



UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS
ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS

EFFECTOS DEL TIPO DE BORDE Y DE LA PRESENCIA DE
DEPREDAADORES HOMO Y HETEROESPECÍFICOS EN LA
DISPERSIÓN Y ABUNDANCIA DE *ERIOPIIS CONNEXA* E
HIPPODAMIA VARIEGATA (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE)
Y DE SUS PRESAS LOS ÁFIDOS (HOMOPTERA: APHIDIDAE)
EN ALFALFA

BRISY ARANCIBIA ROJAS

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

PROFESORA GUÍA: AUDREY A. GREZ

SANTIAGO, CHILE
PROYECTO FONDECYT 1070412
2011



UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS
ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS

EFFECTOS DEL TIPO DE BORDE Y DE LA PRESENCIA DE DEPREDADORES HOMO Y HETEROESPECÍFICOS EN LA DISPERSIÓN Y ABUNDANCIA DE *ERIOPIIS CONNEXA* E *HIPPODAMIA VARIEGATA* (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE) Y DE SUS PRESAS LOS ÁFIDOS (HOMOPTERA: APHIDIDAE) EN ALFALFA

BRISY ARANCIBIA ROJAS

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

NOTA FINAL:

		NOTA	FIRMA
PROFESORA GUÍA	: AUDREY A. GREZ
PROFESORA CONSEJERA	: GABRIELA LANKIN
PROFESOR CONSEJERO	: PEDRO CATTAN AYALA

SANTIAGO, CHILE
2011

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN	5
REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.....	7
OBJETIVOS	14
MATERIALES Y MÉTODOS	15
Área de estudio	15
Experimento 1: Abundancia de coccinélidos y áfidos en alfalfa	16
Experimento 2: Uso de los bordes por coccinélidos y áfidos	17
Experimento 3: Emigración e inmigración de coccinélidos	18
Análisis estadístico	20
RESULTADOS	21
Experimento 1: Abundancias de coccinélidos y áfidos en alfalfa	21
Experimento 2: Uso de los bordes por coccinélidos y áfidos	22
Experimento 3: Emigración e inmigración de coccinélidos	28
DISCUSIÓN	33
CONCLUSIONES	39
BIBLIOGRAFÍA	40
ANEXOS	46

RESUMEN

Las áreas adyacentes a los cultivos son parte integral del paisaje agrícola, ya que proveen importantes recursos para los enemigos naturales de plagas y pueden modular la inmigración, emigración y abundancia de los enemigos naturales dentro de los cultivos. En Chile central, los coccinélidos afidófagos más abundantes en campos de alfalfa son la especie introducida *Hippodamia variegata* (Goeze) y la nativa *Eriopis connexa* (Germar), y su abundancia podría depender del hábitat adyacente.

En este estudio se crearon paisajes artificiales de alfalfa con tres tipos de hábitats adyacentes o bordes: suelo desnudo, malezas o árboles. Durante la temporada 2009-2010 se estimó la abundancia (trampas pegajosas amarillas), inmigración (redes entomológicas posteriores a la remoción de insectos) y emigración (marcaje-recaptura) de estas dos especies de coccinélidos en la alfalfa, así como su abundancia en los hábitats de borde (trampas pegajosas amarillas y observación directa). Adicionalmente, se manipuló la presencia de estos depredadores en alfalfa, generando cuatro tratamientos en el parche central: (1) sólo *H. variegata*, (2) sólo *E. connexa*, (3) *H. variegata* más *E. connexa* y (4) un control sin depredadores, y se evaluó la inmigración y emigración de estas dos especies de coccinélidos.

En alfalfa, *H. variegata* fue 15,2 veces más abundante que *E. connexa*. El tipo de hábitat de borde no afectó la abundancia de *E. connexa*, pero *H. variegata* fue significativamente más abundante en plantas adyacentes a suelo desnudo, donde también los áfidos fueron más abundantes. En los bordes ambas especies fueron más abundantes en malezas y árboles que en suelo desnudo, aunque *E. connexa* fue menos abundante en los tres hábitats de borde.

Hippodamia variegata inmigró más a alfalfa vecina a suelo desnudo que a aquella vecina a malezas y árboles, pero la emigración no fue afectada por el tipo de borde. En tanto, *E. connexa* inmigró y emigró de manera similar hacia y desde parches de alfalfa adyacentes a los distintos hábitats. La presencia de depredadores en el parche central no afectó la

emigración de los coccinélidos, pero sí la inmigración de ambas especies. *H. variegata* ingresó más a alfalfa sin depredadores y menos a aquella con homoespecíficos, por lo que interacciones de competencia intraespecíficas serían más importantes para la inmigración de esta especie. La inmigración de *E. connexa* fue mayor en ausencia y en combinación de depredadores, y menor en alfalfa con homo y heteroespecíficos, mostrando efectos similares de las interacciones intra e interespecíficas.

Estos resultados sugieren que el tipo de hábitat de borde modula la abundancia de la especie introducida *H. variegata* en cultivos de alfalfa, a través de cambios en las tasas de inmigración, lo cual no ocurrió con la especie nativa *E. connexa*. La mayor abundancia de *H. variegata* en parches de alfalfa rodeados por suelo desnudo podría deberse a un efecto directo del tipo de borde, con el suelo desnudo favoreciendo su inmigración a la alfalfa al no actuar como hábitat sumidero y/o podría ser consecuencia de la mayor abundancia de presas en los parches de alfalfa. La ausencia de respuestas en *E. connexa* puede deberse a la baja abundancia de esta especie en este experimento. Adicionalmente, la inmigración de coccinélidos a los parches de alfalfa responde a la existencia de interacciones antagónicas intra o interespecíficas entre estos depredadores.

Lo anterior sugiere que los bordes pueden afectar la abundancia de depredadores y modulan su dispersión en el paisaje. Bordes con recursos alternativos favorecen la presencia de enemigos naturales que pueden colonizar a los cultivos, sin embargo queda por esclarecer mediante qué mecanismos ello se traduce en un control biológico de plagas más efectivo.

Palabras clave: *H. variegata*, *E. connexa*, áfidos, agroecosistema, control biológico de conservación, hábitat de borde, emigración, inmigración.

ABSTRACT

Areas adjacent to crops are an integral part of agricultural landscapes, as they provide important resources for pest natural enemies and can modulate the immigration, emigration and abundance of natural enemies within crops. In central Chile, the most abundant aphidophagous coccinellids species in alfalfa fields are the introduced *Hippodamia variegata* (Goeze) and the native *Eriopis connexa* (Germar), and their abundance may depend on the type of adjacent habitat.

In this study we created artificial alfalfa landscapes with three types of adjacent habitats or edges: bare ground, weeds or trees. During the 2009-2010 season, we estimated the abundance (yellow sticky traps), immigration (sweep-netting after insect removal) and emigration (mark-recapture) of these two coccinellid species in alfalfa, and also their abundance within the edge habitat (yellow sticky traps and visual sampling). Additionally, we manipulated the presence of these predators in alfalfa fields, generating four different treatments in the central alfalfa patch: (1) only *H. variegata*, (2) only *E. connexa*, (3) *H. variegata* and *E. connexa*, and (4) control without predators, and the immigration and emigration of these two species of coccinellids was evaluated.

In alfalfa, *H. variegata* was 15.2 times more abundant than *E. connexa*. The type of edge habitat did not affect the abundance of *E. connexa*, but *H. variegata* was significantly more abundant in alfalfa adjacent to bare ground, where aphids were also more abundant. In the edges both species were more abundant in weeds and trees than in bare ground, although *E. connexa* was less abundant in the three habitat edges.

H. variegata immigrated more to alfalfa adjacent to bare ground than to that near weeds and trees, but emigration was not affected by the border type. On the other hand, *E. connexa* immigrated and emigrated equally to and from alfalfa patches adjacent to different habitats. The presence of predators in the central patch had no effect on the emigration of coccinellids, but did affect the immigration of both species. *H. variegata* immigrated more

to alfalfa without predators and less to alfalfa with homospecifics, so intraspecific competitive interactions would be more important for the immigration in this species. *Eriopis connexa* immigration was greater in absence and in combination of predators, and less in alfalfa with homo and heterospecifics showing similar effects of intra and interspecific interactions.

These results suggest that the type of habitat edge modulates the abundance of the introduced species *H. variegata* in alfalfa fields, through changes in immigration rates, which did not occur with the native *E. connexa*. The greater abundance of *H. variegata* in alfalfa patches surrounded by bare ground could be due to a direct effect of the type of edge, with bare ground favoring their immigration to alfalfa, by not acting as a sink habitat and/or it could be a consequence of the greater abundance of prey in the alfalfa patches. The absence of responses in *E. connexa* may be due to the low abundance of this species in this experiment. Additionally, the immigration of coccinellids to alfalfa patches seems to depend on intra and interspecific antagonistic interactions between these predators.

The above suggest that edges or adjacent vegetation can affect predator abundance and modulate its dispersal in the landscape. Edges with alternative resources favor the presence of natural enemies that can colonize crops, but which is the mechanism that will make this increase the impact of biological control on pests still needs to be clarified.

Keywords: *H. variegata*, *E. connexa*, aphids, agroecosystem, conservation biological control, habitat edge, emigration, immigration.

INTRODUCCIÓN

En el manejo de plagas en sistemas agrícolas cobran cada vez más importancia las estrategias de control que permiten disminuir o reemplazar el uso de plaguicidas. Una de estas estrategias es el control biológico de plagas, el cual consiste en utilizar enemigos naturales, como depredadores, parasitoides o microorganismos, para suprimir poblaciones de organismos dañinos. El control biológico de conservación consiste en manejar de forma estratégica los cultivos y sus bordes para favorecer la acción de los enemigos naturales. Así, se busca que éstos puedan inmigrar prontamente al cultivo y permanecer en él por más tiempo, lo que muchas veces se logra a través de proveerles un hábitat adecuado para su establecimiento, alimentación y reproducción. Este tipo de manejo reconoce que los enemigos naturales actúan según procesos que ocurren a nivel de paisaje, incluyendo no sólo al cultivo, sino además la diversidad y estructura de la vegetación que lo rodea, que en conjunto determinan la llegada y permanencia de estos organismos en el cultivo y con ello la eficiencia del control de plagas.

Además de la configuración del paisaje, la llegada y permanencia de enemigos naturales en los cultivos puede depender de la presencia de otros enemigos naturales del mismo gremio en el cultivo, y del tipo de interacción que se establezca entre ellos. Muchas investigaciones han revelado que las especies introducidas, aún con fines de control biológico, han tenido un impacto negativo sobre las especies nativas, constituyendo junto con la destrucción del hábitat, una de las mayores amenazas para la biodiversidad nativa. Tal es el caso de los coccinélidos *Coccinella septempunctata* L. y *Harmonia axyridis* Pallas, especies introducidas en Norteamérica y que han contribuido a la disminución de coccinélidos nativos a través de exclusión competitiva o depredación intragremio (Gardiner *et al.*, 2009a).

La alfalfa (*Medicago sativa* L.) constituye uno de los cultivos más importantes de la zona Centro- Sur de Chile, llegando a ser la base de los sistemas de producción animal, tanto de leche como de carne. En ella se alimentan muchos insectos, siendo sólo unos pocos

considerados plaga por generar pérdidas económicas, destacando las especies de áfidos (Hemiptera: Aphididae) que producen una disminución en el crecimiento de esta planta, así como la transmisión de enfermedades. Entre los enemigos naturales de áfidos más eficientes y abundantes están los coccinélidos (Coleoptera: Coccinellidae), los cuales se han utilizado ampliamente en el control de estas plagas. En alfalfa de la zona central, las especies de coccinélidos más comunes son *Hippodamia variegata* (Goeze), especie introducida, y *Eriopis connexa* (Germar), especie nativa, las cuales se encuentran presentes a lo largo de toda la temporada de crecimiento de la alfalfa, aunque con picos de abundancia segregados en el tiempo. Estudios previos en alfalfa de la zona de Pirque, Región Metropolitana, han mostrado que los bordes compuestos por árboles favorecen una mayor inmigración de algunas especies de coccinélidos respecto a otros tipos de borde, tales como suelo desnudo o viñas, probablemente debido a que estos insectos encuentran allí refugio durante el invierno. También se ha visto que algunas malezas, como el cardo (*Sylibum marianum* L., *Cirsium* spp.), alojan coccinélidos tales como *H. variegata* e *Hippodamia convergens* Guerin, lo que sugiere que un determinado tipo de borde podría favorecer a las especies exóticas por sobre las nativas en los cultivos de alfalfa.

Debido a que es importante que un control biológico efectivo pueda llevarse a cabo sin generar impactos negativos sobre las poblaciones de insectos benéficos autóctonos, en esta memoria de título se estudió experimentalmente el efecto de tres tipos de hábitats de borde y de la presencia de depredadores homoespecíficos o heteroespecíficos en el cultivo, sobre la dispersión y abundancia de *H. variegata* y *E. connexa* en parches de alfalfa, y sobre la abundancia de áfidos al inicio y final de la temporada de crecimiento del cultivo.

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

El control biológico es una estrategia desarrollada para proteger a los cultivos de sus plagas utilizando enemigos naturales, a fin de lograr un método de control sustentable y respetuoso con el medio ambiente. Esto debido a que se sabe que el uso exclusivo de plaguicidas presenta ciertos inconvenientes tales como el desarrollo de resistencia, resurgimiento de las poblaciones tratadas, destrucción de especies beneficiosas, costos de aplicación y la presencia de residuos en los productos, con los riesgos y complicaciones legales implicadas (Badii y Abreu, 2006). La versión más reciente de este método es el control biológico de conservación, en el cual se intenta mejorar el desempeño de los enemigos naturales, mediante un manejo estratégico de los cultivos y de la vegetación que los rodea, manipulando el hábitat a fin de crear condiciones que promuevan altas densidades de las poblaciones residentes de enemigos naturales, aumentando así la eficiencia del control biológico (Phoofolo *et al.*, 2010).

