** 1999. Evaluation of results. In: Bellows, T.S.; Fisher, T.W., Caltagirone, L.E. (Eds.). *Handbook of biological control: principles and applications of biological control*. Academic Press. San Diego, U.S.A. pp. 243-252.
- * **HAYNES, K.J.; CRONIN, J.T.** 2003. Matrix composition affects the spatial ecology of a prairie planthopper. *Ecology* 84 (11): 2856-2866.
- * **HAYNES, K.J.; CRONIN, J.T.** 2006. Interpatch movement and edge effects: the role of behavioral responses to the landscapes matrix. *Oikos* 113 (1): 43-54.
- * **HODEK, I.; HONĚK, A.** 1996. Distribution in habitats. In: *Ecology of Coccinellidae*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Netherlands. pp. 95-141.
- * **HOLLAND, J.M.; THOMAS, C.F.G.; BIRKETT, T.; SOUTHWAY, S.; OATEN, H.** 2005. Farm-scale spatiotemporal dynamics of predatory beetles in arable crops. *J. Appl. Ecol.* 42 (6): 1140-1152.
- * **HOLLAND, J.M.; OATEN, H.; SOUTHWAY, S.; MOREBY, S.** 2008. The effectiveness of field margin enhancement for cereal aphid control by different natural enemy guilds. *Biol. Control* 47: 71-76.

- * **HOLT, R.D.; HOCHBERG, M.E.** 2001. Indirect interactions, community modules and biological control: a theoretical perspective. **In:** Wajnberg, E.; Scott, J.K; Quimby, P.C. (Eds.). Evaluating indirect ecological effects of biological control. CAB International. Wallingford, U.K. pp.13-37.
- * **HOSSAIN, Z.; GURR, G.M.; WRATTEN, S.D.; RAMAN, A.** 2002. Habitat manipulation in Lucerne *Medicago sativa*: arthropod population dynamics in harvested and 'refuge' crop strips. *J. Appl. Ecol.* 39: 445-454.
- * **HURLBERT, S.H.** 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monogr.* 54 (2):187-211.
- * **IŞIKBER, A.A.** 2005. Functional response of two coccinellid predators, *Scymnus levaillanti* and *Cycloneda sanguinea*, to the cotton aphid, *Aphis gossypii*. *Turk. J. Agric. For.* 29: 347-355.
- * **KENDRICK, B.** 2007. Ascomycetes: Taphrinales to Dothideales [en línea] **In:** The fifth kingdom. <<http://www.mycolog.com/CHAP4b.htm>> [consulta: 19-03-2009].
- * **KOCH, R.L.; VENETTE, R.C.; HUTCHISON, W.D.** 2006. Invasions by *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) in the western hemisphere: implications for South America. *Neotrop. Entomol.* 35 (4): 421-434.
- * **LANDIS, D.A.; WRATTEN, S.D.; GURR, G.M.** 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annu. Rev. Entomol.* 45: 175-201.
- * **LETOURNEAU, D.K.** 1998. Conservation biology: lessons for conserving natural enemies. **In:** Barbosa, P.A. (Ed.). Conservation biological control. Academic Press. San Diego, U.S.A. pp. 9-38.
- * **LIETTI, M.; MONTERO, G.; FACCINI, D.; NISENSOHN, L.** 2000. Evaluación del consumo de semillas de malezas por *Notiobia (Anisotarsus) cupripennis* (Germ.) (Coleoptera: Carabidae). *Pesq. Agropec. Bras.* 35 (2): 331-340.
- * **LINDBORG, R.; BENGSTSSON, J.; BERG, A.; COUSINS, S.A.O.; ERIKSSON, O.; GUSTAFSSON, T.; PER HASSUND, K.; LENOIR, L.; PIHLGREN, A.; SJÖDIN, E.; STENSEKE, M.** 2008. A landscape perspective on conservation of semi-natural grasslands. *Agric. Ecosyst. Environ.* 125: 213-222.
- * **LOSEY, J.E.; DENNO, R.F.** 1998. Positive predator-predator interactions: enhanced predation rates and synergistic suppression of aphid populations. *Ecology* 79 (6): 2143-2152.
- * **LUFF, M.L.** 1982. Population dynamics of Carabidae. *Ann. Appl. Biol.* 101 (11): 164-170.
- * **MACLEOD, A.; WRATTEN, S.D.; SOTHERTON, N.W.; THOMAS, M.B.** 2004. 'Beetle banks' as refuges for beneficial arthropods in farmland: long-term changes in predator communities and habitat. *Agric. For. Entomol.* 6: 147-154.

