



**UNIVERSIDAD DE CHILE**

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



**EFFECTOS DE DEPREDADORES QUE FORRAJEAN EN  
FOLLAJE Y EN SUELO SOBRE EL CONSUMO DE ÁFIDOS EN  
ALFALFA: ¿HAY INTERFERENCIA?**

**PAMELA ALEJANDRA RIVERA GONZÁLEZ**

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

**PROFESORA GUIA: AUDREY GREZ VILLARROEL**

SANTIAGO, CHILE

2007



**UNIVERSIDAD DE CHILE**

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



**EFFECTOS DE DEPREDADORES QUE FORRAJEAN EN  
FOLLAJE Y EN SUELO SOBRE EL CONSUMO DE ÁFIDOS EN  
ALFALFA: ¿HAY INTERFERENCIA?**

**PAMELA ALEJANDRA RIVERA GONZÁLEZ**

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

NOTA FINAL: .....

	NOTA	FIRMA
PROFESOR GUIA : AUDREY GREZ V	.....	.....
PROFESOR CONSEJERO: RIGOBERTO SOLIS	.....	.....
PROFESOR CONSEJERO: JAIME ARAYA	.....	.....

SANTIAGO, CHILE

2007

## **AGRADECIMIENTOS**

Este estudio fue realizado gracias al financiamiento otorgado por la Universidad de Chile, proyecto EN 05/2 y FONDECYT 1070412 a A.A. Grez.

Agradezco a Mario Elgueta, del Museo de Historia Natural de Santiago, por la ayuda prestada en la identificación de las especies de carábidos. Además, agradezco a Alberto Mansilla por la ayuda prestada en el análisis estadístico de los resultados.

Quisiera agradecer en forma muy especial a mi profesora guía por todas sus infinitas ayudas prestadas durante el transcurso de este estudio y a mis dos profesores consejeros por los comentarios que ayudaron a mejorar esta memoria.

## ÍNDICE

RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	5
REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.....	7
HIPÓTESIS.....	14
OBJETIVOS.....	15
MATERIAL Y MÉTODOS.....	16
RESULTADOS.....	23
DISCUSIÓN.....	27
CONCLUSIONES.....	32
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	33

## RESUMEN

El impacto de efectos combinados de algunos enemigos naturales puede ser aditivo, antagónico o sinérgico dependiendo de la cantidad de presas consumidas. Dentro del gremio de depredadores afidófagos, los depredadores que forrajean en el follaje y aquellos que lo hacen en el suelo pueden consumir más áfidos cuando están juntos que separados, porque los áfidos, en presencia de depredadores que forrajean en el follaje, se dejan caer de las plantas incrementando el consumo por parte de los depredadores que forrajean en el suelo, resultando en una interacción sinérgica. Sin embargo, en este gremio también pueden existir interacciones antagónicas, que resultan en un menor consumo de áfidos cuando ambos tipos de depredadores están juntos. En este estudio, usando algunas de las especies de coccinélidos (forrajean en follaje) y carábidos (forrajean en el suelo) que coexisten comúnmente en cultivos de alfalfa en Chile, se evaluó la conducta de caída de *Aphis craccivora* Koch en presencia y ausencia de depredadores que forrajean en el follaje y el impacto combinado de ambos tipos de depredadores sobre las poblaciones de este áfido. Para ello se realizaron experimentos de laboratorio con plántulas de alfalfa, a las que se les aplicó uno de los siguientes tratamientos: 1) Sin depredadores (grupo control), 2) Un coccinélido adulto solo, 3) Un carábido adulto solo, y 4) Un coccinélido adulto y un carábido adulto.

Independiente de la especie de coccinélido en el follaje, una mayor caída de *A. craccivora* desde plantas de alfalfa ocurrió cuando el coccinélido estuvo presente que cuando estuvo ausente, aunque la proporción de caída en ambos casos fue muy baja. Como era esperable, el consumo de áfidos fue mayor cuando ambos depredadores estaban juntos que cuando cada depredador se encontraba solo. La interacción entre depredadores fue aditiva o sinérgica, pero en ningún caso antagónica. Nuestros resultados sugieren que la acción conjunta de coccinélidos y carábidos puede facilitar el control de las poblaciones de áfidos. Sin embargo esto debe ser comprobado en el campo.

**Palabras claves:** *Adalia bipunctata*; *Eriopis connexa*; *Hippodamia variegata*; *Metius flavipes*; *Notiobia cupripennis*; *Aphis craccivora*; *Medicago sativa*; consumo de áfidos; carábidos; coccinélidos; control biológico; interacción depredador-depredador.

## SUMMARY

The impact of the combined effect of several natural enemies can be additive, antagonistic, or synergistic outcomes depending on the amount of prey consumed. Among the aphidophagous predator guilds, foliar-foraging and ground-foraging predators may consume more aphids when combined than when alone, because the aphids in the presence of the foliar-foraging predator, dropping behavior of the plants incrementing for part the predators the consume that ground-foraging, resulting in an synergistic interaction. Nevertheless, in this guild also may is antagonistic interactions, resulting in the less consume the aphid when both types of predators when combined. In the present study, using some of the most common coccinellid and carabid species coexisting in alfalfa crops in Chile, the dropping behavior of *Aphis craccivora* Koch in the presence of foliar-foraging predators, and the combined impact of foliar and ground-foraging predators on aphid populations. For this, it is performed experiments under laboratory conditions in alfalfa plants, one the next treatments were applied: 1) No predator (control), 2) One adult coccinellid alone, 3) One adult carabid alone, and 4) One adult each coccinellid and carabid.

Independently of the foliar-foraging predator species, a higher proportion of *A. craccivora* dropped from the alfalfa plants when coccinellids were present than when absent, though, the proportion that dropped in both cases was very low. Aphid consumption was higher when foliar-foraging predators and ground-foraging predators were combined than when each predator was alone. The interaction between predators was additive or synergistic, but never antagonistic. Our results suggest that these species of coccinellids and carabids might be good partners in controlling aphid populations. Nevertheless this must be verified in the field.

**Key Words:** *Adalia bipunctata*; *Eriopis connexa*; *Hippodamia variegata*; *Metius flavipes*; *Notiobia cupripennis*; *Aphis craccivora*; *Medicago sativa*; aphid consumption; carabids; coccinellids; biological control; predator-predator interactions.

## INTRODUCCIÓN

En Chile existen alrededor de un millón de hectáreas de praderas mejoradas y empastadas artificiales, que permiten la alimentación de ganado, donde la alfalfa es uno de sus principales componentes (ODEPA, 2003). Su rendimiento en muchos casos es limitado, debido al daño causado por las plagas. Una de las formas más eficientes del control de éstas se basa en la acción de enemigos naturales (depredadores, parasitoides o patógenos). La actividad de estos organismos es fundamental, ya que a menudo mantienen a los insectos plagas por debajo de los niveles de daño económico.

El fundamento del control biológico de plagas agrícolas se basa en que la depredación es una de las interacciones ecológicas mediante la cual se regulan las poblaciones, donde uno o más enemigos naturales son introducidos en un cultivo para deprimir sus poblaciones presas y el daño causado en éste. La decisión de introducir una o varias especies de enemigos naturales depende de los efectos netos que tenga cada especie por separado o en conjunto sobre la población plaga y esto depende, en última instancia, de la interacción que se establezca entre ellas (Müller y Brodeur, 2002).

El gremio de enemigos naturales asociados a áfidos es extremadamente diverso e incluye a un gran número de especies patógenas, parasitoides y depredadores (Minks y Harrewijn, 1988). En el gremio de depredadores afidófagos asociados a alfalfa (*Medicago sativa* L.), compuesto por insectos de los órdenes Coleoptera, Diptera, Hemiptera y Neuroptera (Lucas, 2005), el fenómeno de depredación intragremio se ha observado frecuentemente. Sin embargo, entre algunos miembros de las familias de coleópteros Coccinellidae y Carabidae también se pueden dar relaciones sinérgicas. En presencia de coccinélidos, que forrajean principalmente en el follaje, los áfidos se dejan caer del follaje de la planta hacia el suelo, siendo más consumidos por los carábidos, que concentran su actividad en la superficie de éste. De esta forma el consumo de áfidos

es mayor cuando coccinélidos y carábidos están juntos que la suma esperada de sus consumos individuales (Losey y Denno, 1998a; 1998b; 1998c; 1999).