Los insectos juegan un importante rol en el control biológico de plagas, existiendo muchas especies entomófagas que, como depredadores o parasitoides, constituyen enemigos naturales de insectos y ácaros fitófagos (Minks y Harrewijn, 1988). Sin embargo, su efectividad como agentes controladores a menudo depende de la diversidad del hábitat, tanto a escala de cultivo como de paisaje. En la escala de cultivo, la diversidad y estructura vegetal de éste pueden alterar las conductas de búsqueda de los enemigos naturales, su abundancia o diversidad. A escalas mayores, la estructura del paisaje agrícola en la cual está inmerso el cultivo es también relevante en determinar la supresión potencial de plagas en sistemas agrícolas (Tschamntke y Brandl, 2004).

La colonización de los cultivos por enemigos naturales es realizada en su mayoría por individuos que llegan desde hábitats circundantes, lo cual es particularmente importante en cultivos que sufren constantes perturbaciones, tales como labranza, fertilización, aplicación de plaguicidas, control mecánico de malezas y cosecha. Estos manejos aumentan el riesgo de mortalidad y emigración de los enemigos naturales, y por tanto los cultivos deben ser

constantemente recolonizados por los depredadores (Tscharrntke *et al.*, 2005). Por esta razón, las áreas del paisaje agrícola que circundan los cultivos son parte integral del agroecosistema, ya que pueden influir directamente sobre la abundancia de organismos en el cultivo, afectando su inmigración y emigración. Estas áreas rodeando los cultivos, o bordes, están compuestas principalmente por malezas, otros cultivos, plantaciones forestales, setos vivos, suelo desnudo o caminos rurales, las cuales proveen ambientes temporalmente más estables y heterogéneos (Tscharrntke *et al.*, 2007). Adicionalmente, son una importante fuente de recursos para los enemigos naturales de plagas, aumentando su sobrevivencia, fecundidad y longevidad, favoreciendo la rápida colonización a cultivos adyacentes y un control efectivo de poblaciones plaga. Estos bordes actúan como una membrana al movimiento de organismos, desde y hacia el cultivo (i.e., emigración e inmigración) (Fagan, 1999), alterando la abundancia y riqueza de especies, así como las interacciones ecológicas entre ellas (Prevedello y Vieira, 2009). De este modo, en el control biológico de plagas mediante conservación de enemigos naturales, los bordes pueden ser muy importantes en modular las interacciones depredador- presa y por lo tanto, las poblaciones plaga al interior de los cultivos.

Según su naturaleza, un borde puede ser un hábitat alternativo, fuente de perturbaciones o de especies exóticas y puede impedir el movimiento de individuos o actuar como ruta de dispersión (Fahrig y Grez, 1996), considerándose sus efectos fuertemente especie-específicos, dado que distintos organismos perciben el paisaje de diferente manera (Prevedello y Vieira, 2009). Por tanto, la variabilidad de la respuesta al borde puede ser esperada e incluso predicha, basándose en los patrones de distribución y del uso de recursos que hace cada especie, así como en la heterogeneidad del hábitat y el diseño del paisaje (Ries y Sisk, 2004).

La permeabilidad de un borde al movimiento de los organismos se entiende como la probabilidad de que los potenciales emigrantes alcancen el borde del cultivo y lo crucen (Stamps *et al.*, 1987), y dependerá tanto de la oferta de recursos como de la naturaleza de estos recursos en el borde. Si son suplementarios, es decir, ellos se encuentran tanto dentro del hábitat como fuera de él, los organismos no necesitan salir a buscarlos, mientras se

hallen en cantidad suficiente dentro del hábitat. Pero, si los recursos del borde son complementarios, encontrándose sólo fuera y no dentro del hábitat, entonces el organismo deberá abandonar el hábitat para su utilización (Ries & Sisk, 2004). Aplicando lo anterior a un cultivo y a los enemigos naturales que se encuentren dentro de él, si el borde que rodea al cultivo no ofrece recursos o si estos son sólo suplementarios para los enemigos naturales (e.g., más de las mismas presas), los enemigos naturales deberían tender a permanecer en el cultivo, en el caso que los recursos dentro de éste sean suficientes. Pero, si los recursos en el borde son complementarios (ej. néctar, polen, refugios de hibernación o sitios para pupar), los enemigos naturales deberían abandonar el cultivo con mayor frecuencia.

En la zona Centro-Sur de Chile, los sistemas de producción animal de leche y de carne se basan principalmente en praderas de alfalfa *Medicago sativa L.*, dada su alta producción de forraje y su alto valor nutritivo (Jahn *et al.*, 2000). En ella reside una gran diversidad de insectos, incluyendo especies de herbívoros como los áfidos o pulgones (Hemiptera: Aphididae). Algunas especies de áfidos frecuentes de encontrar en cultivos de alfalfa son *Acyrtosiphon kondoi* Shinji o pulgón azul de la alfalfa, *A. pisum* (Harris) o pulgón de la arveja, *Aphis craccivora* Koch o pulgón negro de la alfalfa y *Therioaphis trifolii* (Monell) o pulgón manchado del trébol. Estos insectos plaga pueden causar daño económico al cultivo ya que, además de actuar como transmisores de virus fitopatógenos, producen deformación, amarilleo de las hojas, marchitez, disminución de la producción de semillas y detención del crecimiento en los brotes (Artigas, 1994). 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). Un cultivo de alfalfa, a pesar de no ser anual y mantenerse por hasta cinco años, es frecuentemente perturbado, sufriendo durante cada temporada de crecimiento seis a ocho cortes, por tanto los enemigos naturales tienen que abandonarlo y recolonizarlo frecuentemente. De este modo, la dispersión sería un proceso modulador de la sobrevivencia y abundancia de estas poblaciones en cultivos de alfalfa (Rand *et al.*, 2006).

Zaviezo *et al.* (2004) encontraron que en alfalfa existe una gran variedad de especies de coleópteros y un gran dinamismo en el ensamble que conforman, tanto en función del tiempo como del estado fenológico, encontrándose mayor abundancia de coleópteros en

alfalfa en activo crecimiento respecto a semillada o senescente. En alfalfa, los coccinélidos son uno de los más importantes depredadores de áfidos (Grez *et al.*, 2007), destacando por su eficiencia y abundancia *Hippodamia variegata* (Goeze), introducida al país desde Sudáfrica para control biológico en 1975 (Rojas, 2005) y *Eriopis connexa* (Germar), nativa y endémica del sur de Sudamérica (Hofmann, 1970). Ambas especies coexisten en cultivos de alfalfa durante toda la temporada de crecimiento, incluso a una pequeña escala espacial (4m²), aunque sus mayores abundancias las logran en diferentes épocas del año, presentando la primera dos picos de abundancia en primavera y otoño, mientras que *E. connexa* es más abundante en primavera e inicios del verano (Zaviezo *et al.*, 2006). En Chile central se han realizado varios estudios que revelan un progresivo aumento en la dominancia de *H. variegata* sobre *E. connexa*. Así, mientras que en 1993 *E. connexa* era tres veces más abundante que *H. variegata* (Grez, 1997), en la temporada 2007-2008 la abundancia relativa de *H. variegata* fue más del 60% del total de coccinélidos y *E. connexa* menos de un 4% (Grez *et al.*, 2010). Esta dominancia sugiere que en Chile las especies nativas pueden estar siendo impactadas negativamente por las especies introducidas, situación que también ha ocurrido en diversos lugares del mundo como Norteamérica, donde tras la introducción de *C. septempunctata* y *H. axyridis*, estas especies exóticas han llegado a ser el 90% del total de la comunidad de coccinélidos en campos de soya (Gardiner *et al.*, 2009a). Numerosos estudios han revelado que las especies invasoras tienen un impacto negativo sobre las especies nativas, afectando la distribución, abundancia, dispersión, uso del paisaje y composición gremial de las especies establecidas, reduciendo directa o indirectamente su sobrevivencia, a través de mecanismos como competencia o depredación intragremio, entre otros (Evans, 2004; Soares y Serpa, 2007; Brown *et al.* 2011).

Aún cuando Zaviezo *et al.* (2006) encontraron una asociación positiva entre *H. variegata* y *E. connexa*, sugiriendo que esto no evidenciaba un desplazamiento de la especie nativa por parte de la exótica, ello fue observado en un corto plazo, de unas pocas semanas a inicios del verano. En un estudio en el laboratorio sobre cómo interactúan estas especies, se demostró para ambas especies la existencia de depredación intragremio de larvas sobre huevos, particularmente cuando sus presas, los áfidos, estaban ausentes, aunque no se

observó depredación intragremio entre larvas. Por otra parte, el canibalismo de larvas sobre huevos fue mayor que la depredación intragremio, siendo también más frecuente en ausencia de presas. En contraste con la depredación intragremio, el canibalismo entre larvas estuvo presente en ambas especies en ausencia de áfidos (Viera, 2009). Esto significa que es más probable que ocurran interacciones antagónicas, tanto intra como interespecíficas, cuando la densidad de presas es baja (verano) que cuando éstas son abundantes (primavera y otoño). Además, estos resultados sugieren que para ambas especies el canibalismo es más frecuente que la depredación intragremio. La teoría ecológica indica que la coexistencia de especies es posible cuando las interacciones antagónicas intraespecíficas son de mayor intensidad que las interespecíficas (Begon *et al.*, 2006). Dado que esto se cumple para *E. connexa* y *H. variegata*, su coexistencia en el campo sería posible. Sin embargo, en el trabajo de Viera (2009) también se demostró que *E. connexa* es sensible a las bajas abundancias de presas, logrando una menor ganancia de peso y una menor reproducción que cuando las presas son más abundantes, lo que no ocurre con *H. variegata*. Este mecanismo podría estar dando cuenta de por qué *E. connexa* disminuye sus abundancia en verano y no así *H. variegata*. Sin embargo, este y la mayoría de los estudios sobre interacciones entre especies de coccinélidos se han realizado en condiciones de laboratorio (Evans, 2004), por lo cual es necesario conocer el impacto de estas interacciones antagónicas en el campo y cómo la diversidad y composición de los hábitat de borde pueden modular estas fuerzas, y así afectar la abundancia de coccinélidos exóticos y nativos en paisajes de alfalfa.

Como ocurre con muchos enemigos naturales, es poco frecuente que los coccinélidos permanezcan por largo tiempo en un determinado lugar, y al parecer se mueven constantemente entre los tipos de hábitat que conforman un paisaje (Evans, 2003). En referencia a esto, los diversos hábitat pueden definirse como parches lentos o rápidos (Morales, 2002), donde los primeros poseen recursos a disposición de los depredadores, por lo cual éstos se desplazan por él a baja velocidad realizando una búsqueda intensiva de presas. Los parches rápidos son aquellos hábitats donde los recursos son escasos o ausentes, generalmente un borde altamente contrastante con el cultivo, y por ende, en él la búsqueda se realiza de manera extensiva a alta velocidad, ya sea caminando o volando, y por lo tanto

la presencia de los depredadores en este tipo de hábitat será de corta permanencia y los coccinélidos tenderán a concentrarse al interior del cultivo (Grez *et al.*, 2005).

En la zona Centro- Norte de Estados Unidos de Norteamérica, la abundancia de coccinélidos y la eficiencia del control biológico en cultivos de soya fue mayor en paisajes agrícolas con presencia de bosques y praderas respecto a paisajes dominados por cultivos (Gardiner *et al.*, 2009b). En este mismo contexto, los coccinélidos exóticos y nativos fueron favorecidos por distintos tipos de paisajes, encontrándose que las especies nativas son más abundantes en paisajes agrícolas poco diversos con abundancia de praderas, mientras que los coccinélidos exóticos se asocian a paisajes con abundantes hábitats boscosos (Gardiner *et al.*, 2009a). Por otra parte, estudios realizados en Pirque, Región Metropolitana, en cultivos comerciales de alfalfa con distintos tipos de borde, mostraron que bordes altos, permanentes y de mayor diversidad vegetal, como eucalipto (*Eucalyptus globulus* Labill) o la combinación de acacias chilenas (*Robinia pseudoacacia* L.), álamos (*Populus* spp.) y zarzamoras (*Rubus ulmifolius* Schott), favorecen la inmigración y emigración de algunas especies de coccinélidos nativos como *Adalia deficiens* Mulsant, *Cycloneda sanguinea* L. y *Psyllobora picta* (Germain) a estos cultivos, respecto a otros bordes tales como suelo desnudo o viñas (Grez *et al.*, 2010). Así mismo, un estudio realizado en la IX Región de La Araucanía, Chile, por Rebolledo *et al.* (2007), señala el importante rol ecológico de algunas especies del estrato herbáceo como el hinojo (*Foeniculum vulgare* Miller), cardo blanco (*Sylibum marianum* L.), cardo negro (*Cirsium vulgare* (Savi) Tenore) y cardo de Canadá (*Cirsium arvense* (L.) Scop.), ya que actúan como reservorio de áfidos y por ende en ellos se encuentra la mayor diversidad de especies y densidad poblacional de coccinélidos.

Otro ejemplo de cómo el tipo de vegetación que circunda un cultivo influye sobre las dinámicas poblacionales de los coccinélidos es un estudio de Grez y Prado (2000), donde se encontró a través de experimentos de marcaje y recaptura, que parches de brócoli (*Brassica oleracea* L.) rodeados por puerro (*Allium porrum* L.) tenían una mayor inmigración y abundancia de coccinélidos que aquellos rodeados por alfalfa. Ello se debería a que, a diferencia de la alfalfa que sustenta una gran variedad y densidad de áfidos como también polen, el puerro no ofrece mayores recursos a los coccinélidos, por tanto los individuos que

se dispersan en el paisaje, al encontrarse con este borde, lo abandonan rápidamente inmigrando al cultivo de brócoli. Si bien un borde atractivo para los depredadores (e.g., alfalfa) podría retenerlos, al mismo tiempo podría subsidiar continuamente enemigos naturales al paisaje agrícola y por tanto aumentar las tasas de depredación en cultivos vecinos y afectar las dinámicas de los organismos herbívoros.