- * **MICHAUD, J.P.** 2002. Invasion of the florida citrus ecosystem by *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) and asymmetric competition with a native species, *Cycloneda sanguinea*. Environ. Entomol. 31 (5): 827-835.
- * **MILLS, N.J.; BABENDREIER, D.; LOOMANS, A.J.M.** 2006. Methods for monitoring the dispersal of natural enemies from point source releases associated with augmentative biological control. **In:** Bigler, F.; Babendreier, D.; Kuhlmann, U. (Eds.). Environmental impact of invertebrates for biological control of arthropods: methods and risk assessment. CAB International. Wallingford, U.K. pp. 299.
- * **NISENSOHN, L.; FACCINI, D.; MONTERO, G.; LIETTI, M.** 1999. Predación de semillas de *Amaranthus quitensis* H.B.K en un cultivo de soja: influencia del sistema de siembra. Pesq. Agropec. Bras. 34 (3): 377-384.
- * **OBRYCKI, J.J.; GILES, K.L.** 1998. Interactions between an introduced and indigenous coccinellid species at different prey densities. Oecologia 117: 279-285.
- * **OBRYCKI, J.J.; ELLIOTT, N.C.; GILES, K.L.** 2000. Coccinellid introductions: potential for and evaluation of nontarget effects. **In:** Follett, P.A.; Duan, J.J. (Eds.) 2000. Nontarget effects of biological control. Kluwer Academic. Boston, Estados Unidos. pp. 127-146.
- * **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. [en línea] <<http://www.odepa.gob.cl>> [consulta: 10-09-08]
- * **OLSON, D.M.; WÄCKERS, F.L.** 2007. Management of field margins to maximize multiple ecological services. J. Appl. Ecol. 44 (1): 13-21.
- * **ÖSTMANN, Ö.; EKBOM, B.; BENGTSSON, J.** 2003. Yield increase attributable to aphid predation by ground-living polyphagous natural enemies in spring barley in Sweden. Ecol. Econ. 45: 149-158.
- * **PEARCE, S.; ZALUCKI, M.P.** 2005. Does the cutting of lucerne (*Medicago sativa*) encourage the movement of arthropod pests and predators into the adjacent crop? Aust. J. Entomol. 44: 219-225.
- * **PONS, X.; NÚÑEZ, E.; LUMBIERRES, B.; ALBAJES, R.** 2005. Epigeal aphidophagous predators and the role of alfalfa as a reservoir of aphid predators for arable crops. Eur. J. Entomol. 102: 519-525.
- * **PYWELL, R.F.; JAMES, K.L.; HERBERT, I.; MEEK, W.R.; CARVELL, C.; BELL, D.; SPARKS, T.H.** 2005. Determinants of overwintering habitat quality for beetles and spiders on arable farmland. Biol. Conserv. 123 (1): 79-90.
- * **RAMÍREZ, M.; GREZ, A.A.; ESCANILLA, V.; ZAVIEZO, T.** 2008. Variabilidad espacio-temporal de coleópteros afidófagos y áfidos en un gradiente borde-interior en

cultivos de alfalfa. **In:** XV Reunión Anual de la Sociedad de Ecología de Chile. Pucón, Chile. 26-29 de noviembre 2008.