En cultivos de alfalfa en Chile central, los coccinélidos y carábidos también son enemigos naturales de áfidos muy abundantes y diversos. 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, pero las más abundantes son *Eriopis connexa* (Germar), *Hippodamia variegata* (Goeze) y *Adalia bipunctata* (L.). Los carábidos también se encuentran presentes en toda la estación de crecimiento de la alfalfa, aunque su mayor abundancia es en otoño, siendo los géneros más abundantes *Agorum*, *Notiobia*, *Crossonychus*, *Feroniomorpha* y *Metius* (Grez y Zaviezo, 2002).

Estudios previos han indicado que es frecuente que las especies de coccinélidos y carábidos coexistan en gran abundancia en cultivos de alfalfa en Chile, particularmente cuando éstos han sido altamente fragmentados (Grez *et al.*, 2005<sup>1</sup>). Sin embargo, se desconoce cómo estas especies afidófagas se relacionan entre sí. Por ello, en esta Memoria de título se evaluó experimentalmente la relación que se establece entre las especies de depredadores afidófagos de follaje y de suelo, a través de la estimación de la caída de áfidos y del consumo de estas presas.

---

<sup>1</sup> **Grez, A.A.**, T. Zaviezo, S. Díaz y B. Camousseigt. 2005. Efectos de la fragmentación y pérdida de hábitat sobre la densidad de coleópteros afidófagos de follaje y suelo. Resúmenes XLVIII Reunión Anual Sociedad de Biología de Chile, Pucón. Octubre.

## REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

En todo ecosistema, por lo general, existe más de una especie depredadora, que pueden interactuar directa o indirectamente. Las interacciones entre depredadores se pueden categorizar según los efectos sobre cada uno de ellos y según las consecuencias en la conducta y dinámica poblacional de la presa (Soluk, 1993). Así se reconocen: 1) depredadores no interactivos, 2) depredadores que se atacan y matan mutuamente, 3) depredadores que afectan ya sea la conducta de forrajeo o el rango de forrajeo del otro y, 4) depredadores que afectan la conducta de la presa y modifican su susceptibilidad a otros depredadores (Losey y Denno, 1998a). El impacto de los efectos combinados de algunos enemigos naturales puede generar tres efectos diferentes: Aditivo, antagónico o sinérgico (Lucas, 2005). Si dos depredadores no interactúan, entonces el impacto combinado sobre las poblaciones de presas será aditivo, sumándose los impactos individuales. Si una especie de depredador mata a la otra (i.e., depredación intragremio, Polis *et al.*, 1989; Lucas, 2005) o interfiere con la conducta de forrajeo de la otra (Jeffries, 1990), la interacción es antagónica y de la acción conjunta de ambos depredadores menos presas que las esperadas resultarán muertas (Polis *et al.*, 1989; Losey y Denno, 1998a). Por el contrario, algunos depredadores pueden actuar sinérgicamente en un fenómeno llamado “facilitación entre depredadores” (Charnov *et al.*, 1976). Esta interacción sinérgica ocurre cuando la actividad de forrajeo de una especie de depredador altera la conducta o nicho alimentario de la presa, haciéndola más susceptible al ataque de otra especie de depredador (Charnov *et al.*, 1976; Soluk, 1993). Esta interacción sinérgica o facilitadora resulta en un complejo de especies depredadoras que juntas matan más presas que la suma de sus impactos individuales (Soluk, 1993; Losey y Denno, 1998a). La falta de claridad en la forma en que los depredadores se relacionan ha mantenido el debate de si es más eficiente introducir una o más especies de enemigos naturales para el manejo de plagas (e.g., Müller y Brodeur, 2002; Cardinale *et al.*, 2003).

El gremio de enemigos naturales asociados a áfidos es extremadamente diverso e incluye a un gran número de especies patógenas, parasitoides y depredadores (Minks y Harrewijn, 1988). Entre los depredadores afidófagos se describen coleópteros de las familias Coccinellidae y Carabidae, neurópteros de la familia Chrysopidae, dípteros de las familias Syrphidae y Cecidomyiidae, hemípteros de las familias Nabidae, Reduviidae, Miridae, Anthocoridae, Lygaeidae y arácnidos (Lucas, 2005). En éste gremio, el fenómeno de depredación se describe frecuentemente, siendo habitual que esta interacción antagónica sea consecuencia de canibalismo o depredación intragremio (Lucas, 2005). La depredación intragremio es común entre especies de coccinélidos afidófagos y esto sugiere ser una importante fuerza que estructura este gremio (Yasuda y Shinya, 1997; Sato y Dixon, 2004). Por ejemplo, Sato *et al.* (2003), evaluaron la incidencia de canibalismo (i.e., depredación intraespecífica) y depredación intragremio en larvas de tres especies de coccinélidos afidófagos, *Harmonia axyridis* Pallas, *Coccinella septempunctata brucki* Mulsant y *Propylea japonica* Mulsant, asociadas al arbusto *Hibiscus syriacus* L. Cuando las poblaciones de estas especies estaban solas, hubo un cierto porcentaje de mortalidad debida a canibalismo, pero cuando las especies estaban juntas, esta mortalidad incrementó significativamente debido a la depredación intragremio. Esta respuesta, sin embargo, varió entre especies, pues algunas de ellas emigraban antes de ser depredadas.

El fenómeno de depredación intragremio también se ha observado en enemigos naturales de áfidos asociados a alfalfa. Tal es el caso del parasitoide especialista *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Braconidae) que parasita al áfido *Acyrtosiphon pisum* (Harris) y de los depredadores generalistas (hemípteros, coccinélidos y carábidos) que también se alimentan de *A. pisum*. La densidad de pupas de los parasitoides disminuyó un 50% en presencia de depredadores generalistas, lo cual resultó a largo plazo en un efecto no aditivo (menor) en el consumo de áfidos que en ausencia de estos depredadores (Snyder e Ives, 2003). En otro estudio realizado por los mismos autores (Snyder e Ives, 2001), el carábido *Pterostichus melanarius* (Illiger) disminuyó en el corto plazo las poblaciones

de *A. pisum* a través de su consumo. Sin embargo, en el largo plazo este efecto se revirtió debido a la depresión que estos carábidos producen en las poblaciones del parasitoide *A. ervi*, a través de la depredación intragremio que ocurre al consumir las momias (i.e., áfidos parasitados).

Por otro lado, algunos miembros de este gremio de depredadores afidófagos pueden interactuar sinérgicamente, lo que ocurre particularmente entre coccinélidos y carábidos (Losey y Denno, 1998a; 1998b; 1998c; 1999). Los coccinélidos concentran su actividad depredadora en el follaje y los carábidos lo hacen en el suelo. En presencia del coccinélido *Coccinella septempunctata* L., los carábidos de la especie *Harpalus pennsylvanicus* Dej. redujeron significativamente la población de *A. pisum*, lo que no ocurrió en ausencia de los coccinélidos. La explicación a esta interacción sinérgica o de facilitación entre depredadores, tiene que ver con el mecanismo defensivo adoptado por los áfidos en presencia de depredadores en el follaje: *A. pisum* se deja caer desde las ramas de alfalfa hacia el suelo en presencia de depredadores que forrajean en el follaje, haciéndose más susceptible a ser consumido por los depredadores que forrajean en el suelo, lo que incrementaría el control de la población de áfidos (Losey y Denno, 1998a). Este fenómeno de caída es mucho más marcado en presencia de coccinélidos como *C. septempunctata* que frente a otros depredadores (e.g., hemípteros) que forrajean en follaje. En su presencia, el 60% de los áfidos se dejó caer, mientras que en presencia de algunas especies de hemípteros este número disminuyó al 14% y en ausencia de depredadores ocurrió sólo en el 7% de los áfidos (Losey y Denno, 1998c). *A. pisum* desarrolla esta conducta más frecuentemente que otro áfido, *Acyrtosiphon kondoi* Shinji, lo que resulta en un mayor consumo de ésta última especie por *C. septempunctata* y un mayor consumo de *A. pisum* por parte del depredador en el suelo, el carábido *H. pennsylvanicus* (Losey y Denno, 1998b). La interacción sinérgica en este caso es asimétrica pues los carábidos incrementaron la depredación de áfidos en presencia de coccinélidos, pero los coccinélidos no aumentaron su depredación en presencia de carábidos (Losey y Denno, 1998a).