Ya que se ha visto que una depredación escasa pero consistente temprano en la temporada es clave para prevenir que los áfidos alcancen niveles que produzcan pérdidas económicas en el cultivo (Gardiner *et al.*, 2009b), se vuelve relevante mantener bordes con una diversidad de hábitats que favorezcan a los enemigos naturales. La elección de los tipos de bordes utilizados en este estudio se realizó en base a los antecedentes mencionados anteriormente y a observaciones en el campo, que han mostrado que vegetación leñosa, alta y diversa, así como malezas, son fuentes de recursos alternativos para los coccinélidos, y su presencia en el paisaje agrícola podría promover la colonización temprana de los cultivos suprimiendo el establecimiento de las poblaciones de áfidos.

OBJETIVO GENERAL

Evaluar en paisajes experimentales de alfalfa, el efecto del tipo de borde y de la presencia de depredadores homo y heteroespecíficos en la dispersión y abundancia de *Eriopis connexa* e *Hippodamia variegata* (Coleoptera: Coccinellidae) y de sus presas, los áfidos, en alfalfa.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Evaluar si la abundancia de áfidos y coccinélidos en alfalfa varía en función del tipo de borde que rodea parches experimentales de este cultivo.
2. Determinar si áfidos y coccinélidos hacen un uso diferencial de los tipos de borde que rodean a parches experimentales de alfalfa.
3. Evaluar experimentalmente si la inmigración y emigración de coccinélidos en paisajes experimentales de alfalfa dependen del tipo de borde y de la presencia de depredadores homoespecíficos y heteroespecíficos (potenciales competidores) en el cultivo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Lugar de estudio:

El estudio se desarrolló en la Estación Experimental de la Universidad Católica, ubicada en Pirque, Región Metropolitana (33°40'04.64"S, 70°35'35.842"O). Para esto se establecieron paisajes experimentales de 28 x 10 m², constituidos por parches de alfalfa entremezclados con alguno de los siguientes tipos de borde o matriz:

Malezas

Acacias, troncos y zarzamoras (en adelante Árboles)

Suelo desnudo (control)

Cada paisaje estuvo constituido por tres parches rectangulares de alfalfa de 10 x 5,6 m², uno central y dos vecinos (Fig. 1). El parche central se separó de los vecinos por 5,6 m de matriz o borde. Estudios previos indican que esta distancia es apropiada para que los individuos se desplacen de un parche a otro, incluso sin necesidad de emprender el vuelo (Grez *et al.*, 2005). Así mismo, la escala espacial de los paisajes utilizada en este trabajo se ajusta a lo descrito por otros autores que han estudiado los efectos de la fragmentación sobre las interacciones depredador-presa en coccinélidos y áfidos (Zaviezo *et al.*, 2006). Este esquema fue replicado cuatro veces en el potrero, asegurándose la entremezcla de tipos de paisajes a fin de evitar que paisajes con matrices idénticas fueran vecinos. Los doce paisajes resultantes (tres tratamientos x cuatro réplicas) quedaron separados por 15 m entre sí.

La alfalfa fue sembrada en Abril de 2009 y los paisajes se instalaron en Mayo de modo que, si el tipo de borde lo permitía, los insectos pudieran refugiarse allí durante el invierno. El borde compuesto por malezas surgió de la colonización natural de éstas en el campo, más el trasplante de cardos desde otros sitios. La matriz con acacias, troncos y zarzamoras se instaló a partir del trasplante de árboles de aproximadamente 2,5 m de altura comprados en un vivero en Pirque y de la adición de troncos y estacas de zarzamora colectados en la vecindad. Se instalaron en promedio 17 árboles por matriz, dejando una densidad de 0,3

árboles /m². Las malezas que crecieron en este borde no fueron eliminadas permitiendo una mayor complejidad estructural y diversidad vegetal. En los Anexos I y II se indican las especies vegetales presentes en estos bordes en la época de su mayor abundancia. La matriz de suelo desnudo (control) se obtuvo del paso del arado más herbicida (Arco 2,4D 480SL® y Rango 480SL®), lo cual se repitió en tres oportunidades a lo largo del estudio.



Figura 1: Imagen satelital de la instalación con los 12 paisajes experimentales. La letra indica el tipo de borde asignado a cada paisaje: (S) suelo desnudo, (M) malezas y (A) árboles. GoogleEarth®, Enero 2010.

Metodología experimento 1: Abundancia de coccinélidos y áfidos en alfalfa.

Para estimar la abundancia de coccinélidos y áfidos en alfalfa rodeada por distintos tipos de borde (objetivo 1), se realizaron muestreos utilizando trampas amarillas pegajosas de 23 x 28 cm², con polibuteno (Tanglefoot) en ambos lados (Fig. 2). Este tipo de trampa es una técnica efectiva de muestreo para coccinélidos y áfidos en cultivos en relación a otras técnicas como conteo visual por planta o aspirado (Gardiner *et al.*, 2009a). En cada uno de los paisajes, se ubicaron cuatro trampas en el parche central de alfalfa, a 70 cm sobre el nivel del suelo para así lograr una mayor captura (Parajulee y Slosser, 2003). Cada 4 días se

contaron los coccinélidos capturados en cada trampa, resultando un total de nueve muestreos para coccinélidos entre el 1 de Septiembre y el 19 de Octubre, a fin de ver la colonización inicial de la alfalfa. Luego de un mes de operación, las trampas fueron reemplazadas y llevadas al laboratorio para el conteo de áfidos (dos muestreos de áfidos en el mismo periodo).

Este mismo procedimiento fue repetido entre el 27 de Enero y 23 de Abril de 2010, con el fin de estimar la abundancia de coccinélidos y áfidos en función del tipo de borde en el verano y hacia el final de la temporada de crecimiento de la alfalfa. En esta ocasión los coccinélidos capturados fueron contados cada 8 días (10 muestreos) y los áfidos cada 16 días (5 muestreos). En el periodo intermedio no se hicieron estos muestreos para no interferir con el experimento 3 (inmigración y emigración).



Figura 2: Trampas amarillas pegajosas usadas para muestreo de áfidos y coccinélidos.

Metodología experimento 2: Uso de los bordes

Con el fin de determinar si coccinélidos y áfidos hacen un uso diferencial de los tipos de borde (objetivo 2), del mismo modo en que se realizaron los muestreos en el parche central de alfalfa, se ubicaron cuatro trampas amarillas pegajosas en una de las matrices vecinas de cada paisaje. Las fechas de muestreo así como los días de funcionamiento de las trampas son las mismas del experimento anterior.

Metodología experimento 3: Emigración e inmigración de coccinélidos

Para evaluar cómo el tipo de borde y la presencia de depredadores homo y heteroespecíficos en alfalfa afecta su dispersión (objetivo 3), el 30 de Noviembre, 14 de Diciembre, 22 Diciembre de 2009 y 6 de Enero 2010 (cuatro réplicas) se realizaron experimentos de marcaje-recaptura, controlando la abundancia de *H. variegata* (exótica) y *E. connexa* (nativa) en el parche central de alfalfa.

El día de inicio de los experimentos se extrajeron los coccinélidos desde el parche central de alfalfa, mediante barrido con red y aspiradora entomológica (en un área central de 1 m²). Inmediatamente esta área fue cubierta por una caja de tul de 50 x 50 x 50 cm³ (Fig. 3A), en cuyo interior se liberaron coccinélidos según los siguientes tratamientos (uno en cada parche central de alfalfa):

Sin coccinélidos (control)

100 individuos *H. variegata* adultos

100 individuos *E. connexa* adultos

50 individuos *H. variegata* y 50 individuos *E. connexa* adultos (combinación)

Tabla 1. Disposición de las variables tipo de borde y presencia de depredadores en los paisajes experimentales para la primera réplica. Esta distribución varió en las repeticiones siguientes.

	Suelo Desnudo	Malezas	Árboles
<i>H. variegata</i>	Psje. 1	Psje. 2	Psje. 3
<i>E. connexa</i>	Psje. 5	Psje. 6	Psje. 4
Combinación	Psje. 9	Psje. 7	Psje. 8
Sin coccinélidos	Psje. 10	Psje. 11	Psje. 12

Con el fin de poder determinar los movimientos posteriores desde el parche central a las matrices o parches de alfalfa vecinos, los insectos liberados fueron previamente marcados en el laboratorio, mediante la aplicación de pintura acrílica en el pronoto o los élitros, con un color que identificaba el parche de liberación (Fig. 3B y 3C).

Los depredadores se dejaron al interior de las cajas de tul por 24 horas, a modo de forzar una interacción entre ellos. Transcurrido este tiempo, previo al retiro de las cajas, se barrieron con red los parches centrales y vecinos de alfalfa durante 5 minutos, retirando todo coccinélido presente con el fin de asegurar que todos los paisajes tuvieran condiciones similares al inicio de cada experimento y que la única fuente de variación fueran los tratamientos (i.e. tipo de matriz y depredadores). Este procedimiento, además, permitió estimar la colonización desde fuera del parche, suponiendo que la presencia de todo individuo no marcado era el resultado de un proceso de inmigración. Una vez retiradas las cajas, durante una hora, se permitió la distribución libre de los insectos liberados, luego de lo cual se colectaron los depredadores en todo el parche central mediante barrido con red e inspección visual por un tiempo de 30 min. Los individuos recapturados marcados fueron registrados, pintados nuevamente y devueltos al parche, y los no marcados (inmigrantes) se contaron y extrajeron del sistema.



Figura 3: A) caja de tul para liberación de coccinélidos, B) *H. variegata* y C) *E. connexa* marcados en el pronoto.

Transcurridas 3 horas desde el inicio del experimento, se repitió el procedimiento anterior para el parche central. A fin de evaluar si los coccinélidos se dispersaban a través de los bordes y si esto dependía del tipo de borde, se realizaron muestreos mediante el paso de red por 5 min en los parches de alfalfa vecinos, anotando los individuos marcados y no marcados

Adicionalmente se realizaron muestreos en los bordes buscando coccinélidos marcados y no marcados mediante una inspección visual de 5 min, y se dispusieron 4 trampas pegajosas amarillas, iguales a las ya descritas, en todos los bordes, las cuales se dejaron en

funcionamiento por 6 días, luego de lo cual se retiraron para conteo de coccinélidos. Estos resultados, se analizaron en conjunto con los obtenidos en el experimento 2.

Análisis estadístico:

Para evaluar el efecto del tipo de borde y el tiempo sobre la abundancia de áfidos y coccinélidos muestreados a lo largo de la temporada mediante trampas amarillas (experimentos 1 y 2), se realizaron análisis de varianza con medidas repetidas (ANDEVAmr), con el tipo de borde como variable independiente. Para estandarizar los resultados (en caso de pérdida de alguna trampa y por diferencia de tiempo de exposición de las trampas en primavera y verano) y evitar pseudoreplicar (Hurlbert, 1984), se obtuvo un promedio de individuos/trampa/día, y se transformaron a $\log(x+1)$. Cuando se encontraron diferencias significativas en los ANDEVAmr se usó la prueba de comparación múltiple de Tukey para determinar en qué tipo de borde y fecha se observaron estas diferencias.

El efecto del tipo de borde y de la presencia de depredadores sobre el porcentaje de coccinélidos marcados que emigraron desde el parche central (experimento 3), se evaluó a través de un análisis de varianza de dos factores con interacción (ANDEVA). La emigración se estimó a partir del porcentaje de individuos marcados no recapturados, bajo el supuesto que habían abandonado el parche. Los resultados se transformaron con raíz de arcoseno.

El efecto del tipo de borde y de la presencia de depredadores sobre los coccinélidos que inmigraron al parche central durante el experimento 3 (no marcados), se sometieron a un análisis de varianza de dos factores con interacción (ANDEVA). El número de coccinélidos capturados en los bordes, tanto mediante observación visual como en las trampas amarillas, se evaluó mediante un ANDEVA de una vía, luego de que los resultados se transformaran a $\log(x+1)$. Se utilizó la prueba de comparación múltiple de Tukey cuando existieron diferencias significativas. Para estos análisis se utilizó el programa Statistica v7.0 (Statsoft Inc., 2004).

RESULTADOS

Experimento 1: Abundancia de coccinélidos y áfidos en alfalfa

a) Coccinélidos en el parche central de alfalfa:

Entre Septiembre y Abril, en los parches centrales de alfalfa se colectó un total de 2.530 adultos de *H. variegata* y *E. connexa*, de los cuales el 93,8% correspondió a la especie exótica *H. variegata*. La abundancia de *H. variegata* en el parche central de alfalfa fue afectada significativamente por la fecha de muestreo, detectándose una interacción significativa fecha*tipo de borde (Tabla 2). Esta especie alcanzó su mayor abundancia a finales de Enero e inicios de Febrero. Un segundo pico, aunque menor, se presentó en el muestreo del 7 de Abril. El tipo de borde tuvo un efecto significativo en los muestreos realizados entre el 27 de Enero y el 4 de Febrero, siendo mayor la abundancia en alfalfa rodeada por suelo desnudo y menor en la alfalfa rodeada por malezas (Tukey, $P < 0,05$; Fig. 4). Por su parte, la abundancia de *E. connexa* en el parche central de alfalfa sólo fue afectada por la fecha, presentando las mayores abundancias entre el 27 de Enero y el 15 de Febrero (Tukey, $P < 0,05$; Tabla 1, Fig. 4).

b) Áfidos en el parche central de alfalfa:

Se colectaron 43.358 áfidos pertenecientes a las especies *A. craccivora*, *A. pisum* y *T. trifolii*. La abundancia poblacional de áfidos en el parche central de alfalfa fue afectada significativamente por el tipo de borde y la fecha, siendo más abundantes en alfalfa rodeada por suelo desnudo que en alfalfa rodeada por malezas o árboles (Tukey, $P < 0,05$; Tabla 1, Fig. 4). Además, la mayor abundancia de áfidos se presentó en Octubre y un segundo pico el 15 de Febrero (Tukey, $P < 0,05$; Fig. 4).