- * **RAND, T.A.; TYLIANAKIS, J.M.; TSCHARNTKE, T.** 2006. Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecol. Letters* 9 (5): 603-614.
- * **REBOLLEDO, R.; PALMA, R.; KLEIN, C.; AGUILERA, A.** 2007. Coccinellini (Col. Coccinellidae) presentes en diferentes estratos vegetacionales en la IX región de la Araucanía (Chile). *Idesia* 25 (1): 63-71.
- * **RIES, L.; FLETCHER, R.J.; BATTIN, J.; SISK, T.D.** 2004. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models and variability explained. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 491-522.
- * **ROIG-JUÑENT, S.; DOMÍNGUEZ, M.C.** 2001. Diversidad de la familia Carabidae (Coleoptera) en Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 74 (3): 549-571.
- * **ROJAS, S.** 2005. Control Biológico de Plagas en Chile. Historia y Avances. Instituto de Investigaciones Agropecuarias. Santiago, Chile. 123 p.
- * **SAINI, E.D.** 2004. Presencia de *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) en la provincia de Buenos Aires, aspectos biológicos y morfológicos. *Rev. Inv. Agropec.* 33 (1): 151-160.
- * **SASKA, P.; VODDE, M.; HEIJERMAN, T.; WESTERMAN, P.; VAN DER WERF W.** 2007. The significance of a grassy field boundary for the spatial distribution of carabids within two cereal fields. *Agr. Ecosyst. Environ.* 122: 427-434.
- * **SLOGGETT, J.J.; MAJERUS, M.E.N.** 2000. Habitat preferences and diet in the predatory Coccinellidae (Coleoptera): an evolutionary perspective. *Biol. J. Linn. Soc. Lond.* 70 (1): 63-88.
- * **SNYDER, W.E.** 2009. Coccinellids in diverse communities: which niche fits? *Biol. Control* (in press).
- * **SOTHERTON, N.W.** 1995. Beetle banks: helping nature to control pests. *Pestic. Outlook* 6: 13-17.
- * **SOTO, P.** 2000. Introducción. **In:** Alfalfa en la zona centro sur de Chile. INIA. Chillán, Chile. 265 p.
- * **STATSOFT, INC.** 2004. Statistica (data analysis software system). Version 7. www.statsoft.com
- * **STRAUB, C.S.; SNYDER, W.E.** 2006. Species identity dominates the relationship between predator biodiversity and herbivore suppression. *Ecology* 82: 277-282.

- * **STRAYER, D.L.; POWER, M.E.; FAGAN, W.F.; PICKETT, S.T.A.; BELNAP, J.** 2003. A classification of ecological boundaries. *Bioscience* 53 (8): 723-729.
- * **THOMAS, M.B.; WRATTEN, S.D.; SOTHERTON N.W.** 1991. Creation of island habitats in farmland to manipulate populations of beneficial arthropods: Predator densities and emigration. *J. Appl. Ecol.* 28 (3): 906-917 (citado por Collins, K.L.; Boatman, N.D.; Wilcox, A.; Holland, J.M.; Chaney, K. 2002. Influence of beetle banks on cereal aphid predation in winter wheat. *Agric. Ecosyst. Environ.* 93 (1): 337-350).
- * **THORBEEK, P.; BILDE, T.** 2004. Reduced numbers of generalist arthropod predators after crop management. *J. Appl. Ecol.* 41 (3): 526-538.
- * **TSCHARNTKE, T.; RAND, T.A.; BIANCHI, F.J.J.A.** 2005. The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop-noncrop interface. *Ann. Zool. Fenn.* 42: 421-432.
- * **TSCHARNTKE, T.; BOMMARCO, R.; CLOUGH, J.; CRIST, T.O.; KLEIJN, D.; RAND, T.A.; TYLIANAKIS, J.M.; VAN NOUHUYS, S.; VIDAL, S.** 2007. Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biol. Control* 43 (3): 294-309.
- * **VARCHOLA, J.M.; DUNN, J.P.** 2001. Influence of hedgerow and grassy field borders on ground beetle (Coleoptera: Carabidae) activity in fields of corn. *Agric. Ecosyst. Environ.* 83(1-2): 153-163.
- * **WEEDEN, C.R.; SHELTON, A.M.; HOFFMAN, M.P.** 1999. Biological control: A guide to natural enemies in North America. [en línea] <<http://www.nysaes.cornell.edu/ent/biocontrol/info/biocont.html>> [consulta: 07-11-2007]
- * **WRIGHT, R.J.; DEVRIES, T.A.** 2000. Species composition and relative abundance of Coccinellidae (Coleoptera) in south central Nebraska field crops. *J. Kans. Entomol. Soc.* 73 (2): 103-111.
- * **ZAVIEZO, T.; GREZ, A.A.; DONOSO, D.** 2004. Dinámica temporal de coleópteros asociados a alfalfa. *Cien. Inv. Agr.* 31 (1): 29-38.
- * **ZÚÑIGA, E.** 1985. Ochenta años de control biológico en Chile. Revisión histórica y evaluación de los proyectos desarrollados (1903-83). *Agric. Téc.* 45: 175-183.