Debido a que los coccinélidos forrajean la mayor parte del tiempo en el follaje y, por otra parte, los carábidos forrajean principalmente en el suelo, una relación antagónica como depredación intragremio o interferencia entre depredadores es poco probable (Losey y Denno, 1999). Sin embargo, esta interacción antagónica no puede ser descartada, porque si bien los carábidos forrajean la mayor parte del tiempo en el suelo, eventualmente pueden escalar por el tallo de la alfalfa, pudiendo entonces establecer contacto físico con los coccinélidos. Synder e Ives (2001) demostraron que los carábidos son capaces de subir a plantas de alfalfa cortas (4 cm.) y altas (20 cm.). Estos carábidos pueden consumir áfidos inmóviles (e.g., momias) en plantas de las dos alturas, disminuyendo así el porcentaje de parasitismo en áfidos, pero además, redujeron fuertemente poblaciones de áfidos móviles cuando la alfalfa está corta y en muy baja cantidad cuando la alfalfa está alta. Esto se debe a que las plantas altas proveen de refugios a los áfidos, los que pueden escapar más eficientemente de la depredación de carábidos. Este refugio se pierde cuando la alfalfa es cortada, quedando los áfidos más expuestos a ser consumidos por carábidos. Asimismo los coccinélidos, pueden bajar del follaje hacia el suelo durante parte del día, dependiendo de la temperatura e intensidad de la luz solar. Por ejemplo, en condiciones naturales *C. septempunctata* se desplaza entre las plantas y el suelo para su termorregulación, así durante mañanas frías toma el sol a nivel del suelo durante algunas horas, pero alrededor del mediodía la mayor parte de los individuos se refugia en las plantas (Honek, 1985). Estas actividades diarias de coccinélidos y carábidos pueden intensificar la interferencia entre depredadores, la competencia o la depredación intragremio.

### **Insectos depredadores en cultivos de alfalfa**

En Chile existen alrededor de un millón de hectáreas de praderas mejoradas y empastadas artificiales, donde la alfalfa es uno de sus principales componentes (ODEPA, 2003). En este cultivo, el complejo de enemigos naturales es muy diverso (Pimentel y Wheeler, 1973). 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 depredadoras y saprófagas (Zaviezo *et al.*, 2004). Esto sugiere que los cultivos de alfalfa podrían tener gran importancia como fuente de insectos depredadores y favorecer el control de plagas del mismo cultivo o de cultivos adyacentes. 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, en alfalfa generalmente no se 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). Debido a su largo ciclo vegetativo, la composición y abundancia de la entomofauna puede variar dependiendo de 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 impulsado 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; 2002).

Los coccinélidos y carábidos son reconocidos como organismos benéficos importantes en sistemas agrícolas (Obrycki y Kring, 1998; Kromp, 1999; Symondson *et al.*, 2002). Los coccinélidos se consideran como los depredadores más importantes en el control de poblaciones de áfidos debido a su gran abundancia y altas tasas de consumo, a pesar que en ciertas circunstancias los carábidos pueden tener igual o mayor impacto que los

coccinélidos (Barney *et al.*, 1984; Losey y Denno, 1998a). En cultivos de alfalfa en Chile central, coccinélidos y carábidos también son insectos afidófagos muy abundantes y diversos. Entre los coccinélidos se describen cerca de diez especies nativas e introducidas que se desarrollan en diversas etapas de la estación de crecimiento de la alfalfa. Las especies que dominan numéricamente son *E. connexa*, *H. variegata*, *A. bipunctata*, la primera durante primavera y/o verano y las dos últimas a inicios de otoño o en primavera, aunque todas estas especies están presentes en toda la estación de crecimiento de la alfalfa (Grez, 1997; Grez *et al.*, 2004b; Zaviezo *et al.*, 2004; Díaz, 2006). Entre los carábidos dominan las especies de los géneros *Agonum*, *Notiobia*, *Crossonychus*, *Feroniomorpha* y *Metius*, que se encuentran presentes en toda la estación de crecimiento de la alfalfa, aunque su mayor abundancia es en otoño (Grez y Zaviezo, 2002; Zaviezo *et al.*, 2004; Camousseigt, 2005).

Los depredadores afidófagos que forrajean en el follaje (coccinélidos) y los que forrajean en el suelo (carábidos) pueden interactuar ya sea positiva o negativamente y esta interacción podría intensificarse si ambos depredadores se hacen más abundantes en el mismo tipo de paisaje. Grez *et al.* (2005<sup>1</sup>) evaluaron a través de estudios de campo en parches de alfalfa en zona central de nuestro país, cómo la fragmentación y pérdida de hábitat afectan la densidad de depredadores que habitan en el follaje (coccinélidos) y en el suelo (carábidos), en el corto y largo plazo (verano y otoño). Los resultados indicaron que la configuración del paisaje afectó a las especies de ambos grupos de depredadores de manera diferente, con algunas especies aumentando su densidad y otras disminuyéndola como consecuencia de la fragmentación y pérdida de hábitat. Así, la densidad de *E. connexa* nunca fue afectada por el tipo de paisaje, mientras que varias especies de depredadores forrajeadores en follaje y en suelo incrementaron su densidad en los paisajes con mayor pérdida de hábitat y fragmentación (e.g., *Hyperaspis sphaeridioides* (Mulsant), *A. bipunctata* y el conjunto de especies de carábidos). Por ello, es muy probable que las especies de coccinélidos y carábidos coexistan en gran densidad en cultivos de alfalfa, particularmente cuando estos cultivos han sido altamente

fragmentados, lo que podría aumentar la probabilidad de encuentro entre ambos tipos de depredadores, modular las interacciones intragremio y la eficiencia en el control de plagas.

Por lo anterior, es importante saber si esta coexistencia en altas densidades de coccinélidos y carábidos asociados a alfalfa conlleva a una mayor o menor eficiencia en el consumo de áfidos. Hasta el desarrollo de éste estudio se desconoce cómo estas especies afidófagas se relacionan entre sí. Por esto, en esta Memoria de título, usando algunos de los coccinélidos y carábidos más comúnmente asociados a cultivos de alfalfa en Chile, se evaluó a través de experimentos bajo condiciones de laboratorio, la conducta de caída de áfidos en presencia de depredadores forrajeadores en follaje y el consumo de presas (e.g., áfidos) por parte de distintos depredadores, para así determinar el impacto combinado por parte de depredadores en el follaje y suelo sobre la población de áfidos.

## **HIPÓTESIS**

Si existe interferencia entre depredadores que forrajean en el follaje y los que forrajean en el suelo, el consumo de presas por individuo será menor cuando ambos depredadores estén juntos que cuando estén separados, lo que reflejará una interacción antagónica. Por el contrario, si existe una facilitación entre depredadores en el follaje y suelo, el consumo de presas por individuo será mayor cuando ambos depredadores estén juntos que el esperado para la suma de sus consumos individuales, lo que resultará en una interacción sinérgica. Si el consumo es igual la interacción será aditiva.

## **OBJETIVO GENERAL**

Estudiar experimentalmente la relación que se establece entre las especies de depredadores afidófagos que forrajean en el follaje y en el suelo (coccinélidos y carábidos, respectivamente), a través de la estimación del consumo de presas.

## **OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

1. Evaluar la conducta de caída de áfidos al estar presente los depredadores en el follaje.
2. Determinar experimentalmente el número de áfidos consumidos por depredadores en el follaje y suelo cuando éstos están juntos y separados, y con ello estimar si la relación entre éstos depredadores es positiva (sinérgica), negativa (antagónica) o neutra (aditiva).
3. Registrar posibles conductas en los depredadores durante el curso de los experimentos.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Este estudio se realizó entre septiembre 2005 y abril 2006, en el Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias de la Universidad de Chile, en la comuna de La Pintana, Santiago, Región Metropolitana, Chile.