Tabla 2. Resultados del ANDEVAmr para el efecto del tipo de borde y fecha sobre la abundancia de coccinélidos y áfidos en el parche central de alfalfa. Los asteriscos indican efectos significativos según prueba de Tukey, ($P < 0,05$).

Especie	Efecto	gl	CM	F	P
<i>H. variegata</i>	Borde	2	0,018	2,20	0,166
	Error	9	0,008		
	Fecha	18	0,158	53,28	0,000*
	Borde*Fecha	36	0,006	2,04	0,001*
	Error	162	0,003		
<i>E. connexa</i>	Borde	2	0,000	1,83	0,216
	Error	9	0,000		
	Fecha	13	0,003	14,01	0,000*
	Borde*Fecha	26	0,000	1,11	0,345
	Error	117	0,000		
Áfidos	Borde	2	0,040	9,31	0,006*
	Error	9	0,004		
	Fecha	6	1,206	238,83	0,000*
	Borde*Fecha	12	0,006	1,21	0,304
	Error	54	0,005		

Experimento 2: Uso de los bordes por coccinélidos y áfidos

a) Muestreos en trampas amarillas pegajosas

Coccinélidos en los bordes:

Entre Septiembre y Abril, en los tres tipos de borde se colectaron en total 1.526 coccinélidos de ambas especies, de los cuales el 88,9% correspondieron a la especie exótica *H. variegata*. La abundancia de *H. variegata* en los bordes fue afectada significativamente por el tipo de borde, la fecha y por la interacción entre ambas variables (Tabla 3). El efecto del borde fue significativo el 27 Enero y el 4 de Febrero, fechas en las que esta especie alcanzó la mayor abundancia de todo el muestreo, siendo más abundante en el suelo desnudo que en los bordes de malezas o de árboles, los que no difirieron significativamente entre sí (Fig. 5).

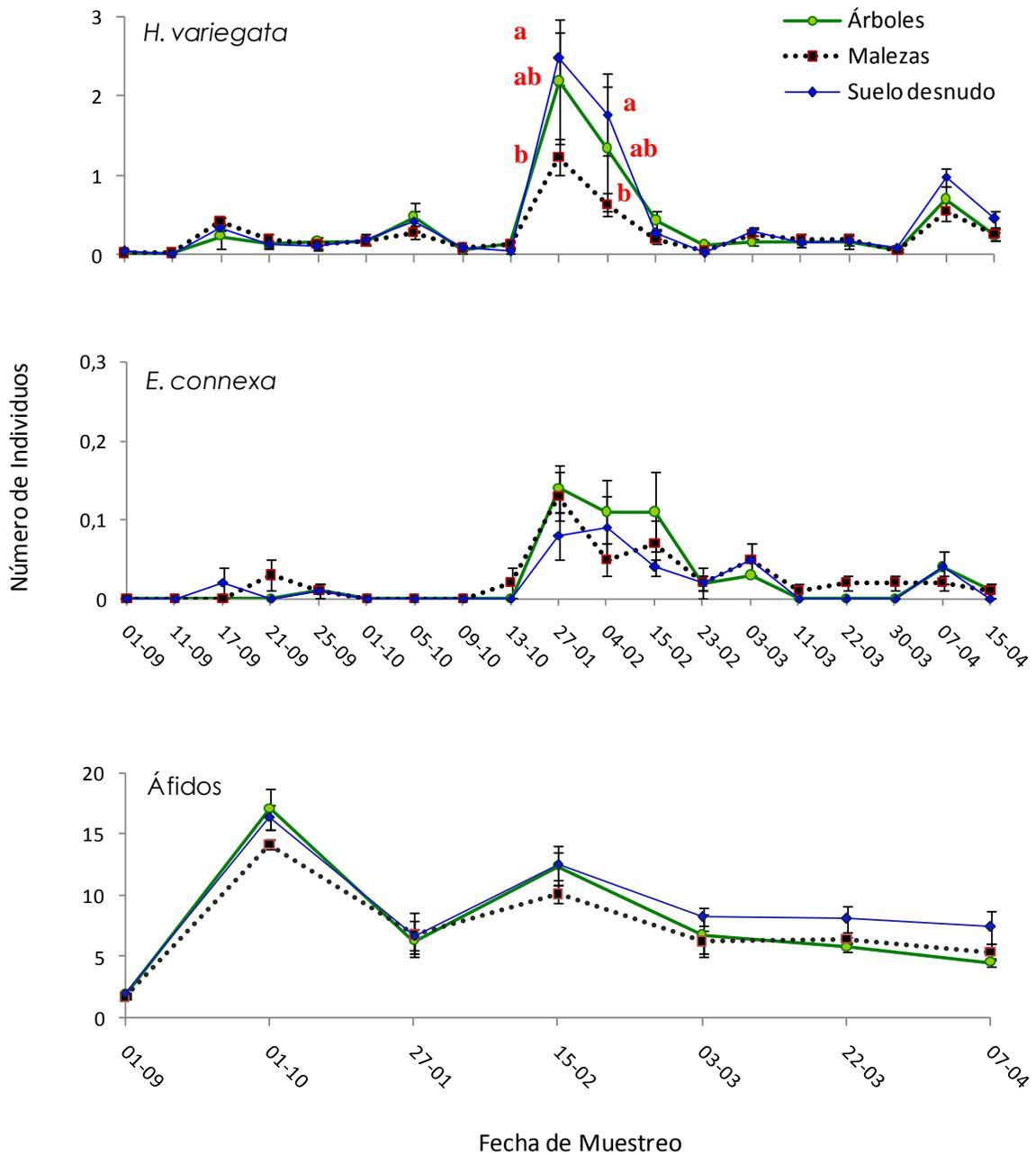


Figura 4: Abundancia de coccinélidos y áfidos en el parche central de alfalfa en función del tipo de borde y la fecha de muestreo (número promedio de individuos colectados por trampa por día \pm EE). Letras distintas indican diferencias significativas entre bordes según prueba de Tukey ($P < 0,05$).

La abundancia de *E. connexa* en los bordes no fue afectada significativamente por el tipo de borde, sin embargo sí lo fue por la fecha y por la interacción tipo de borde*fecha (Tabla 3). Esta especie presentó la mayor abundancia en verano (27 de Enero y 4 de Febrero), siendo en ese momento capturada en mayor número en el borde compuesto por árboles (Fig. 5).

Áfidos en los bordes:

Entre Septiembre y Abril se colectaron 80.284 áfidos en los bordes, pertenecientes a las especies *A. craccivora*, *A. pisum* y *T. trifolii*. Su abundancia fue afectada significativamente por el tipo de borde, la fecha y por la interacción tipo de borde*fecha (Tabla 3), siendo mayor en los bordes de suelo desnudo que en los otros dos tipos de borde en todas las fechas, salvo la primera y tercera (Tukey, $P < 0,05$). Las mayores abundancia de áfidos en los bordes ocurrieron el 1 Octubre, 15 de Febrero y 22 de Marzo (Tukey, $P < 0,05$; Fig. 5).

Tabla 3. Resultados del ANDEVAmr para el efecto del tipo de borde y fecha sobre la abundancia de coccinélidos y áfidos en los distintos tipos de borde. Los asteriscos indican efectos significativos según prueba de Tukey ($P < 0,05$).

Especie	Efecto	gl	CM	F	P
<i>H. variegata</i>	Borde	2	0,022	7,03	0,015*
	Error	9	0,003		
	Fecha	18	0,046	24,14	0,000*
	Borde*Fecha	36	0,005	2,72	0,000*
	Error	162	0,002		
<i>E. connexa</i>	Borde	2	0,000	2,47	0,139
	Error	9	0,000		
	Fecha	16	0,002	11,90	0,000*
	Borde*Fecha	32	0,001	2,71	0,000*
	Error	144	0,000		
Áfidos	Borde	2	1,501	154,88	0,000*
	Error	9	0,010		
	Fecha	6	1,728	321,44	0,000*
	Borde*Fecha	12	0,092	17,02	0,000*
	Error	54	0,005		

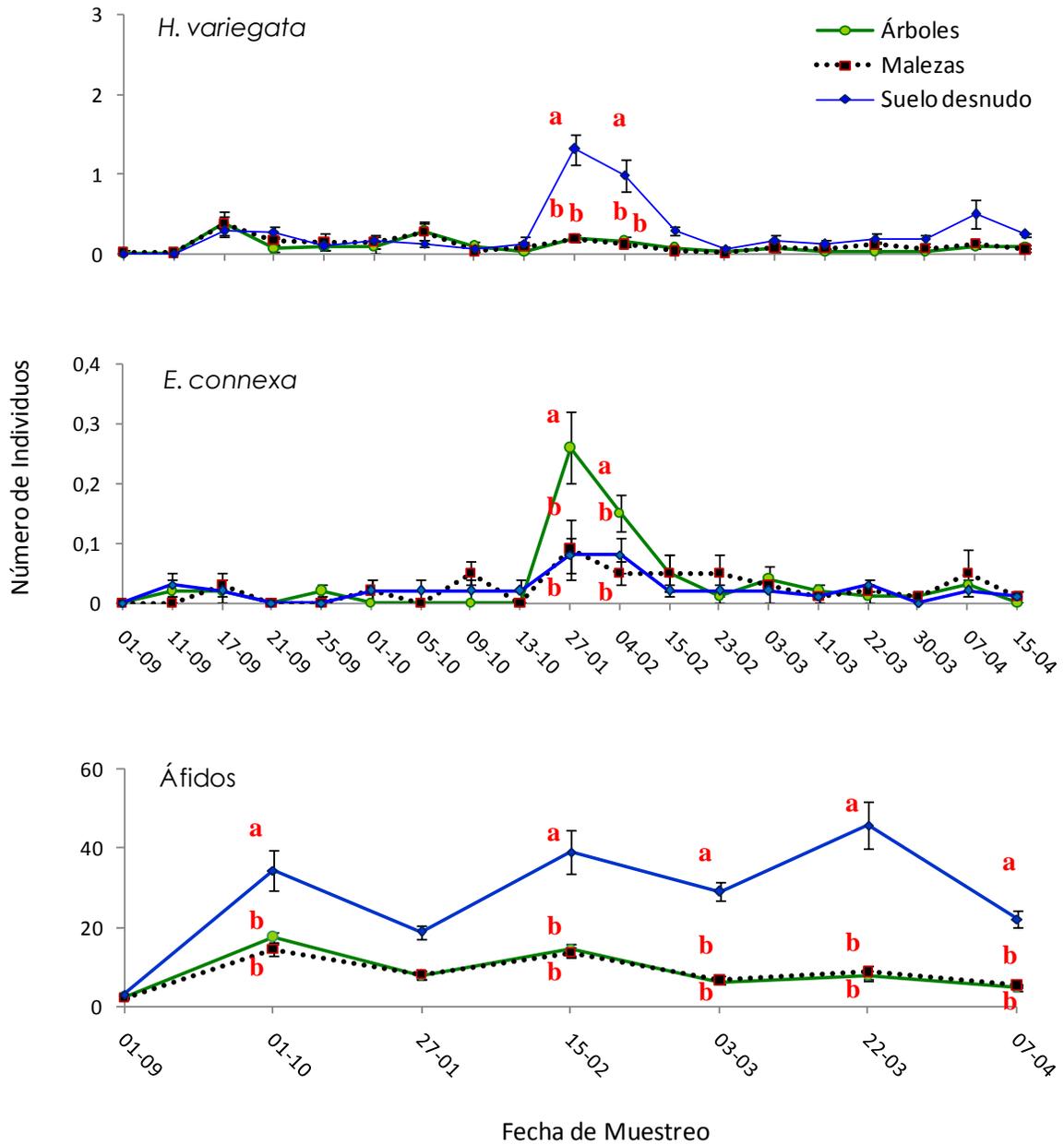


Figura 5: Abundancia de áfidos y coccinélidos en los distintos tipos de borde (número promedio de individuos colectados por trampa por día \pm EE). Letras distintas indican diferencias significativas entre tipos de bordes según prueba de Tukey ($P < 0,05$).

b) Observación en bordes:

Se encontraron 691 coccinélidos en los bordes, de los cuales el 84,8% fueron *H. variegata*. El tipo de borde tuvo efecto significativo sobre la abundancia de ambas especies, encontrándose un menor número de individuos en el suelo desnudo que en los otros dos tipos de borde (Tabla 4, Fig. 6).

Tabla 4. Resultados del ANDEVA para coccinélidos presentes en los bordes, detectados mediante observación por 5 minutos. Los asteriscos indican efectos significativos según prueba de Tukey ($P < 0,05$).

