



UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS
ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS



**“EFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN Y PÉRDIDA DE
HÁBITAT SOBRE LA ABUNDANCIA DE ÁFIDOS,
PARASITOIDES Y PARASITOIDISMO EN CULTIVOS DE
ALFALFA EXPERIMENTALES”**

GALAXIA ANDREA CORTÉS HINOJOSA

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

PROFESORA GUIA: AUDREY GREZ VILLARROEL

SANTIAGO, CHILE

2006



UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS
ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS



“EFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN Y PÉRDIDA DE HÁBITAT SOBRE LA ABUNDANCIA DE ÁFIDOS, PARASITOIDES Y PARASITOIDISMO EN CULTIVOS DE ALFALFA EXPERIMENTALES”

GALAXIA ANDREA CORTÉS HINOJOSA

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: MAURICIO CANALS

SANTIAGO, CHILE

2006

AGRADECIMIENTOS

Agradecimientos; tengo a tantas personas que agradecer por su ayuda que no sé por quien comenzar. Para comenzar quiero agradecer a mi familia por siempre haberme apoyado y haberme dejado el libre albedrío de seguir la vocación de estudiar veterinaria; esta vocación que surgió en mí a temprana edad, cuando aún no sabía que existía la palabra veterinario. Yo quería ser doctora de animales. Gracias mamá por permitirme llegar con cuanto animalito encontraba en la calle, acompañarme desde pequeña a la clínica veterinaria para ayudarlos, acompañarme la primera vez que fui a ver una cirugía cuando tenía 6 años, tu pensabas que saldría corriendo del pabellón, gracias por darme tu amor y apoyo incondicional. Gracias abuelito, por ayudarme a lo largo de toda la carrera y seguir ayudándome en estos momentos, gracias a ti he podido perfeccionarme, realizando cursos y la pasantía en México. Gracias Hermanito, pequeño y dulce hermanito, no tan pequeño en estos momentos. Gracias Tío Marco, aunque nos hemos distanciado, fuiste muy importante durante mi infancia. Pato, mi amado Pato, llegaste a mi vida cuando estaba terminando mi carrera, pero me has apoyando en momentos difíciles brindándome tu amor, comprensión, ayuda y apoyo, gracias.

Gracias a los doctores de la clínica Alameda Poniente, por ser mis maestros y amigos antes y durante mi formación universitaria, con mucho cariño, muchas gracias.

Quiero agradecer a mi profesora guía y a Tania Zaviezo, tan distintas la una de la otra y a la vez tan complementarias. Gracias Tania por tu paciencia, buena disposición y simpatía. Gracias Dr. Audrey por sus consejos, por ser estricta, por tratar de corregir mi mala ortografía, por sus incontables gestos de afecto y preocupación. Quiero agradecer a mis compañeros de laboratorio y amigos, a Astrid, Bernardino, Denise, Marta, Sandra. Gracias por ayudarme en los terrenos y en el laboratorio. “Todos para uno y uno para todos”. Además no quiero olvidar al “Team UC”, gracias Alda y a los chicos del laboratorio de entomología de la Universidad Católica de Chile yo sé que a ustedes les “encantaba” venir a Antumapu sólo a contar áfidos con mis lindos cuadrantes. También agradecer a la parte del team que me ayudó con el conteo de parasitoides en la etapa B, gracias Gabrielas. Gracias Don Roberto, por cuidar las plantitas de alfalfa y por su constante ayuda. Gracias también a mis profesores y a mis profesores consejeros Mauricio Canals y Rigoberto Solís.

Este estudio fue financiado por el proyecto FONDECYT 1011041.