Para realizar el estudio, durante los meses de junio-julio 2005 se sembraron semillas de alfalfa (*M. sativa*, variedad California 55) en almácigos, las que luego se transplantaron a bolsas de polietileno negro de 10 cm. de diámetro y fueron mantenidas en invernadero hasta ser utilizadas en los experimentos. Como depredadores que forrajean en el follaje (Coccinellidae) se utilizaron a las especies *A. bipunctata*, *E. connexa* y *H. variegata* y, como depredadores que forrajean en el suelo (Carabidae), a las especies *Metius flavipes* Dej. y *Notiobia cupripennis* (Germar), insectos depredadores muy abundantes en cultivos de alfalfa en Chile central y que pueden coexistir en todas las estaciones de crecimiento de la alfalfa (Grez, 1997; Klein y Waterhouse, 2000; Grez *et al.*, 2004b; Zaviezo *et al.*, 2004; Camousseigt, 2005; Díaz, 2006). Como presa se utilizó a la especie de áfido más abundante de alfalfa, *A. craccivora*, colectados en alfalfa cercanas a la Facultad y mantenidos en el invernadero sobre plántulas de alfalfa.

Los insectos depredadores también se colectaron en alfalfa cercanas a la Facultad y las especies se identificaron mediante claves taxonómicas y comparaciones con colecciones de referencia del laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias de la Universidad de Chile y de la sección de Entomología del Museo Nacional de Historia Natural. Estos fueron mantenidos en ayuno 24 horas previas a los experimentos, ya que de esta forma se maximiza la conducta depredadora al reducir el tiempo de búsqueda de sus presas (Frazer y Gilbert, 1976; Carter y Dixon, 1982; Losey y Denno, 1999; Mundy *et al.*, 2000).

Los experimentos se realizaron siguiendo la metodología usada por Losey y Denno (1998a, b). Cuando las plantas alcanzaron un tamaño de aproximadamente 15 cm. y presentaban abundantes hojas, se les agregaron 30 áfidos (ninfas de cuarto o quinto estadio) de *A. craccivora*, que se dejaron durante 12 horas en cajitas clip prendidas del follaje, para permitir su establecimiento en las plantas (Fig.1). Luego de este tiempo, las cajitas clip fueron retiradas y los depredadores adultos fueron agregados a cada planta. Para cada una de las seis combinaciones de especies (Tabla 1), cada experimento consistió en cuatro tratamientos simultáneos (Soluk y Collins, 1988): 1) Sin depredadores (grupo control), 2) Un coccinélido adulto solo, 3) Un carábido adulto solo y 4) Un coccinélido adulto y un carábido adulto. Este tipo de método en que se adicionan depredadores en vez de reemplazarlos ha sido también usado por Cardinale *et al.* (2003), quienes discuten sus ventajas por sobre el método de reemplazo.

Para evitar la emigración de los insectos de las plantas experimentales, estas fueron aisladas en cilindros de plástico transparente (20 x 15 cm.), enterrados en el suelo, rodeados con cinta masking-tape y cubiertos con un tul muy fino sujeto al cilindro mediante bandas elásticas. La superficie de suelo de las plantas experimentales fue cubierta con greda, para facilitar el encuentro de áfidos al revisar los experimentos (Fig. 2). Los áfidos y depredadores se dejaron interactuar por 24 horas. Luego, los depredadores fueron removidos y los áfidos restantes (vivos y muertos) contados y anotada su ubicación (i.e., en el follaje o en el suelo). Cada tratamiento se replicó 12 veces para cinco de las seis combinatorias de especies y 10 veces para la combinatoria restante (*Adalia bipunctata* y *Metius flavipes*) (Losey y Denno, 1998a; Snyder e Ives, 2003). Los experimentos fueron realizados en fechas diferentes. Los insectos fueron utilizados sólo una vez en los experimentos, para luego ser liberados en el campo.

Mientras se realizaba cada experimento, las plantas experimentales fueron mantenidas en una cámara de crianza simulando condiciones naturales (fotoperíodo 12:12 L:D, con una temperatura de 14° C min. y 21° C máx.).



**FIG. 1.** Incorporación de *A. craccivora* a plántula de alfalfa. Se muestra en la fotografía las cajitas clip prendidas al follaje para el establecimiento de áfidos.



**FIG. 2.** Adición de depredadores a plantas experimentales. Se muestra en la fotografía a las plantas aisladas para evitar la emigración de insectos. Estas son mantenidas al interior de la cámara de crianza.

**TABLA 1.** Lista de fechas (bloques) en que se realizaron los experimentos para cada combinatoria de especies de depredadores.

<b>Combinatoria de depredadores</b>	<b>Número de réplicas</b>	<b>Fechas (Bloques)</b>
<i>E. connexa</i> – <i>A. cupripennis</i>	4	13 Dic
	1	20 Dic
	4	21 Dic
	2	27 Dic
	1	28 Dic
<i>E. connexa</i> – <i>M. flavipes</i>	5	14 Dic
	4	20 Dic
	3	27 Dic
<i>H. variegata</i> – <i>A. cupripennis</i>	2	04 Oct
	2	24 Oct
	3	07 Nov
	2	15 Nov
	2	23 Nov
	1	29 Nov
<i>H. variegata</i> – <i>M. flavipes</i>	2	25 Oct
	2	22 Nov
	2	29 Nov
	5	30 Nov
	1	13 Dic

<i>A. bipunctata</i> – <i>A. cupripennis</i>	3	21 Sept
	3	27 Sept
	2	28 Sept
	4	11 Abr
<i>A. bipunctata</i> – <i>M. flavipes</i>	1	21 Sept
	1	28 Sept
	3	04 Oct
	3	11 Oct
	2	12 Oct

---

### Análisis de datos

Para evaluar si *A. craccivora* se dejaba caer de las plantas de alfalfa con mayor frecuencia en presencia de coccinélidos (Losey y Denno, 1998b), al final de cada experimento (luego de 24 horas) se contabilizaron de áfidos vivos encontrados en la planta y en la superficie del suelo, tanto en el tratamiento con un coccinélido y en el tratamiento control. Luego se calculó la proporción de áfidos caídos (número de áfidos en suelo/ número de áfidos en el suelo + número de áfidos en la planta) en ambos casos. El efecto de la especie de coccinélido, la presencia o ausencia de coccinélidos y su interacción sobre la proporción de áfidos caídos fue analizado a través de un análisis de varianza (ANDEVA), con las fechas consideradas como bloques. Previo al análisis, los datos fueron transformados mediante  $\sqrt{\text{arcoseno}}$ . La comparación de medias se hizo a través de la prueba de Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

El consumo de áfidos se determinó por la sustracción entre el número de inicial y final de áfidos vivos en cada planta experimental. Ocasionalmente en los tratamientos control no fue posible encontrar algunos áfidos (1,8 de un número inicial de 30 áfidos por

planta), probablemente porque se escondían debajo de la greda. Por esta razón, el número de áfidos remanentes en los tratamientos con depredadores fueron corregidos por su respectivo control, usando la fórmula de Abbott (1925):

$$\text{Consumo de áfidos corregido (\%)} = (1 - \text{ind. vivos en } T_D / \text{ind. vivos en } T_C) * 100$$

Donde,

$T_D$  = tratamientos que incluyen depredadores (T2, T3, T4)

$T_C$  = control (T1).