Especie	Efecto	gl	CM	F	P
<i>H. variegata</i>	Borde	2	6,17268	64,585	0,0000*
	Error	42	0,09557		
<i>E. connexa</i>	Borde	2	0,89795	10,540	0,0002*
	Error	42	0,08518		

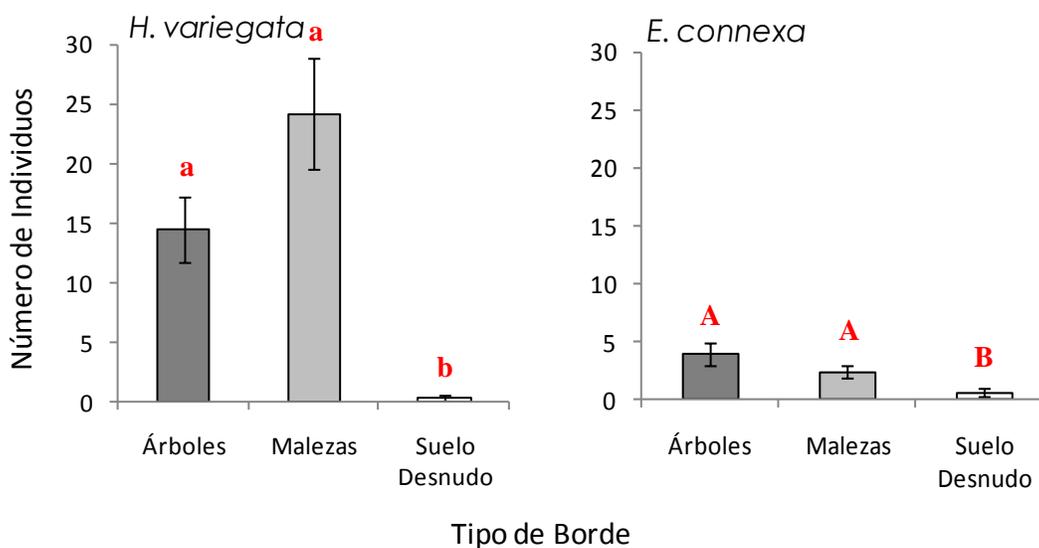


Figura 6: Coccinélidos observados durante 5 minutos en los diferentes tipos de borde (número promedio \pm EE). Letras distintas indican diferencias significativas según prueba de Tukey ($P < 0,05$).

c) Captura con trampas amarillas en bordes:

Se capturaron 3.311 coccinélidos adultos, de los cuales el 92,8% correspondieron a la especie *H. variegata*. No hubo efectos significativos del tipo de borde sobre la abundancia de ninguna de las dos especies de coccinélidos en los bordes (Tabla 5, Fig. 7).

Tabla 5. Resultados del ANDEVA para la abundancia de coccinélidos capturados mediante trampas pegajosas amarillas ubicadas en los bordes.

Especie	Efecto	gl	CM	F	P
<i>H. variegata</i>	Borde	2	0,0064	0,266	0,767896
	Error	42	0,0242		
<i>E. connexa</i>	Borde	2	0,1072	1,558	0,222442
	Error	42	0,0688		

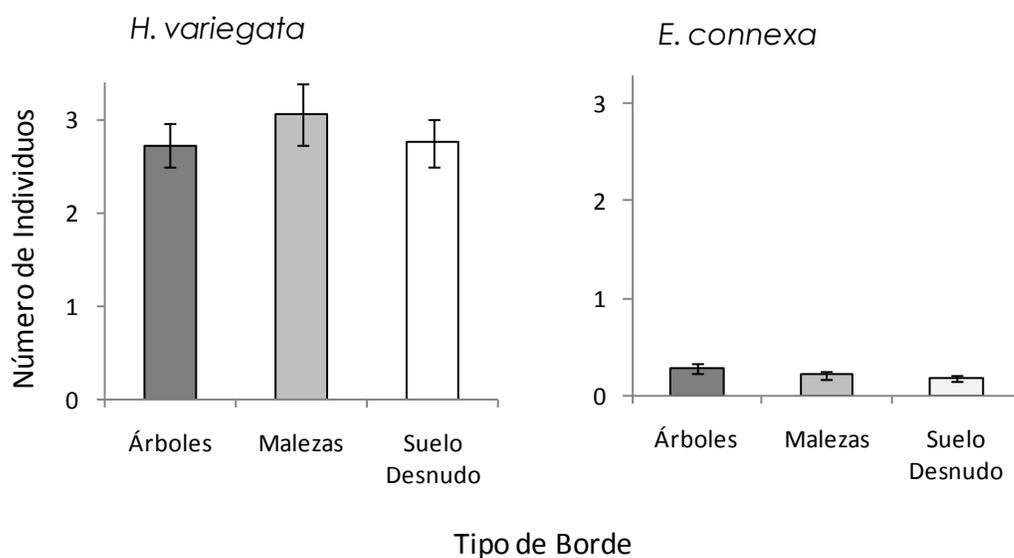


Figura 7: Coccinélidos capturados mediante trampas amarillas en los diferentes tipos de borde (número promedio de individuos colectados por trampa por día ± EE).

Experimento 3: Emigración e inmigración de coccinélidos

a) Emigración:

Debido a que las recapturas en el segundo muestreo fueron escasas, para este análisis se agruparon los resultados de la primera y segunda recaptura de los coccinélidos marcados liberados en el parche central de alfalfa. El porcentaje de emigrantes fue mayor para *H. variegata* (83,7%) que para *E. connexa* (72,2%) ($F_{(1,42)} = 12,406$; $P = 0,00105$). Al comparar la emigración de coccinélidos liberados en presencia de conespecíficos y de una combinación de ambos depredadores (*H. variegata* más *E. connexa*), ni el tipo de borde ni el factor depredador afectaron el porcentaje de recaptura para alguna de las especies. Tampoco hubo una interacción entre tipo de borde*presencia de depredadores significativa, ni para *H. variegata* ni para *E. connexa* (Tabla 6, Fig. 8).

Tabla 6. Resultados del ANDEVA para el efecto de la presencia de depredadores, del tipo de borde y de la interacción entre ambos factores sobre la emigración de coccinélidos desde el parche central de alfalfa.

Especie	Efecto	gl	CM	F	P
<i>H. variegata</i>	Depredador	1	5,8	0,108	0,746528
	Borde	2	32,5	0,603	0,557970
	Borde*Depredador	2	7,3	0,136	0,873737
	Error	18	53,9		
<i>E. connexa</i>	Depredador	1	57,27	0,667	0,424733
	Borde	2	65,58	0,763	0,480360
	Borde*Depredador	2	10,32	0,120	0,887415
	Error	18	85,85		

b) Inmigración:

Luego de una hora de haber removido los coccinélidos desde el parche central, los coccinélidos no marcados obtenidos en el paso de las redes (inmigrantes) correspondieron a un total de 1.223 individuos adultos de *H. variegata* (44,4%) y 1.534 de *E. connexa* (55,6%). En la hora 3 del experimento se capturaron 929 *H. variegata* (47,1%) y 1.043 *E. connexa* (52,9%).

Durante la primera hora, el factor depredador tuvo efectos significativos en la inmigración a la alfalfa por parte de ambas especies de coccinélidos, en tanto el tipo de borde solo afectó a la especie exótica (Tabla 7). Para *H. variegata*, la inmigración a la alfalfa fue mayor cuando se encontraba en ausencia de depredadores (tratamiento control) y menor en presencia de monoespecíficos (Fig. 9A). Esta especie, además, inmigró más a parches de alfalfa rodeados por suelo desnudo que a los rodeados por los otros dos tipos de borde (Fig. 9B). *Eriopis connexa* inmigró más a parches sin depredadores o con combinación de ellos, e inmigró menos frente a tratamientos monoespecíficos (Fig. 9A).

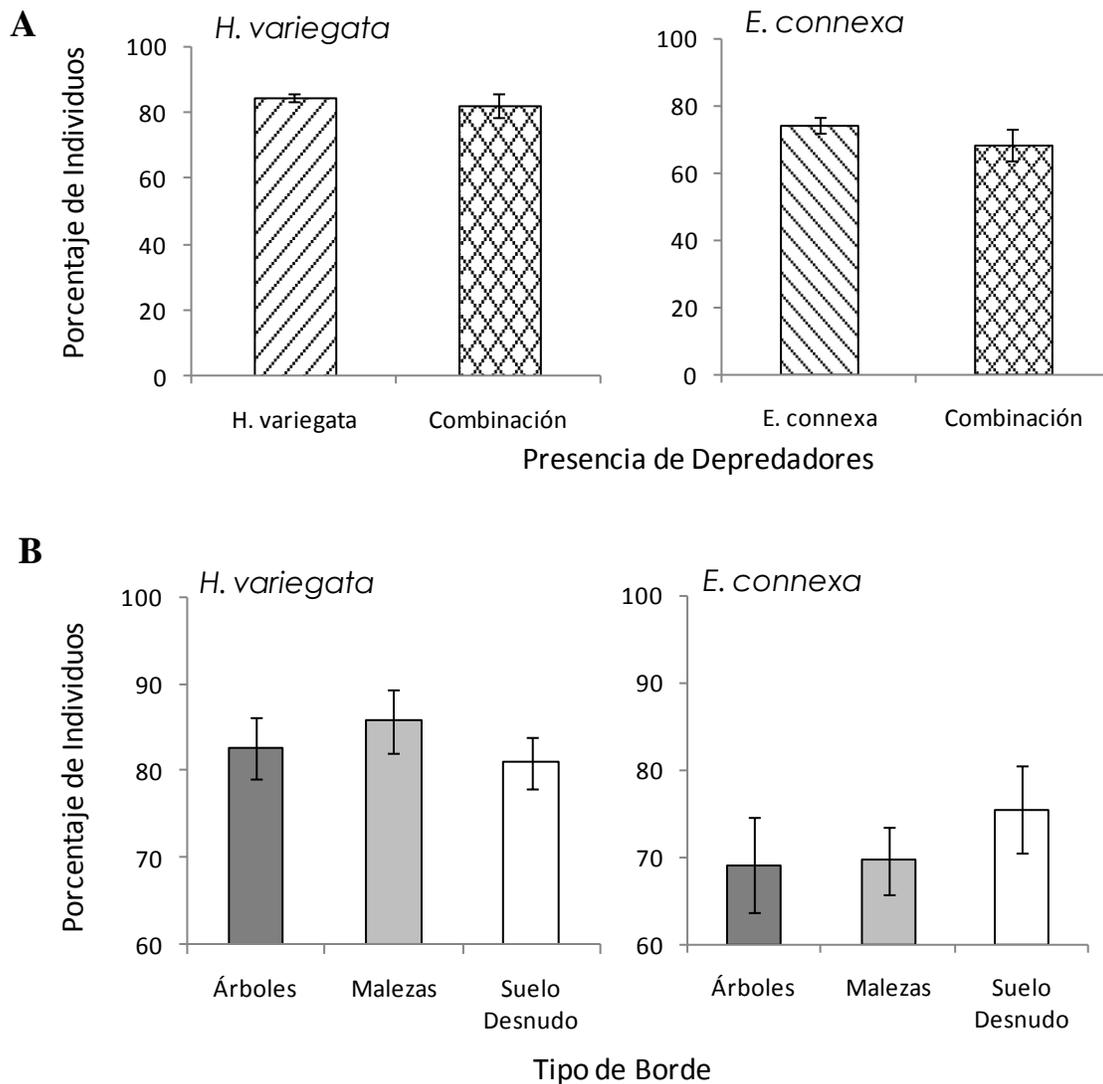


Figura 8: Emigración de coccinélidos desde el parche central de alfalfa, según presencia de depredadores (A) y tipo de borde (B), (porcentaje de individuos que emigraron \pm EE).

En la hora 3 del experimento, el factor depredador no afectó la inmigración de los coccinélidos a la alfalfa, mientras que el tipo de borde solo tuvo un efecto significativo para la especie *H. variegata*, la cual, tal como ocurrió en la hora 1, inmigró más a parches de alfalfa rodeados por suelo desnudo respecto a malezas y árboles (Tabla 7, Fig. 9B). No se detectó una interacción significativa entre tipo de borde*presencia de depredadores para ninguna de las dos especies, ni a la hora 1 ni a la hora 3 del experimento (Tabla 7).

Tabla 7. Resultados del ANDEVA para el efecto de la presencia de depredadores, del tipo de borde y de la interacción entre ambos factores sobre la inmigración de coccinélidos al parche central de alfalfa luego de 1 y 3 horas del inicio del experimento. Los asteriscos indican efectos significativos según prueba de Tukey ($P < 0,05$).

Tiempo	Especie	Efecto	gl	CM	F	P
Hora 1	<i>H. variegata</i>	Depredador	3	0,26907	3,2612	0,033651*
		Borde	2	0,70142	8,5014	0,001052*
		Borde*Depredador	6	0,04532	0,5493	0,766894
		Error	33	0,08251		
	<i>E. connexa</i>	Depredador	3	0,23537	5,817	0,002632*
		Borde	2	0,09844	2,433	0,103360
		Borde*Depredador	6	0,02532	0,626	0,708467
		Error	33	0,04046		
Hora 3	<i>H. variegata</i>	Depredador	3	0,03797	0,713	0,551925
		Borde	2	0,20887	3,920	0,030366*
		Borde*Depredador	6	0,03584	0,673	0,672474
		Error	31	0,05329		
	<i>E. connexa</i>	Depredador	3	0,03256	1,091	0,367668
		Borde	2	0,06581	2,204	0,127353
		Borde*Depredador	6	0,04703	1,575	0,187638
		Error	31	0,02986		

c) Observación directa en bordes:

En ninguno de los experimentos se encontraron coccinélidos marcados durante el recorrido de 5 minutos efectuado en los diferentes bordes.