RESUMEN

La fragmentación del hábitat *per se* es la ruptura de un hábitat originalmente continuo en dos o más fragmentos, los que quedan separados por un hábitat diferente al original denominado matriz. Por otro lado, la pérdida de hábitat es la eliminación de hábitat, sin que necesariamente ocurra fragmentación. En la literatura estos dos términos usualmente se confunden. Por ello, en el presente estudio evaluamos sus efectos en conjunto y por separado sobre la abundancia de los áfidos *Aphis craccivora* y *Therioaphis trifolii*, sus parasitoides y el parasitoidismo en cultivos experimentales de alfalfa. Se sembraron 20 parches de alfalfa, 16 de los cuales fueron sometidos a dos niveles de fragmentación (4 ó 16 fragmentos) y dos niveles de pérdida de hábitat (55% ó 84%). Los 4 paisajes restantes no fueron sometidos a fragmentación y pérdida de hábitat y se utilizaron como control. Se analizaron los efectos inmediatamente luego de la fragmentación (empaquetamiento), en el corto (verano), mediano (otoño) y largo (primavera) plazo. Inmediatamente luego de la fragmentación no hubo un empaquetamiento ni de áfidos ni de parasitoides en los paisajes fragmentados. En general, en ningún periodo se encontró un efecto de la pérdida de hábitat o fragmentación *per se* sobre los áfidos y parasitoides. Sin embargo, la fragmentación y pérdida de hábitat en conjunto afectaron negativamente a *A. craccivora* y positivamente a *T. trifolii* respecto a un paisaje no perturbado. Adicionalmente, *A. craccivora* presentó mayores abundancias en los bordes que en los centros de los fragmentos en los paisajes con mayor fragmentación y pérdida de hábitat. La abundancia de parasitoides y el parasitoidismo no variaron significativamente entre paisajes, aunque la abundancia de parasitoides fue mayor en los bordes que en los centros de los fragmentos. Estos resultados sugieren que, independientemente de la fragmentación de un paisaje, los bordes de los cultivos deben ser considerados en el manejo de plagas.

Palabras claves: Fragmentación, pérdida de hábitat, áfidos, parasitoides, parasitoidismo.

SUMMARY

Habitat fragmentation *per se* is the transformation of an originally continuous habitat into two or more fragments that become isolated by a different habitat denominated matrix. On the other hand, habitat loss is referred only to the reduction in the amount of habitat. In the literature, these two concepts are usually confused. In this study we evaluated the effect of fragmentation, habitat loss and both processes together on the abundance of the aphids *Aphis craccivora* and *Therioaphis trifolii*, their parasitoids and parasitoidism in experimental alfalfa crops. We created twenty 30 x 30 m alfalfa patches. Sixteen of them were fragmented in 4 or 16 fragments, with 55% or 84% of habitat loss. Four patches remained without fragmentation or habitat loss, acting as controls. We analyzed the population responses immediately after fragmentation and habitat loss (to evaluate a possible crowding effect), in short-term (summer), mid-term (autumn), and long-term (spring) periods. No crowding effect was observed in the aphid or parasitoid populations. In general, there was no effect of habitat loss or fragmentation *per se* on the aphid and parasitoid abundance. Nevertheless, when both processes acted together, *A. craccivora* was affected negatively and *T. trifolii* positively compared to the control landscapes. Additionally, *A. craccivora* was more abundant in the borders than in the center of fragments, particularly in the most fragmented landscapes with the highest habitat loss. The abundance of parasitoids as well as the parasitoidism did not vary significantly among landscapes, although the abundance of parasitoids was higher in the borders of fragments. These results suggest that, independently of fragmentation or habitat loss, the borders of crops might be important to be considered in pest management strategies.

Key words: Fragmentation, habitat loss, aphids, parasitoids, parasitoidism.

INDICE

INTRODUCCIÓN	1
REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.....	3
HIPOTESIS.....	12
OBJETIVOS.....	12
MATERIALES Y MÉTODOS.....	13
RESULTADOS.....	21
DISCUSIÓN.....	42
CONCLUSIONES.....	47
BIBLIOGRAFÍA.....	48

INTRODUCCIÓN

La pérdida y fragmentación del hábitat son consideradas las principales causas de la pérdida de la biodiversidad. En un sentido estricto, la fragmentación es la ruptura de lo que originalmente era un hábitat continuo, lo que resulta en pequeños fragmentos de hábitat, aislados por una matriz usualmente inhóspita para los organismos (Fahrig, 1997). Esta fragmentación usualmente conlleva una pérdida de hábitat. Por el contrario, la pérdida de hábitat puede producirse sin que ocurra necesariamente fragmentación. Ambas variables, en conjunto o por separado, pueden afectar las dinámicas poblacionales y la estructura comunitaria de los organismos asociados (Kareiva, 1987; Fahrig, 1997). A pesar de ello, muchos de los estudios las han confundido, considerando la fragmentación en un sentido amplio, que incluye la pérdida de hábitat (Fahrig, 1997).