El efecto de la combinación de especies de depredadores, del tratamiento depredador y su interacción en el consumo total de áfidos, fue analizado mediante un ANDEVA, con las fechas consideradas como bloques. La condición de normalidad fue analizada a través de la prueba de Shapiro-Wilks (Zar, 1996) y la comparación de medias se hizo a través de la prueba de Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

Finalmente, para determinar si la interacción entre depredadores fue antagónica, aditiva o sinérgica, fue comparada la tasa de depredación observada para ambos depredadores combinados con la tasa esperada. Siguiendo a Losey y Denno (1998a), los valores esperados para cada experimento fueron calculados mediante la ecuación de Soluk (1993):

$$C_{fe} = N_{af} (P_{coc} + P_{car} - P_{coc}P_{car})$$

Donde,  $C_{fe}$  es el consumo combinado estimado, ( $N_{af}$ ) es la densidad de áfidos inicial, y  $P_{coc}$  y  $P_{car}$  son las probabilidades de un áfido de ser consumido (número de áfidos consumidos/ densidad inicial de áfidos) por un coccinélido o un carábido, respectivamente, durante un período de interacción de 24 horas. Esta ecuación asume una falta de independencia en las probabilidades de captura (i.e., la captura de la presa

por uno u otro depredador disminuye la probabilidad de captura del otro), lo cual parece ser un escenario más real que asumir una independencia completa entre los depredadores (Soluk, 1993). Debido a que no se tenía ninguna información previa sobre como éstas especies de coccinélidos y carábidos interactuaban (sinérgica o antagónicamente), los valores observados y esperados fueron comparados con una prueba de t pareada de dos colas. Adicionalmente se estuvo atento ante fenómenos de depredación intragremio y también si los coccinélidos se encontraban a nivel de suelo o los carábidos en el follaje.

Todos los análisis estadísticos fueron hechos utilizando InfoStat (2004).

## RESULTADOS

Independiente de la especie de coccinélido, una proporción significativamente mayor de *A. craccivora* se deja caer de las plantas de alfalfa cuando los coccinélidos estuvieron presentes que cuando estuvieron ausentes (Tabla 2), aunque, la proporción de caída en ambos casos fue muy baja (media  $\pm$  1 EE  $0,25 \pm 0,02$  y  $0,04 \pm 0,01$ , respectivamente).

**TABLA 2.** Resultados del ANDEVA para el efecto de la especie de coccinélido, su presencia y su interacción sobre la conducta de caída de áfidos.

Fuente de variación	<i>gl</i>	CM	valor <i>F</i>	valor <i>P</i>
Bloque	20	0,02	1,32	0,1835
Especie de coccinélido	2	0,02	1,39	0,2525
Presencia de coccinélido	1	1,41	109,05	<0,0001
Especie de coccinélido *	2	0,02	1,38	0,2547
Presencia de coccinélido				
Error	114	0,01		
Total	139			

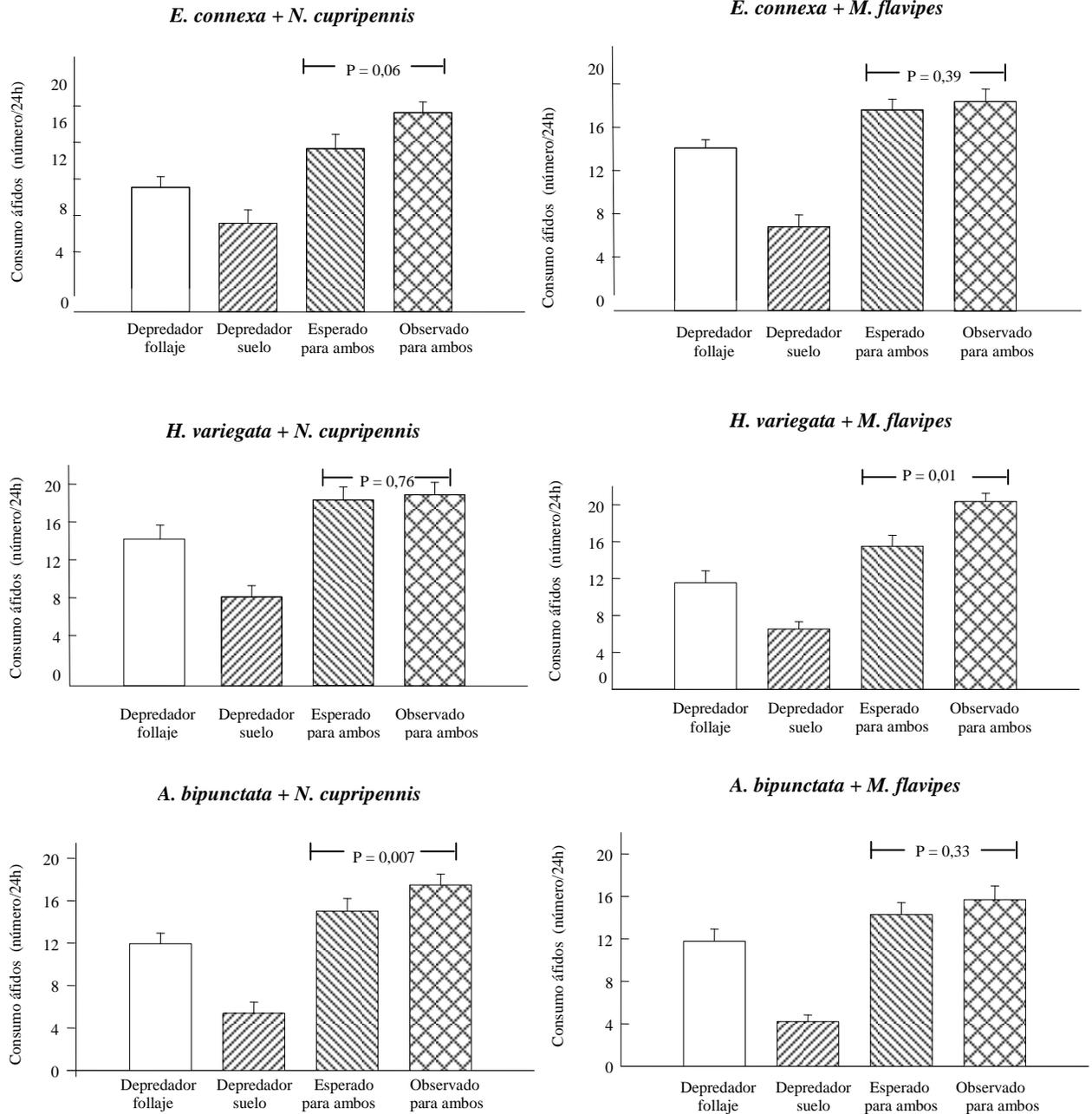
El consumo de áfidos varió entre coccinélidos y carábidos. Al estar ambos tipos de depredadores presentes el consumo fue  $\sim$  18 áfidos por día (media  $\pm$  1 EE  $17,31 \pm 0,46$ ). Los coccinélidos consumieron  $\sim$  12 áfidos por día (*E. connexa*:  $11,96 \pm 0,80$ , *H. variegata*:  $12,04 \pm 0,97$ , *A. bipunctata*:  $11,27 \pm 0,74$ ), en tanto los carábidos sólo consumieron  $\sim$  6 áfidos por día (*A. cupripennis*:  $6,47 \pm 0,71$ , *M. flavipes*:  $5,65 \pm 0,53$ ).

Para todas las combinatorias de especies, el efecto del tratamiento depredador en el consumo diario de áfidos fue significativo (Tabla 3). El consumo de áfidos fue mayor cuando coccinélidos y carábidos estuvieron combinados que cuando cada uno estuvo solo. Cuando estuvieron combinados, el consumo diario de áfidos fue con 1,3 a 1,7

veces mayor que cuando sólo estuvo el coccinélido presente, y 2,3 a 3,8 veces mayor que cuando sólo estuvo el carábido presente (Fig. 3).

**TABLA 3.** Resultados del ANDEVA para el efecto de la combinatoria de especies (seis combinaciones) tratamiento depredador (sólo o combinado) y su interacción sobre el consumo de áfidos.

Fuente de variación	<i>gl</i>	CM	valor <i>F</i>	valor <i>P</i>
Bloque	20	35,89	2,65	0,0004
Combinatoria de especies	5	9,94	0,73	0,5995
Tratamiento depredador	2	2526,02	186,42	<0,0001
Combinatoria de especies *	10	14,27	1,05	0,4013
Tratamiento depredador				
Error	172	13,55		
Total	209			



**FIG. 3.** Consumo diario de áfidos (*A. craccivora*) por depredadores que forrajean en el follaje (*E. connexa*, *H. variegata* y *A. bipunctata*) y depredadores que forrajean en el suelo (*A. cupripennis* y *M. flavipes*), cuando actúan solos o en combinación (valores esperados y observados). Datos corregidos por fórmula de Abbott (1925) (media  $\pm$  EE). En la figura se muestran las probabilidades resultantes de la prueba de t para las diferencias entre el consumo esperado y observado.