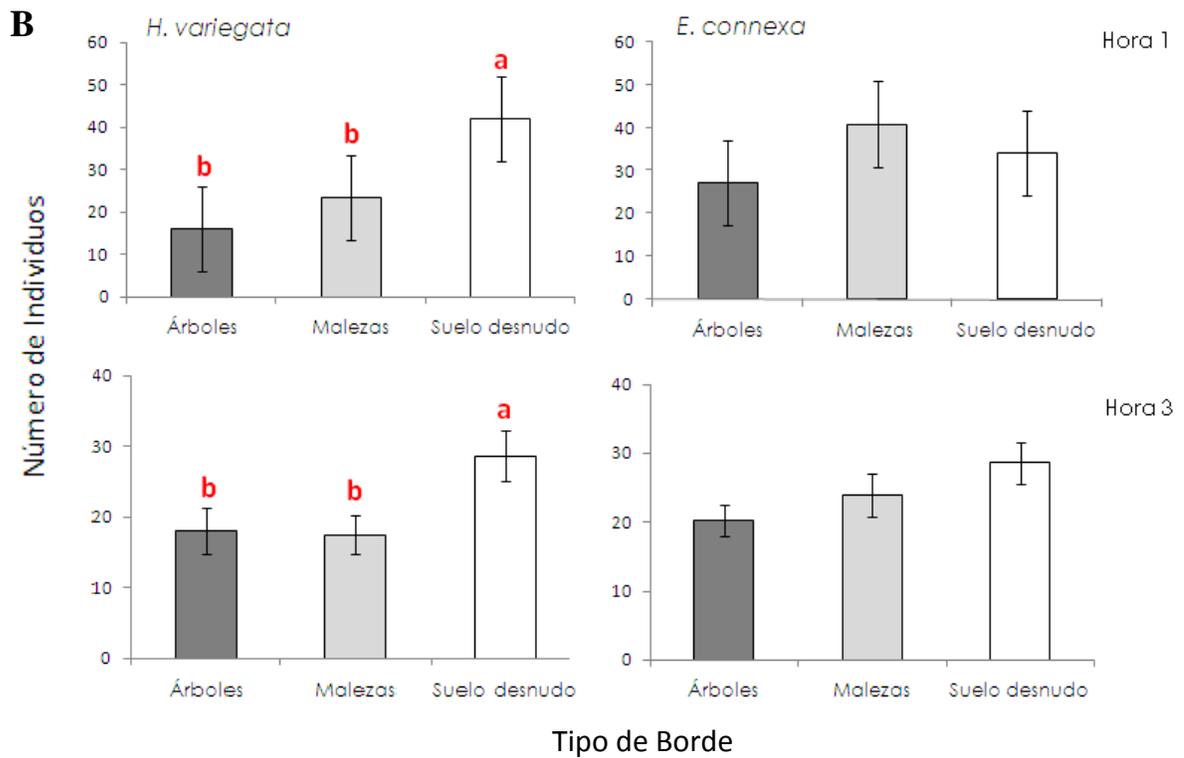
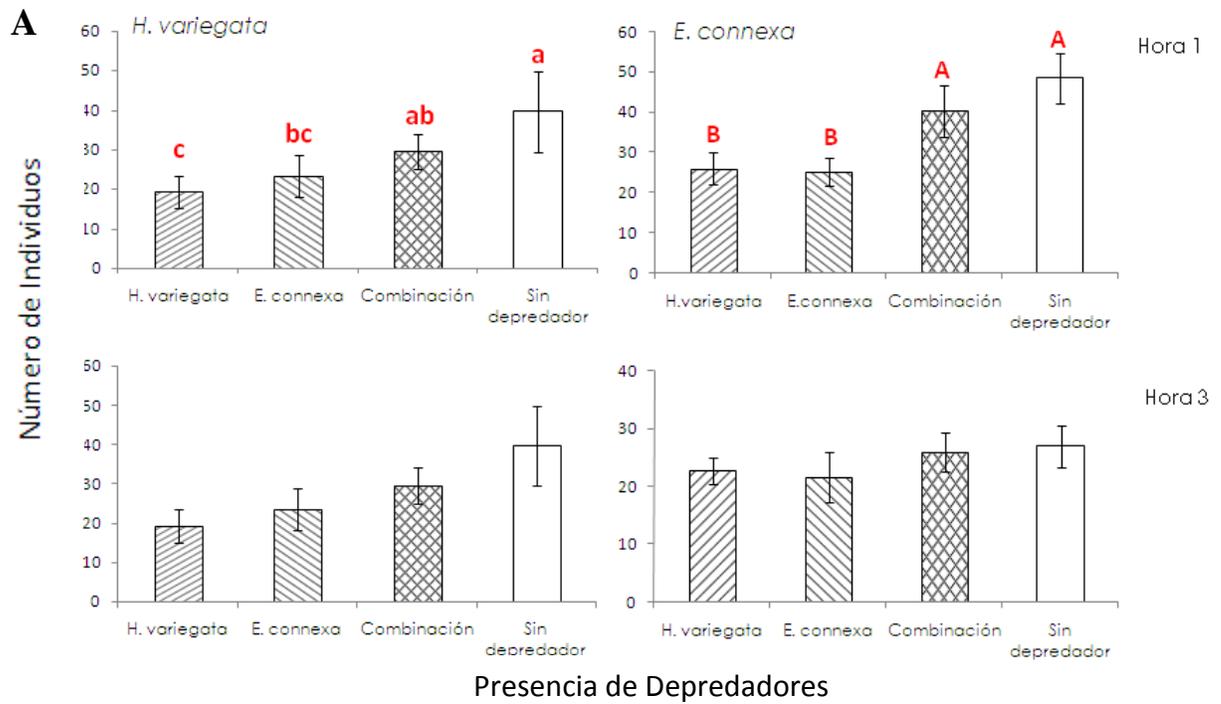


Figura 9: Coccinélidos que inmigraron al parche central de alfalfa, según presencia de depredadores (A) y tipo de borde (B), capturados mediante redes luego de 1 y 3 horas desde

el inicio del experimento (número promedio de individuos \pm EE). Letras distintas indican diferencias significativas según prueba de Tukey ($P < 0,05$).

d) Captura con trampas amarillas en bordes:

En total, sólo 4 individuos marcados pertenecientes a la especie *H. variegata*, fueron capturados en trampas amarillas en los bordes, por lo cual no fue posible realizar un análisis de estos resultados. Estos individuos se liberaron en alfalfa rodeada por árboles, y dos de ellos permanecieron en el mismo paisaje, mientras que los otros se encontraron en un paisaje diferente al cual fueron liberados, uno en un borde de malezas y el otro en un borde compuesto por árboles.

e) Parches de alfalfa vecinos:

Se encontraron 2 individuos de *H. variegata* marcados que cruzaron el borde hacia un parche de alfalfa vecino, los cuales permanecieron en el mismo paisaje en que fueron liberados atravesando un borde de suelo desnudo y árboles, respectivamente. En tanto, 4 adultos de *E. connexa* marcados se encontraron en alfalfa vecina al borde, también cruzando suelo desnudo o árboles, dos de ellos se movieron hacia otro paisaje (de borde suelo desnudo y malezas). Estos resultados son insuficientes para realizar un análisis estadístico.

A fin de conocer cómo estructuras vegetales leñosas pueden ser utilizadas por los coccinélidos, se realizó actividad no contemplada inicialmente en la metodología, consistente en una observación de 5 min en los bordes de árboles del experimento durante el invierno (7 de Julio 2009), encontrándose 583 individuos *H. variegata* y 16 *E. connexa* hibernando entre las cortezas. Estos resultados no se sometieron a análisis estadístico.

DISCUSIÓN

La heterogeneidad y complejidad de un paisaje agrícola está definida por la composición, estructura y diversidad vegetal, conectividad, calidad y tamaño de los hábitats que lo conforman. En este contexto, las áreas que circundan los cultivos son relevantes si se quiere promover un control biológico efectivo de plagas, ya que bordes apropiados pueden proveer de ambientes alternativos a los enemigos naturales, afectando patrones locales de biodiversidad y procesos ecológicos (interacciones tróficas, inmigración y emigración), tanto de las especies plagas como de sus depredadores (Tschantke y Brandl, 2004). Es así como numerosos estudios han demostrado que paisajes mixtos, con hábitats nativos o seminaturales proveen ambientes temporalmente más estables y heterogéneos, resultando en mayor diversidad y abundancia de insectos depredadores de plagas, lo cual está modulado por las interacciones con otros depredadores (Duelli *et al.*, 1990; Dyer y Landis, 1997; Landis *et al.*, 2000; Cronin 2003; Clough *et al.*, 2005; Rand *et al.*, 2006).

En este trabajo efectivamente se observó que la abundancia de enemigos naturales de áfidos era afectada por el tipo de borde que rodeaba los parches de alfalfa. Sin embargo, esto sólo fue demostrado para *H. variegata*, no así para la especie nativa *E. connexa*. Esto concuerda con Prevedello y Vieira (2009), quienes luego de analizar 104 publicaciones que comparaban la respuesta de distintas especies o grupos de especies frente a la matriz, concluyeron que los efectos de ésta son fuertemente especie-específicos, con cada especie respondiendo de diferente manera al tipo de matriz en el 96% de los casos.

La especie introducida *H. variegata* fue más abundante en parches de alfalfa rodeados por suelo desnudo y menos en aquellos rodeados por malezas, en tanto los parches de alfalfa rodeados por árboles mostraron una abundancia intermedia. Sin embargo, *E. connexa* no mostró este efecto significativo. Esto puede ser atribuido a los bajos números poblacionales alcanzados por *E. connexa* durante la temporada de crecimiento de la alfalfa dado que, bajo el mismo esfuerzo de muestreo, la captura de *E. connexa* fue 15,2 veces menor que la de *H. variegata*, y los efectos del borde significativos para *H. variegata* fueron detectados en

los meses de verano, cuando esta especie fue más abundante. Los áfidos también fueron significativamente más abundantes en alfalfa rodeada por suelo desnudo respecto a alfalfa rodeada por los otros bordes. Las especies dominantes fueron *A. craccivora*, *A. pisum* y *T. trifolii*, y corresponden a las reportadas como comunes a este cultivo en Chile Central (Apablaza y Stevenson, 1995; Ramírez, 2010). Como un borde compuesto por suelo desnudo es incapaz de alojar poblaciones de áfidos, es muy probable que la dispersión aérea realizada por hembras aladas de áfidos, sumado a la mayor exposición al viento que sufre un cultivo rodeado por este tipo de borde, permitan la formación de un plancton aéreo capaz de ir de un cultivo a otro movilizado por la brisa (Broadbent, 1948; Artigas, 1994; Tschrantke y Brandl, 2004), facilitando su llegada a la alfalfa, dando cuenta de la mayor presencia de presas en este tipo de parche.

Dado que las poblaciones de áfidos tienden a ser efímeras e impredecibles, los coccinélidos se mueven frecuentemente entre parches con alta densidad de presas, en búsqueda de condiciones óptimas para su alimentación y oviposición (Evans, 2003). En nuestros paisajes experimentales, las mayores abundancias de *H. variegata* y áfidos coincidieron en alfalfa rodeada por suelo desnudo, no así la de *E. connexa*. Ello sugiere que la especie introducida sería más apta que la nativa para colonizar hábitats con presas abundantes, tal como se ha descrito en Norteamérica con las especies introducidas allí para control biológico, *C. septempunctata* y *H. axyridis*. Estas especies han mostrado ser más eficientes en detectar altas poblaciones de presas en el paisaje frente a sus competidoras nativas, lo cual les permite aumentar su capacidad reproductiva, movilidad y sobrevivencia, creciendo en número y disminuyendo la disponibilidad de presas para otros depredadores, con la consiguiente reducción de coccinélidos nativos en el hábitat (Evans, 2004; Soares y Serpa, 2007). Así, la abundancia de presas al interior del cultivo guarda una relación directa con la de los enemigos naturales que allí forrajejan (Dixon, 2000; Gardiner *et al.*, 2009a) y, por tanto, sobre las relaciones depredador/presa (Roland y Taylor, 1997; Cronin, 2003). Sin embargo en este estudio, a pesar de la coincidencia de las mayores abundancias *H. variegata* y áfidos en los parches de alfalfa rodeada por suelo desnudo, la proporción depredador/presa (ver Anexo III) no varió significativamente entre los distintos tipos de

parches experimentales, sugiriendo una respuesta proporcional de *H. variegata* a la densidad de sus presas, al menos en el corto plazo.

En los muestreos con trampas amarillas pegajosas en los bordes, *H. variegata* fue 8 veces más abundante que *E. connexa*. Sólo durante el verano ambas especies mostraron diferencias significativas según el tipo de borde, siendo la especie nativa *E. connexa* más capturada en bordes de árboles que en malezas y suelo desnudo, mientras que la especie exótica, así como los áfidos, se capturaron más en el borde suelo desnudo que en malezas y árboles. La mayor captura en trampas de *H. variegata* y áfidos en un borde “rápido” (*sensu* Morales, 2002) como es el suelo desnudo, en el cual los individuos se desplazan volando o caminando a alta velocidad debido a que no ofrece ningún tipo de recurso a los insectos podría ser un artefacto del muestreo, ya que las trampas en este borde en particular se encuentran altamente expuestas a los flujos aéreos de insectos, no así en los otros bordes más complejos de malezas o árboles. De hecho, la capturabilidad de las trampas pegajosas depende del comportamiento o actividad de vuelo de los insectos, por tanto la información colectada no siempre debe ser entendida como sinónimo de densidad poblacional sino como de permeabilidad de ese hábitat (Stamps *et al.*, 1987; Horton y Lewis, 1997).

En contraposición a los resultados obtenidos con trampas amarillas, durante la búsqueda visual directa en los bordes, ambas especies de coccinélidos fueron escasamente recolectadas en suelo desnudo, mostrando mayores y similares abundancias en bordes de malezas y árboles (que también contiene malezas). La composición vegetal de los bordes de malezas y árboles (Anexos I y II), con una importante participación de cardos, brásicas y otras malezas que alojan una gran abundancia y diversidad de áfidos, favorecería la presencia de coccinélidos en este tipo de borde (Rebolledo *et al.*, 2007; Grez *et al.*, 2010). También la falsa acacia presente en el borde de árboles es un hospedero de *A. craccivora* (Artigas, 2004) y podría ser una fuente adicional de presas, constituyendo ambos tipos de hábitat una fuente de recursos suplementarios para los depredadores (Ries y Sisk, 2004). Por ello, no sorprende que tanto *H. variegata* como *E. connexa* sean más abundantes en estos tipos de borde que el suelo desnudo.