Cuando los depredadores estuvieron combinados, el consumo de áfidos fue siempre mayor o similar a lo esperado si ellos actuaran aditivamente (i.e., no existe interacción entre depredadores). En cuatro de las seis combinatorias de depredadores (*E. connexa*-*N. cupripennis*, *E. connexa*-*M. flavipes*, *H. variegata*-*N. cupripennis*, y *A. bipunctata*-*M. flavipes*) la interacción fue aditiva, ya que no hubieron diferencias estadísticamente significativas entre el consumo de áfidos observado y esperado. En las otras dos combinatorias (*H. variegata*-*M. flavipes* y *A. bipunctata*-*N. cupripennis*), la interacción fue sinérgica porque la tasa de consumo combinado observado fue significativamente mayor que lo esperado (Tabla 4).

**TABLA 4.** Resultados de prueba de t pareada de dos colas para el consumo combinado, observado y esperado (media  $\pm$  EE), de *A. craccivora* con distintas combinatorias de depredadores. Los valores esperados fueron obtenidos a partir de la Ecuación de Soluk (1993).

Combinatoria depredadores	Observado	Estimado	N	t	P(dos-colas)
<i>E. connexa</i> – <i>N. cupripennis</i>	19,3 $\pm$ 1,2	15,3 $\pm$ 1,6	12	2,02	0,06
<i>E. connexa</i> - <i>M. flavipes</i>	18,4 $\pm$ 1,1	17,6 $\pm$ 1,0	12	0,89	0,39
<i>H. variegata</i> – <i>N. cupripennis</i>	18,9 $\pm$ 1,3	18,3 $\pm$ 1,4	12	0,31	0,76
<i>H. variegata</i> – <i>M. flavipes</i>	20,4 $\pm$ 0,9	15,5 $\pm$ 1,2	12	3,10	0,01
<i>A. bipunctata</i> – <i>N. cupripennis</i>	17,5 $\pm$ 1,0	15,0 $\pm$ 1,2	12	3,31	0,007
<i>A. bipunctata</i> – <i>M. flavipes</i>	15,7 $\pm$ 1,3	14,3 $\pm$ 1,1	10	1,04	0,33

## DISCUSIÓN

La conducta de caída de insectos fitófagos cuando están presentes los depredadores forrajeadores en el follaje o parasitoides ha sido documentada varias veces. Sin embargo, existen distintas interpretaciones a esta conducta. Algunos autores la definen como una conducta estratégica de defensa (Gross, 1993; Losey y Denno, 1998b, c), pero otros la cuestionan como una conducta de mala adaptación (Dixon, 2000). Incluso algunos la llaman “adaptación suicida”, porque los áfidos luego de ser parasitados caen de su sitio de alimentación quedando más expuestos al ataque de los depredadores en el suelo (Mc Allister y Roitberg, 1987; Mc Allister *et al.*, 1990; Chau y Mackauer, 1997). Si esta conducta es defensiva o de mala adaptación depende del balance entre las oportunidades de alimentación para los áfidos y del riesgo de aumentar su mortalidad. Los primeros estados ninfales de áfidos tienen bajas reservas y la caída no los favorece como forma de escape, a diferencia de los últimos estados ninfales y adultos, que tienen mayor energía y además son más móviles pudiendo escapar de los depredadores en el suelo y regresar a la planta con mayor facilidad (Dill *et al.*, 1990). Esta conducta de caída también ha sido observada en larvas afidófagas, para evitar la depredación intragremio por parte de otras larvas o por insectos depredadores adultos (Sato *et al.*, 2005). En esta Memoria de título se registró este fenómeno en *A. craccivora*, independiente de las especies de coccinélidos, la caída en áfidos fue significativamente mayor en presencia que en ausencia de coccinélidos. Sin embargo, la proporción de áfidos que cayó fue muy baja, con sólo un 7% dejándose caer cuando los coccinélidos estuvieron presentes y menos de un 1% cuando los coccinélidos estuvieron ausentes. Estos porcentajes contrastan claramente con los encontrados por Losey y Denno (1998b), donde un 73% de *A. pisum* y un 42% de *A. kondoi* cayeron de las plantas de alfalfa en presencia de *C. septempunctata*, y menos de un 3% en su ausencia. Así, para las especies involucradas en nuestros experimentos, la conducta de caída probablemente no es un factor importante en incrementar el consumo de áfidos por parte de los depredadores que forrajean en el suelo. Sin embargo, también es posible que el bajo porcentaje de áfidos caídos pueda deberse a un artefacto del muestreo. La conducta de

caída de áfidos en nuestros experimentos fue evaluada después de 24 horas, mientras que en el trabajo de Losey y Denno (1998b) lo fue luego de sólo 2 horas. Por ello, en nuestro caso los áfidos caídos pudieron haber subido nuevamente a las plantas, lo que nos habría llevado posiblemente a subestimar la conducta de caída.

Tanto coccinélidos y carábidos son reconocidos como organismos benéficos importantes en sistemas agrícolas (Obrycki y Kring, 1998; Kromp, 1999; Symondson *et al.*, 2002). Los coccinélidos son aceptados como los más importantes en el control de poblaciones de áfidos debido a su gran abundancia y altas tasas de consumo, a pesar que en ciertas circunstancias los carábidos pueden tener igual o mayor impacto que los coccinélidos (Barney *et al.*, 1984; Losey y Denno, 1998a). En nuestro estudio, los coccinélidos consumieron el doble de áfidos que los carábidos, sugiriendo que ellos pueden ser más eficientes en el control de poblaciones de áfidos que los carábidos. De hecho, las dos especies de depredadores que forrajean en el suelo consumieron una muy baja cantidad de áfidos cuando están solos. Por ello, probablemente en ausencia de coccinélidos su impacto en la población de áfidos puede ser muy bajo. Esto no es un resultado inesperado, ya que es bien conocido que los coccinélidos adultos, aunque tienen un amplio rango dietario, consumen principalmente áfidos (Dixon, 2000), mientras que los carábidos son típicamente polívoros, incluyendo no sólo áfidos en su dieta sino también otros insectos e incluso materia vegetal (Kromp, 1999). De hecho, *N. cupripennis* se ha descrito como consumidor de semillas de malezas (Lietti *et al.*, 2000).

En la naturaleza, una interacción antagónica entre coccinélidos y carábidos puede ocurrir. Aún cuando los carábidos forrajean la mayor parte del tiempo en el suelo, ellos pueden eventualmente escalar o subir por el tallo de la alfalfa, pudiendo interactuar directamente con coccinélidos en el follaje. Así mismo, los coccinélidos durante una parte del día se mueven desde el follaje hacia el suelo, dependiendo de la temperatura y la intensidad de la luz solar. Por ejemplo en condiciones naturales, *C. septempunctata* requiere para su termorregulación asolearse en mañanas frías durante algunas horas a nivel del suelo, pero alrededor del mediodía la mayor parte de los individuos se refugian

en las plantas (Honek, 1985). Los carábidos, por su parte, tienen su primera aproximación a los áfidos en el suelo, pero este estímulo puede inducir que ellos escalen en las plantas en su búsqueda (Griffiths, 1982). Snyder e Ives (2001) demostraron que los carábidos pueden escalar plantas de alfalfa corta e interactuar fuertemente con los áfidos en estas condiciones, y con menor frecuencia cuando las plantas están altas. Las plantas en nuestro estudio tenían una altura de sólo 15 cm., por lo que los carábidos pudieron subirse a ellas y consumir áfidos. De hecho, en 10 ocasiones se observaron carábidos en el follaje de las plantas. Esta conducta, puede explicar el consumo de áfidos por parte de carábidos en ausencia de coccinélidos, además del consumo en el suelo de los áfidos que igualmente caen por azar. Las actividades diarias de coccinélidos y carábidos pueden aumentar la competencia por interferencia o depredación intragremio. A pesar de esto, durante el curso de nuestros experimentos nunca registramos depredación intragremio, ni observamos un menor consumo de áfidos cuando ambos depredadores estaban presentes (lo que podría ocurrir cuando existen conductas antagónicas), a pesar que en 10 de las 140 plantas experimentales (7,14%) que incluían carábidos ellos fueron encontrados en el follaje. Los coccinélidos nunca fueron encontrados en el suelo. En lugar de ello, para todas las combinatorias de especies de depredadores, cuando ambos depredadores se encontraban juntos, el consumo de áfidos fue mayor que cuando cada depredador se encontraba solo. Es más, en todas las combinaciones de depredadores, los depredadores establecieron una interacción aditiva o sinérgica, pero nunca antagónica, pues consumieron igual o más áfidos que lo esperado para la suma de sus consumos individuales (Ecuación Soluk, 1993). Cuando la interacción depredador-depredador en una comunidad es aditiva o sinérgica este complejo de depredadores fomenta la estabilidad e impide un brote de las poblaciones plagas o presas (Losey y Denno, 1998a). Así, según nuestros resultados, obtenidos bajo condiciones de laboratorio, las especies de coccinélidos y carábidos usados en nuestros experimentos son potencialmente buenos compañeros en el control biológico de poblaciones de *A. craccivora* en alfalfa.

El mecanismo fundamental de las interacciones aditivas o sinérgicas entre estos depredadores queda sólo en parte aclarado, debido a que nuestro diseño experimental no nos permite identificar si el alto consumo de áfidos cuando ambos depredadores estuvieron juntos fue debido al incremento de consumo por parte de los coccinélidos, carábidos o por parte de ambos. Si la conducta de caída ocurriera más intensamente, el alto consumo podría ser atribuido al incremento en la alimentación de forrajeadores de suelo (Losey y Denno, 1998a). Pero, considerando que esta conducta fue muy infrecuente, y que los carábidos pueden subir eventualmente a las plantas, consumiendo allí áfidos, la conducta de caída de áfidos no sería el mecanismo que determinaría la interacción sinérgica observada en *H. variegata*-*M. flavipes* y *A. bipunctata*-*N. cupripennis*.

Las interacciones antagónicas pueden aparecer a bajas densidades de presas (Lucas *et al.*, 1998; Obrycki y Kring, 1998; Jakobsen *et al.*, 2004). Por ejemplo, Chang y Eigenbrode (2004), evaluaron como la superficie de las hojas de arvejas, con dos niveles de ceras cuticulares, afectaban la interacción entre el coccinélido *Hippodamia convergens* Guérin-Ménéville y el carábido *Poecilus scitulus* Le Conte, en relación al consumo de su presa, el áfido *A. pisum*. A diferencia de Losey y Denno (1998a), independientemente de los dos niveles de cera, los depredadores establecieron interacciones antagónicas entre sí (i.e., de depredación intragremio, con los carábidos consumiendo a los coccinélidos), debido a una baja densidad de áfidos (< 15 áfidos). Por otra parte, interacciones sinérgicas entre depredadores ocurren frecuentemente a altas densidades de presas (Losey y Denno, 1998a; Chang y Eigenbrode, 2004). Por ejemplo, Losey y Denno (1998a) encontraron que a densidades iniciales menores a 40 áfidos, como las usadas en nuestro estudio, el consumo observado cuando ambos depredadores estaban presentes fue ligeramente mayor que el consumo esperado, pero a densidades mayores a 40 áfidos, el consumo observado fue marcadamente mayor que lo esperado. Debido a esto, es necesario en el futuro realizar experimentos similares a los de esta Memoria de título, pero con densidades variables de *A. craccivora*.

Nuestros experimentos fueron realizados bajo condiciones controladas en el laboratorio. En el campo muchos otros factores pueden modificar las interacciones entre depredadores, como las características de las plantas, la configuración del hábitat o el tipo de hábitat que rodea a un cultivo (Chang y Eigenbrode, 2004; Grez *et al.*, 2004a, b; Zaviezo *et al.*, 2006). Por ejemplo, en cultivos de alfalfa altamente fragmentados, los coccinélidos y los carábidos se encontraron más concentrados en fragmentos pequeños, pudiendo interactuar más fuertemente entre sí (Grez *et al.*, 2004a; Zaviezo *et al.*, 2006). Por ello, es necesario evaluar también estas interacciones bajo condiciones de campo, en un escenario más complejo pero más real. De esta forma, se podrá avanzar en el desarrollo de estrategias sustentables para el manejo de plagas.

## CONCLUSIONES

- La caída de áfidos en presencia de depredadores que forrajean en el follaje (coccinélidos) fue mayor que en su ausencia. Sin embargo, esta conducta fue poco frecuente en relación a lo que se ha observado en otros áfidos.
- Los coccinélidos consumieron diariamente más del doble de áfidos que los carábidos, lo que sugiere que pueden ser más eficientes en el control de las poblaciones de áfidos.
- Cuando ambos depredadores se encuentran juntos, el consumo de áfidos fue igual o mayor que el esperado teóricamente, sugiriendo que estas especies de depredadores interactúan de manera aditiva o sinérgica, pero en ningún caso antagónica.
- Lo anterior sugiere que la coexistencia de estas especies de coccinélidos y carábidos en cultivos de alfalfa no interferirá en su capacidad de controlar las poblaciones de áfidos. Por el contrario, la acción conjunta de ambos tipos de depredadores puede ser beneficiosa para el control de plagas.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

**ABBOTT, W.A.**1925. A method for computing the effectiveness of an insecticide. *Journal of Economic Entomology* 18: 265-267.

**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.

**BARNEY, R.J.; LAMP, W.O.; ARMBRUST, E.J.; KAPUSTA, G.** 1984. Insect predator community and its response to weed management in spring-planted alfalfa. *Protection Ecology* 6:23-33.

**CAMOUSSEIGT, B.** 2005. Abundancia y riqueza de especies de coleópteros epigeos en parches de alfalfa que difieren en fragmentación y pérdida de hábitat. Memoria de Título, Médico Veterinario. Departamento de Ciencias Biológicas Animales, Fac. Cs. Veterinarias y Pecuarias, U. de Chile. 63 p.

**CARDINALE, B.J.; HARVEY, C.T.; GROSS, K.; IVES, A.** 2003. Biodiversity and biocontrol: emergent impacts of a multienemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem. *Ecology Letters* 6: 857-865.

**CARTER, M.C.; DIXON, A.F.G.** 1982. Habitat quality and foraging behaviour of coccinellids larvae. *Journal of Animal Ecology* 51: 865-878.

**CHARNOV, E.L.; ORIAN, G.H.; HYATT, K.** 1976. Ecological implications of resource depression. *American Naturalist* 110: 247-259.

**CHANG, G.C.; EIGENBRODE, S.D.** 2004. Delineating the effects of a plant trait on interactions among associated insects. *Oecologia* 139: 123-130.

**CHAU, A.; MACKAUER, M.** 1997. Dropping of pea aphids from feeding site: a consequence of parasitism by the wasp, *Monoctonus paulensis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 83: 247-252.

**DÍAZ, S.** 2006. Efectos independientes y en conjunto de la fragmentación y pérdida de hábitat sobre la abundancia, permanencia y movimiento de coccinélidos (Coleoptera: Coccinellidae) asociados a alfalfa. Memoria de Título, Médico Veterinario. Departamento de Ciencias Biológicas Animales, Fac. Cs. Veterinarias y Pecuarias, U. de Chile. 55 p.

**DILL, L.M.; FRAZER, A.H.; ROITBERG, B.D.** 1990. The economics of escape behaviour in the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Oecologia* 83,473-478.

**DIXON, A.F.G.** 2000. Insect predator-prey dynamics: Ladybird beetles and biological control. Cambridge University Press, Cambridge. 257p.

**FRAZER, B.D.; GILBERT, N.** 1976. Coccinellids and aphids; a quantitative study of the impact of adults ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) preying on field populations of pea aphids (Homoptera: Aphididae). *Journal of the Entomological Society of British Columbia* 73:33-56.