Un hábitat de borde con condiciones similares a las del cultivo, podría retener a los insectos depredadores de plagas, actuando como sumidero, sin embargo al mismo tiempo, al ofrecer recursos alternativos, favorecería la reproducción y generación de nuevos individuos, subsidiando continuamente enemigos naturales hacia los cultivos (Grez y Prado, 2000). El borde compuesto por árboles fue elegido en base a lo encontrado por Grez *et al.* (2010) en Pirque, donde bordes altos y permanentes que incluían árboles de falsa acacia favorecieron la inmigración y emigración de algunas especies de coccinélidos en alfalfa. La información colectada en invierno, donde se observó la utilización de estructuras leñosas como sitios de hibernación, mayoritariamente por *H. variegata*, confirma el importante rol de este tipo de hábitats en la mantención de poblaciones de enemigos naturales en el sistema agrícola. Es importante destacar, sin embargo, que en este experimento no hubo una mayor abundancia de depredadores en la alfalfa inmediatamente vecina a los bordes con vegetación (malezas y árboles), lo que sugiere que el movimiento de estas especies de coccinélidos se realiza a mayores escalas.

La abundancia de enemigos naturales al interior del cultivo puede depender de procesos ecológicos tales como la inmigración y emigración, los que además de estar modulados por el tipo de borde que rodea al cultivo, pueden depender de la existencia de interacciones antagónicas entre la especies de depredadores dentro del cultivo. En los experimentos de emigración e inmigración (marcaje- recaptura) de depredadores, *H. variegata* emigró más que *E. connexa* desde la alfalfa, aunque para ninguna de las dos especies fue significativo el efecto del tipo borde ni tampoco si se encontraba sola o en presencia de la otra especie (tratamiento combinación). Esto indica que la emigración sólo dependería de la especie y no estaría regulada ni por el tipo de borde ni por la presencia de coccinélidos homo o heteroespecíficos, y que ambas especies, mayormente *H. variegata*, están en constante movimiento en el paisaje, en búsqueda de recursos y condiciones favorables para un desempeño óptimo (Landis *et al.*, 2000). En contraposición, la inmigración de coccinélidos a la alfalfa fue significativamente afectada por el tipo de borde, así como por la presencia de depredadores homo y heteroespecíficos. Sin embargo, nuevamente los efectos del borde fueron especie-específicos, con *H. variegata* ingresando más a la alfalfa rodeada por suelo desnudo, y menos a la rodeada por malezas y árboles, en tanto *E. connexa* lo hizo por igual

en los tres tipos de parche de alfalfa. Estos resultados sugieren que la inmigración sería el principal mecanismo explicando la presencia de los coccinélidos en estos parches de alfalfa experimentales, considerando que los patrones de inmigración concuerdan con las abundancias de ambas especies en los parches de alfalfa, ya que *H. variegata* fue más abundante justamente donde inmigró más: en alfalfa rodeada por suelo desnudo, mientras que *E. connexa* inmigró por igual y tuvo la misma abundancia en todos los parches de alfalfa, independientemente del tipo de borde. Estos resultados, además, refuerzan la idea que los coccinélidos que colonizan los parches de alfalfa provienen de hábitats que no son los bordes vecinos.

En relación al efecto de interacciones antagónicas intra o interespecíficas (competencia, depredación intragremio) entre los depredadores y su efecto sobre la dispersión de estos coccinélidos, para la inmigración el tratamiento depredador sólo tuvo efectos significativos durante la primera hora del experimento, cuando se logran las mayores recapturas de los insectos liberados (Grez *et al.*, 2005). Este tratamiento afectó a ambas especies, con *H. variegata* inmigrando más a la alfalfa libre de depredadores y menos a aquella donde se liberaron homo y heteroespecíficos, en tanto el tratamiento combinación generó inmigraciones intermedias. Esto estaría dando cuenta de que para la especie exótica, el riesgo de competencia intraespecífica tendría el mismo nivel de importancia que el de competencia interespecífica en el proceso de inmigración. Por su parte, *E. connexa* inmigró más hacia la alfalfa sin depredadores o con combinación de ellos, y menos a alfalfa con homo y heteroespecíficos, lo cual indica que cuando esta especie debe escoger un hábitat, la presencia de posibles competidores intra e interespecíficos pueden influenciar fuertemente la colonización del cultivo. En los coccinélidos, interacciones antagónicas como depredación intragremio o canibalismo son frecuentes; por lo general no son excluyentes, y su intensidad no sólo depende de las especies involucradas sino también de la disponibilidad de presas, aumentando cuando los áfidos se vuelven escasos (Kajita *et al.*, 2000; Soares y Serpa, 2007). Estas interacciones han sido reportadas en laboratorio para *E. connexa* y *H. variegata*, siendo particularmente frecuentes en ausencia de presas (Viera, 2009).

En suma, los resultados de este estudio muestran que el tipo de borde modula la abundancia de enemigos naturales en alfalfa, aunque este efecto es especie-específico pues sólo fue observado en *H. variegata*, siendo más abundante en parches de alfalfa rodeados por suelo desnudo. Esta especie respondería a la mayor abundancia de áfidos en este tipo de parches y el mecanismo que explicaría esta respuesta sería la inmigración. Los bordes con vegetación (malezas y árboles) fueron similarmente utilizados por ambas especies de coccinélidos. Ellos proveen recursos complementarios que pueden favorecer y retener a los coccinélidos, pero también puede actuar como fuente de depredadores para el agroecosistema. Por último, estos resultados sugieren que las interacciones entre depredadores de áfidos pueden ser determinantes de su inmigración a los parches de alfalfa, no así de su emigración y, adicionalmente, que la inmigración de ambas especies está modulada por la presencia de posibles competidores homo y heteroespecíficos en el cultivo.

La conservación biológica y el manejo de plagas en agroecosistemas son dos objetivos compatibles. Cuando los sistemas agrícolas son manejados a nivel de paisaje, manteniendo bordes de hábitat nativos o seminaturales permanentes, ello no sólo favorece la presencia de enemigos naturales nativos y exóticos en el paisaje, sino además su colonización temprana a los cultivos y el control de las poblaciones plaga (Landis *et al.*, 2000; Hossain *et al.*, 2002; Phoofolo *et al.*, 2010; Grez *et al.*, 2010). En este estudio, se logró demostrar que los bordes pueden afectar la abundancia de depredadores y modulan su dispersión en el paisaje. Sin embargo, falta por esclarecer cómo ello se traduce en un control biológico de plagas más efectivo.

CONCLUSIONES

El efecto del tipo de borde sobre las abundancias de coccinélidos en el cultivo resultó ser especie-específico, observándose sólo para la especie introducida *H. variegata*, la que fue más abundante en alfalfa rodeada por suelo desnudo, probablemente en respuesta a la mayor abundancia de áfidos en ese hábitat.

Los bordes compuestos por árboles y malezas resultan atractivos para los coccinélidos, siendo una fuente de recursos alternativos. Ellos fueron utilizados de manera similar por ambas especies de coccinélidos y pueden constituir un refugio y al mismo tiempo una fuente de nuevos individuos al agroecosistema.

La emigración de coccinélidos no fue afectada por el tipo de borde que rodeaba el parche de alfalfa ni por la presencia de depredadores homo y heteroespecíficos. En cambio, la inmigración sí varió con el tipo de borde, aunque esto ocurrió sólo en *H. variegata* y fue mayor hacia parches de alfalfa rodeados por suelo desnudo donde justamente ellas fueron más abundantes. Ello sugiere a la inmigración como uno de los mecanismos demográficos que determina la abundancia de esta especie en alfalfa.

La inmigración de ambas especies fue afectada por la presencia de competidores homo y heteroespecíficos, sugiriendo similares presiones competitivas para la especie nativa y la exótica.

Lo anterior sugiere que la abundancia y dispersión de coccinélidos es modulada por la heterogeneidad del paisaje agrícola en que está inmerso el cultivo.

BIBLIOGRAFÍA

APABLAZA, J.U. y STEVENSON, T.R. 1995. Fluctuaciones poblacionales de áfidos y de otros artrópodos en el follaje de alfalfa cultivada en la Región Metropolitana. *Ciencia e Investigación Agraria* 22: 115-121.

ARTIGAS, J.N. 1994. *Entomología Económica: insectos de interés agrícola, forestal, médico y veterinario*. Ediciones Universidad de Concepción. Concepción, Chile. Vol. I: 481-616.

BADII, M.H. y ABREU, J.L. 2006. Biological control a sustainable way of pest control. *International Journal of Good Conscience* 1: 82-89.

BEGON, M.; TOWNSEND, C.R. y HARPER, J.L. 2006. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Fourth Edition. Blackwell Publishing.

BROADBENT, L. 1948. Aphids migration and the efficiency of the trapping method. *Annals of Applied Biology* 35: 379–394.

BROWN, P.J.; FROST R.; DOBERSKI, J.; SPARKS, T.; HARRINGTON, R. y ROY, H.E. 2011. Decline in native ladybirds in response to the arrival of *Harmonia axyridis*: early evidence from England. *Ecological Entomology* 36: 231-240.

CLOUGH, Y.; KRUESS, A.; KLEIJN, D.; TSCHARNTKE, T. 2005. Spider diversity in cereal fields: comparing factors at local, landscape and regional scales. *Journal of Biogeography* 32: 2007-2014.

CRONIN, J.T. 2003. Matrix heterogeneity and host-parasitoid interactions in space. *Ecology* 84: 1506-1516.

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

DUELLI, P.; STUDER, M.; MARCHAND, I.; JAKOB, S. 1990. Population movements of arthropods between natural and cultivated areas. *Biological Conservation* 54: 193-207.

DYER, L.E. y LANDIS, D.A. 1997. Influence of noncrop habitats on the distribution of *Eriborus terebrans* (Hymenoptera: Ichneumonidae) in corn fields. *Environmental Entomology* 26: 924-932.

EVANS, E.W. 2003. Searching and reproductive behaviour of female aphidophagous ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae): a review. *European Journal of Entomology* 100: 1-10.

EVANS, E.W. 2004. Habitat displacement of North American ladybirds by an introduced species. *Ecology* 85: 637-647.

FAGAN, W.F.; CANTREL, R.S. y COSNER, C. 1999. How habitat edges change species interactions. *American Naturalist* 153: 165-182.

FAHRIG L. y GREZ, A.A. 1996. Population spatial structure, human-caused landscapes changes and species survival. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 5-13.

GARDINER, M.M.; LANDIS D.A.; GRATTON, C.; SCHMIDT, N.; O'NEAL, M.; MUELLER, E.; CHACON, J.; HEIMPEL, G.E. y DIFONZO, C.D. 2009a. Landscape composition influences patterns of native and exotic lady beetle abundance. *Diversity and Distributions* 15: 554-564.

GARDINER, M.M.; LANDIS D.A.; GRATTON, C.; DIFONZO, C.D.; O'NEAL M.; CHACON, J.M.; WAYO M.T.; SCHMIDT, N.; MUELLER, E. y HEIMPEL, GE. 2009b. Landscape diversity enhances biological control of an introduced crop pest in the north-central USA. *Ecological Applications* 19: 143-154.

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.; PRADO, E. 2000. Effect of plant patch shape and surrounding vegetation on the dynamics of predatory coccinellids and their prey *Brevicoryne brassicae* (Hemiptera: Aphididae). *Environmental Entomology* 29: 1244-1250.

GREZ, A.A.; ZAVIEZO, T. y RIOS, M. 2005. Ladybird (Coleoptera: Coccinellidae) dispersal in fragmented alfalfa landscapes. *European Journal of Entomology* 102: 209-206.

GREZ, A.A.; RIVERA, P. y ZAVIEZO, T. 2007. Foliar and ground-foraging predators of aphids associated with alfalfa crops in Chile: Are they good or bad partners? *Biocontrol Science and Technology* 17: 1071-1077.

GREZ, A.A.; TORRES, C.; ZAVIEZO, T.; LAVANDERO, B. y RAMIREZ, M. 2010. Migration of coccinellids to alfalfa field with varying adjacent vegetation in Central Chile. *Ciencia e Investigación Agraria* 37: 111-121.

HOFMANN, W. 1970. Die Gattung *Eriopis* Mulsant (Col. Coccinellidae). *Mitteilungen der Muncher Entomologischen Gesellschaft (e.v.)* 60: 102-116.

HORTON, D.R. y LEWIS, T.M. 1997. Quantitative relationship between sticky trap catch and beat tray counts of pear *Psylla* (Homoptera: Psyllidae): Seasonal, sex, and morphotypic effects. *Journal of Economic Entomology* 90: 128-68.

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. *Journal of Applied Ecology* 39: 445-454.

HURLBERT, S.H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54: 187-211.

JAHN, E.; VIDAL, A.; SOTO, P. 2000. Sistema de producción de leche basado en alfalfa (*Medicago sativa*) y maíz (*Zea mays*) para la zona centro sur: producción de leche. *Agricultura Técnica* 60: 43-51.

KAJITA, Y.; TAKANO, F.; YASUDA, H.; AGARWALA, B. 2000. Effects of indigenous ladybird species (Coleoptera: Coccinellidae) on the survival of an exotic species in relation to prey abundance. *Applied Entomology and Zoology* 35: 473-479.

LANDIS, D.A., WRATTEN, S.D. y GURR, G.M. 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology* 45: 175-201.

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

MORALES J.M. 2002. Behaviour at habitat boundaries can produce leptokurtic movement distributions. *American Naturalist* 160: 531-538.

PARAJULEE M.N. y SLOSSER J.E. 2003. Potential of yellow sticky traps for lady beetle survey in cotton. *Journal of Economic Entomology* 96: 239-245.