**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. 107-133.

**GONZÁLEZ, R.H.** 1989. Insectos de importancia agrícola y cuarentenaria en Chile. Ed. Ograma. Santiago, Chile. 310 p.

**GREZ, A.A.** 1997. Effect of habitat subdivision on the population dynamics of herbivorous and predatory insects. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 481- 490.

**GREZ, A.A.; ZAVIEZO, T.** 2002. Efectos inmediatos de la fragmentación del hábitat sobre la abundancia de insectos en alfalfa. *Ciencia e Investigación Agraria* 29: 29-34.

**GREZ, A.A.; ZAVIEZO, T.; REYES, S.** 2004a. Short-term effects of habitat loss and fragmentation on the abundance and species richness of beetles in experimental alfalfa fields. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 547-558.

**GREZ, A.A.; ZAVIEZO, T.; TISCHENDORF, L.; FAHRIG, L.** 2004b. A transient, positive effect of habitat fragmentation on insect population densities. *Oecologia* 141: 444-451.

**GRIFFITHS, E.** 1982. The carabid *Agonum dorsale* as a predator in cereals. *Annals of Applied Biology* 101: 152-154.

**GROSS, P.** 1993. Insect behavioral and morphological defenses against parasitoids. *Annual Review of Entomology* 38: 251-273.

**HONEK, A.** 1985. Activity and predation of *Coccinella septempunctata* adults in the field (Col., Coccinellidae). *Zeitschrift fur Angewandte Entomologie* 100: 399-409.

**HOSSAIN, Z.; GURR, G.M.; WRATTEN, S.P.** 2000. Effects of harvest on survival and dispersal of insect predators in hay Lucerne. *Biological Agriculture and Horticulture* 17: 339-348.

**HOSSAIN, Z.; GURR, G.; WRATTEN, S.; RAMAN, A.** 2002. Habitat manipulation in lucerne *Medicago sativa*: arthropod population dynamics in harvested and “refuge” crop strips. *Journal of Applied Ecology* 39: 445-454.

**INFOSTAT.** 2004. InfoStat versión 2004. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

**JAKOBSEN, L.; ENKEGAARD, A.; BRØDSGAARD, H.F.** 2004. Interactions between two polyphagous predators, *Orius majusculus* (Hemiptera: Anthocoridae) and *Macrolophus caliginosus* (Heteroptera: Miridae). *Biocontrol Science and Technology* 14: 17-24.

**JEFFRIES, M.** 1990. Interspecific differences in movement and hunting success in damselfly larvae (Zygoptera: Insecta): Responses to prey availability and predation threat. *Freshwater Biology* 23: 191-196.

**KLEIN, C.; WATERHOUSE, D.F.** 2000. The distribution and importance of arthropods associated with agriculture and forestry in Chile. *ACIAR Monograph (Australia)* 68, 231 p.

**KROMP, B.** 1999. Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74 : 187-228.

**LIETTI, M. ; MONTERO, G.; FACCINI, D.; NISENSOHN, L.** 2000. Evaluación del consumo de semillas de malezas por *Notiobia (Anisotarsus) cupripennis* (Germ.) (Coleoptera: Carabidae). *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 35: 331-340.

**LOSEY, J.E.; DENNO, R.F.** 1998a. Positive predator-predator interactions: Enhanced predation rates and synergistic suppression of aphid populations. *Ecology* 79: 2143-2152.

**LOSEY, J.E.; DENNO, R.F.** 1998b. Interspecific variation in the escape responses of aphids: Effect on risk of predation from foliar-foraging and ground-foraging predators. *Oecologia* 115: 245-252.

**LOSEY, J.E.; DENNO, R.F.** 1998c. The escape response of pea aphids to foliar-foraging predators: Factors affecting dropping behaviour. *Ecological Entomology* 23: 53-61.

**LOSEY, J.E.; DENNO, R.F.** 1999. Factors facilitating synergistic predation: The central role of synchrony. *Ecological Applications* 9: 378-386.

**LUCAS, E.; CODERRE, D.; BRODEUR, J.** 1998. Intraguild predation among aphid predators: characterization and influence of extraguild prey density. *Ecology* 79: 1084-1092.

**LUCAS, E.** 2005. Intraguild predation among aphidophagous predators. *European Journal of Entomology* 102: 351-364.

**MCALLISTER, M.K.; ROITBERG, B.D.** 1987. Adaptive suicidal behaviour in pea aphids. *Nature* 328: 797-799.

**MCALLISTER, M.K.; ROITBERG, B.D.; WELDON, K.L.** 1990. Adaptive suicide in pea aphids: decisions are cost sensitive. *Animal Behaviour* 40: 167-175.

**MINKS, A.K.; HARREWIJN, P.** 1988. World crop pests; aphids, their biology, natural enemies and control. Vol. B. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, 384 p.

**MÜLLER, C.B.; BRODEUR, J.** 2002. Intraguild predation in biological control and conservation biology. *Biological Control* 25: 216-223.

**MUNDY, C.A.; ALLEN-WILLIAMS, L.J.; UNDERWOOD, N.; WARRINGTON, S.** 2000. Prey selection and foraging behaviour by *Pterostichus cupreus* L. (Col., Carabidae) under laboratory conditions. *Journal of Applied Entomology* 124: 349-358.

**OBRYCKI, J.J.; KRING, T.J.** 1998. Predaceous coccinellidae in biological control. *Annual Review of Entomology* 43: 295-321.

**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].

**PIMENTEL, D.; WHEELER, A.G.** 1973. Species and diversity of arthropods in alfalfa community. *Environmental Entomology* 2: 101-105.

**POLIS, G.A.; MYERS, C.A.; HOLT, D.** 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20, 297-330.

**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.

**SATO, S.; DIXON, A.G.; YASUDA, H.** 2003. Effect of emigration on cannibalism and intraguild predation in aphidophagous ladybirds. *Ecological Entomology* 28: 628-633.

**SATO, S.; DIXON, A.F.G.** 2004. Effect of intraguild predation on the survival and development of three species of aphidophagous ladybirds: consequences for invasive species. *Agricultural and Forest Entomology* 28: 21-24.

**SATO, S.; YASUDA, H.; EVANS, E.W.** 2005. Dropping behaviour of larvae of aphidophagous ladybirds and its effects on incidence of intraguild predation: interactions between the intraguild prey, *Adalia bipunctata* (L.) and *Coccinella septempunctata* (L.), and the intraguild predator, *Harmonia axydiris* Pallas. *Ecological Entomology* 30: 220-224.

**SNYDER, W.E.; IVES, A.R.** 2001. Generalist predators disrupt biological control by specialist parasitoid. *Ecology* 82: 705-716.

**SNYDER, W.E.; IVES, A.R.** 2003. Interactions between specialist and generalist natural enemies: Parasitoids, predators, and pea aphid biocontrol. *Ecology* 84: 91-107.

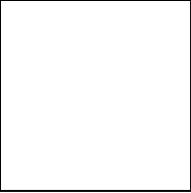
**SOLUK, D.A.; COLLINS, N.C.** 1988. Synergistic interactions between fish and stoneflies: facilitation and interference among stream predators. *Oikos* 52: 94-100.

**SOLUK, D.A.** 1993. Multiple predator effects: predicting combined functional response of stream fish and invertebrate predators. *Ecology* 74: 219-225.

**SYMONDSON, W.O.C.; SUNDERLAND, K.D.; GREENSTONE, M.H.** 2002. Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annual Review Entomology* 47: 561-594.

**YASUDA, H.; SHINYA, Y.** 1997. Cannibalism and interspecific predation in two predatory ladybirds in relation to prey abundance in the field. *Entomophaga* 42: 153-163.

**ZAR, J.H.** 1996. *Biostatistical Analysis*. Third Edition. Prentice Hall, New Jersey. 662 p.



**ZAVIEZO, T.; GREZ, A.A.; DONOSO, D.** 2004. Dinámica temporal de coleópteros asociados a alfalfa. *Ciencia e Investigación Agraria* 31: 29-38.

**ZAVIEZO, T.; GREZ, A.A.; ESTADES, C.F.; PEREZ, A.** 2006. Effects of habitat loss, habitat fragmentation and isolation on the density, species richness and distribution of ladybeetles in manipulated alfalfa landscapes. *Ecological Entomology* 31: 646-656.