PHOOFOLO, M.W.; GILES, K.L. y ELLIOTT, N.C. 2010. Effects of relay-intercropping sorghum with Winter wheat, alfalfa and cotton on lady beetle (Coleoptera: Coccinellidae) abundance and species composition. *Environmental Entomology* 39: 763-774.

PREVEDELLO, J.A. y VIEIRA, M.V. 2010. Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. *Biological Conservation* 19: 1205-1223.

RAMIREZ, M. 2010. Efectos del hábitat de borde sobre la abundancia y diversidad de insectos depredadores afidófagos y áfidos en cultivos de alfalfa de la Región Metropolitana.

Memoria para optar al Título Profesional de Médico Veterinario. Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias, Universidad de Chile.

RAND, TA; TYLIANAKIS, JM y TSCHARNTKE, T. 2006. Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology Letters* 9: 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: 63-71.

RIES, L. y SISK, TD. 2004. A predictive model of edge effects. *Ecology* 85: 2917-2926.

ROJAS, S. 2005. Control Biológico de Plagas en Chile: Historia y Avances. Instituto de Investigaciones Agropecuarias INIA. Colección libros INIA 12: 61.

ROLAND, J. y TAYLOR, P.D. 1997. Insect parasitoid species respond to forest structure at difference spatial scales. *Nature* 386: 710-713.

SOARES, A.O. y SERPA, A. 2007. Interference competition between ladybird beetle adults (Coleoptera: Coccinellidae): effects on growth and reproductive capacity. *Population Ecology* 9: 37-43.

STAMPS, J.A.; BUECHNER, M.; KRISHNAN, V.V. 1987. The effects of edge permeability and habitat geometry on emigration from patches of habitat. *American Naturalist* 129: 533-552.

STATSOFT, INC. 2004. Statistica (data analysis software system). Versión 7.0. www.statsoft.com [consulta: 20 Enero 2011].

TORRES, C. 2009. Migración de insectos depredadores afidófagos adultos en función del hábitat que rodea a cultivos comerciales de alfalfa. Memoria para optar al Título Profesional de Médico Veterinario. Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias, Universidad de Chile.

TSCHARNTKE, T. y BRANDL, R. 2004. Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Annual Review of Entomology* 49: 405-30.

TSCHARNTKE, T.; RAND, T.A.; BIANCHI, F.J.J.A. 2005. The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop-noncrop interface. *Annales Zoologici Fennici* 42: 421-432.

TSCHARNTKE, T.; BOMMARCO, R.; CLOUGH, J.; CRIST, T.O.; KLEIJN, D.; RAND, T.A.; TYLIANAKIS, J.M.; VAN NOUHUYS, S. y VIDAL, S. 2007. Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biological Control* 43: 294-309.

VIERA, B. 2009. Interacción entre coccinélidos exóticos y nativos en alfalfa: ¿Existe competencia interespecífica o depredación intragremio entre *Hippodamia variegata* (Goeze) y *Eriopis connexa* (Germar). Memoria para optar al Título Profesional de Ingeniero Agrónomo. Facultad de Agronomía, Universidad de Chile.

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

ZAVIEZO, T.; GREZ, AA.; ESTADES, CF. y PÉREZ, 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.

ANEXOS

ANEXO I: Especies vegetales presentes en los bordes de malezas y árboles de los paisajes experimentales.

Especie	Nombre común	Familia
<i>Anagallis arvensis</i> L.	Pimpinela escarlata	Primulaceae
<i>Anagallis coerulea</i> Schreb.	Pimpinela azul	Primulaceae
<i>Anthemis cotula</i> L.	Manzanilla hedionda, manzanillón	Asteraceae
<i>Avena barbata</i> Pott ex Link	Teatina, avenilla	Poaceae
<i>Brassica rapa</i> L.	Yuyo	Brassicaceae
<i>Bromus berteroi</i> Colla	Pasto largo, lanco	Poaceae
<i>Bromus squarrosus</i> L.	Pasto largo	Poaceae
<i>Bromus tunicatus</i> Phil.	Pasto del perro	Poaceae
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.	Bolsita del pastor	Brassicaceae
<i>Carduus nutans</i> L.	Cardo negro	Asteraceae
<i>Centaurea calcitrapa</i> L.	Abrepuños	Asteraceae
<i>Centaurea melitensis</i> L.	Abrepuños	Asteraceae
<i>Cerastium fontanum</i> Baumg. ssp. <i>vulgare</i>	Sin nombre común conocido	Caryophyllaceae
<i>Chenopodium album</i> L.	Quinhuilla	Chenopodiaceae
<i>Chenopodium</i> sp.	Quinhuilla	Chenopodiaceae
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	Cardo negro	Asteraceae
<i>Conium maculatum</i> L.	Cicuta	Apiaceae
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	Correhuela	Convolvulaceae
<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist var.	Huilmo	Asteraceae
<i>Dactylis glomerata</i> L.	Pasto ovillo	Poaceae
<i>Datura</i> sp.	Chamico	Solanaceae
<i>Daucus carota</i> L.	Zanahoria silvestre	Apiaceae
<i>Diplotaxis muralis</i> (L.) DC.	Mostacilla, Rúcula silvestre	Brassicaceae
<i>Elymus repens</i> (L.) Gould	Agropiro	Poaceae
<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Hér. ex Aiton	Alfilerillo, relojito	Geraniaceae
<i>Eschscholzia californica</i> Cham.	Dedal de oro	Papaveraceae
<i>Euphorbia helioscopia</i> L.	Pichoga, pichoa	Euphorbiaceae
<i>Filago gallica</i> L.	Hierba de la perdiz	Asteraceae
<i>Galium aparine</i> L.	Lengua de gato	Rubiaceae
<i>Geranium pusillum</i> L.	Core-core	Geraniaceae
<i>Hirschfeldia incana</i> (L.) Lagr.-Foss.	Mostacilla	Brassicaceae
<i>Holcus lanatus</i> L.	Pasto miel	Poaceae
<i>Hordeum murinum</i> L. ssp. <i>murinum</i>	Pega-pega, cola de ratón	Poaceae
<i>Lactuca serriola</i> L.	Lechuguilla	Asteraceae
<i>Lamarckia aurea</i> (L.) Moench	Sin nombre común conocido	Poaceae
<i>Lamium amplexicaule</i> L.	Gallito	Lamiaceae
<i>Lapsana communis</i> L.	Sin nombre común conocido	Asteraceae
<i>Lathyrus latifolius</i> L.	Clarincillo	Fabaceae
<i>Leontodon saxatilis</i> Lam.	Hierba del chancho	Asteraceae
<i>Lepidium pseudodidymus</i> Thell. ex Druce	Sin nombre común conocido	Brassicaceae
<i>Linum bienne</i> Mill.	Linacillo	Linaceae

<i>Lolium multiflorum</i> Lam.	Ballica italiana	Poaceae
<i>Lolium perenne</i> L.	Ballica inglesa	Poaceae
<i>Lotus pedunculatus</i> Cav.	Lotera	Fabaceae
<i>Matricaria matricarioides</i> (Less.) Porter	Manzanilla	Asteraceae
<i>Medicago lupulina</i> L.	Lupulina	Fabaceae
<i>Medicago sativa</i> L.	Alfalfa	Fabaceae
<i>Melilotus indicus</i> (L.) All.	Trebillo amarillo	Fabaceae
<i>Petroselinum crispum</i> (Mill.) A.W. Hill	Perejil	Apiaceae
<i>Picris echioides</i> L.	Lengua de gato	Asteraceae
<i>Plantago lanceolata</i> L.	Siete venas	Plantaginaceae
<i>Plantago major</i> L.	Llantén	Plantaginaceae
<i>Poa annua</i> L.	Piojillo	Poaceae
<i>Polygonum aviculare</i> L.	Pasto del pollo, sanguinaria	Polygonaceae
<i>Polypogon elongatus</i> Kunth	Cola de ratón	Poaceae
<i>Polypogon viridis</i> (Gouan) Breistr.	Cola de ratón	Poaceae
<i>Raphanus sativus</i> L.	Rabano silvestre	Brassicaceae
<i>Rapistrum rugosum</i> (L.) All. Tallos rojijos	Mostacilla	Brassicaceae
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	Falsa acacia, acacia chilena	Fabaceae
<i>Rubus ulmifolius</i> Schott	Zarzamora	Rosaceae
<i>Schedonorus arundinaceus</i> (Schreb.)	<i>Festuca</i>	<i>Poaceae</i>
<i>Senecio vulgaris</i> L.	Hierba cana	Asteraceae
<i>Silene gallica</i> L.	Calabacillo	Caryophyllaceae
<i>Sium latifolium</i> L.	Sin nombre común conocido	Apiaceae
<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill	Ñilhue	Asteraceae
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	Ñilhue	Asteraceae
<i>Sorghum halepense</i> (L.) Pers.	Maicillo	Poaceae
<i>Taraxacum officinale</i> G. Weber ex F.H.	Diente de león	Asteraceae
<i>Trifolium repens</i> L.	Trebol blanco	Fabaceae
<i>Veronica persica</i> Poir.	Verónica	Scrophulariaceae
<i>Vulpia myuros</i> (L.) C.C. Gmel. var.	Pasto delgado	Poaceae
<i>Vulpia myuros</i> (L.) C.C. Gmel. var. <i>myuros</i>	Pasto delgado	Poaceae
<i>Zea mays</i> L.	Maíz	Poaceae
Total especies		Nº familias
73		20

ANEXO II: Especies vegetales dominantes en los bordes de malezas y árboles de los paisajes experimentales.

Paisaje	Borde	Especie	Nombre común	Familia
1	Árboles	<i>Robinia pseudoacacia</i> L. <i>Hirschfeldia incana</i> (L.) <i>Polygonum aviculare</i> L. <i>Veronica persica</i> Poir.	Falsa acacia Mostacilla Pasto del pollo Verónica	Fabaceae Brassicaceae Polygonaceae Scrophulariaceae
2	Malezas	<i>Hirschfeldia incana</i> (L.) <i>Polygonum aviculare</i> L. <i>Veronica persica</i> Poir. <i>Conium maculatum</i> L. <i>Carduus nutans</i> L. <i>Anagallis arvensis</i> L.	Mostacilla Pasto del pollo Verónica Cicuta Cardo negro Pimpinela escarlata	Brassicaceae Polygonaceae Scrophulariaceae Apiaceae Asteraceae Primulaceae
4	Malezas	<i>Hirschfeldia incana</i> (L.) <i>Polygonum aviculare</i> L. <i>Veronica persica</i> Poir. <i>Conium maculatum</i> L. <i>Carduus nutans</i> L. <i>Anagallis arvensis</i> L. <i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.)	Mostacilla Pasto del pollo Verónica Cicuta Cardo negro Pimpinela escarlata Bolsita del pastor	Brassicaceae Polygonaceae Scrophulariaceae Apiaceae Asteraceae Primulaceae Brassicaceae
6	Árboles	<i>Robinia pseudoacacia</i> L. <i>Rubus ulmifolius</i> Schott <i>Polygonum aviculare</i> L. <i>Veronica persica</i> Poir. <i>Anagallis arvensis</i> L.	Falsa acacia Zarzamora Pasto del pollo Verónica Pimpinela escarlata	Fabaceae Rosaceae Polygonaceae Scrophulariaceae Primulaceae
8	Árboles	<i>Robinia pseudoacacia</i> L. <i>Rubus ulmifolius</i> Schott <i>Polygonum aviculare</i> L. <i>Veronica persica</i> Poir. <i>Hirschfeldia incana</i> (L.) <i>Anagallis arvensis</i> L.	Falsa acacia Zarzamora Pasto del pollo Verónica Mostacilla Pimpinela escarlata	Fabaceae Rosaceae Polygonaceae Scrophulariaceae Brassicaceae Primulaceae
9	Malezas	<i>Hirschfeldia incana</i> (L.) <i>Carduus nutans</i> L. <i>Veronica persica</i> Poir. <i>Polygonum aviculare</i> L. <i>Anagallis arvensis</i> L. <i>Euphorbia helioscopia</i> L.	Mostacilla Cardo negro Verónica Pasto del pollo Pimpinela escarlata Pichoga,	Brassicaceae Asteraceae Scrophulariaceae Polygonaceae Primulaceae Euphorbiaceae
10	Árboles	<i>Robinia pseudoacacia</i> L. <i>Rubus ulmifolius</i> Schott <i>Polygonum aviculare</i> L. <i>Veronica persica</i> Poir. <i>Hirschfeldia incana</i> (L.) <i>Anagallis arvensis</i> L.	Falsa acacia Zarzamora Pasto del pollo Verónica Mostacilla Pimpinela escarlata	Fabaceae Rosaceae Polygonaceae Scrophulariaceae Brassicaceae Primulaceae
11	Malezas	<i>Hirschfeldia incana</i> (L.) <i>Carduus nutans</i> L. <i>Veronica persica</i> Poir. <i>Polygonum aviculare</i> L. <i>Anagallis arvensis</i> L. <i>Trifolium repens</i> L.	Mostacilla Cardo negro Verónica Pasto del pollo Pimpinela escarlata Trebol blanco	Brassicaceae Asteraceae Scrophulariaceae Polygonaceae Primulaceae Fabaceae

ANEXO III: Proporción depredador/presa. Datos obtenidos de los muestreos mediante trampas pegajosas amarillas entre el 1 de Septiembre 2009 y 23 de Abril de 2010. La tabla muestra los resultados del ANDEVA de una vía para el efecto del tipo de borde sobre la relación depredador/presa (D/P) en parches de alfalfa y bordes de los paisajes experimentales.

Parche	Efecto	gl	CM	valor <i>F</i>	valor <i>p</i>
Alfalfa	Borde	2	0,001983	0,02116	0,979082
	Error	18	0,093679		
Borde	Borde	2	0,023697	0,71115	0,504366
	Error	18	0,033323		