La pérdida de hábitat es considerada el factor más importante en la extinción de poblaciones y especies. Simulaciones han demostrado que los efectos negativos de la pérdida de hábitat sobre la sobrevivencia de las poblaciones sobrepasan grandemente a los de la fragmentación (Fahrig, 1997). La fragmentación, en cambio, puede tener efectos negativos, positivos o neutros sobre la abundancia poblacional de especies (Kareiva, 1987; Tschamtkke y Kruess, 1999; Fahrig 2003).

Los insectos son susceptibles a la fragmentación y pérdida del hábitat pudiendo responder incluso a fragmentaciones a pequeña escala espacial (Kareiva, 1987; Didham, 1997a). Las poblaciones de insectos ubicadas en niveles superiores de la cadena trófica suelen ser más susceptibles a la extinción que aquellos que se encuentran en niveles tróficos inferiores, debido al reducido tamaño de sus poblaciones y dependencia de sus presas. Entre los insectos de alto nivel trófico están los parasitoides, los que suelen ser aún más vulnerables respecto de los depredadores, debido a su mayor especificidad alimenticia. A este grupo pertenecen insectos de los órdenes Hymenoptera y Diptera, principalmente. Los parasitoides son agentes de control biológico de muchas plagas importantes en la agricultura, entre ellas los áfidos (Hemiptera: Aphididae) (Brascheler et al., 2003). Por lo anterior, desde el punto de vista aplicado es importante evaluar si la perturbación de los sistemas agrícolas producida por la fragmentación y pérdida de

hábitat afecta la relación entre herbívoros y sus enemigos naturales y si esto altera su efectividad como controladores biológicos. En esta Memoria de Título se evaluaron los efectos de la pérdida de hábitat y fragmentación, por separados y en conjunto, sobre la abundancia de áfidos, parasitoides y sobre el parasitoidismo en cultivos experimentales de alfalfa (*Medicago sativa L.*).

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

Las actividades humanas muchas veces resultan en cambios en la cantidad y/o características del hábitat original, fragmentación de éste y establecimiento de nuevos hábitats inhóspitos para los organismos remanentes. Estos cambios en la estructura del paisaje pueden a su vez afectar la dinámica poblacional y comunitaria de muchos seres vivos y alterar la naturaleza o intensidad de las interacciones entre especies (Farhig y Grez, 1996).

Existen varios elementos generadores de perturbaciones en los paisajes. Estos pueden ser eventos naturales como erupciones volcánicas, tormentas, derrumbes, pero en la actualidad el principal agente perturbador es el hombre (Bustamante y Grez, 1995). La fragmentación a nivel de paisaje implica la ruptura de un hábitat originalmente continuo en dos o más fragmentos aislados entre sí. En la naturaleza, la fragmentación siempre esta acompañada por pérdida de hábitat, sin embargo esta última puede ocurrir de manera independiente de la fragmentación, como por ejemplo cuando ocurren perforaciones o cuando se elimina hábitat desde los bordes (Fahrig, 2003).

Considerando la definición de fragmentación antes mencionada, este proceso conlleva cuatro consecuencias: reducción de la cantidad de hábitat en el paisaje, disminución del tamaño de los parches de hábitat, incremento en el número de parches de hábitat e incremento en el aislamiento de los parches. Los dos primeros componentes son considerados una consecuencia de la pérdida de hábitat, en cambio los dos últimos una consecuencia de la fragmentación *per se* (i.e., ruptura de un hábitat originalmente continuo, Fahrig, 2003).

Los efectos de la fragmentación pueden ser tanto abióticos como bióticos. Los efectos abióticos tienen relación con alteraciones en las características microclimáticas, luminosidad, humedad, temperatura y viento. Los efectos bióticos afectan a la flora y fauna y pueden ser directos o indirectos. Los efectos bióticos directos se refieren a alteraciones en las abundancias poblacionales y diversidad de especies y los efectos bióticos indirectos a cambios en la naturaleza o intensidad de las interacciones entre especies, tales como la herbivoría y depredación (Bustamante y Grez, 1995; Murcia, 1995). Los cambios en las características del paisaje pueden afectar la disponibilidad de

recursos (e.g., alimento, refugios, parejas), impidiendo que estos se distribuyan de manera homogénea entre los fragmentos, generando paisajes más ricos que otros, lo que puede ser una de principales causas de las alteraciones en la abundancia y distribución de las poblaciones (Fahrig y Paloheimo, 1988).

Uno de los problemas ocasionados por la fragmentación y pérdida de hábitat es el denominado “efecto borde”. Este efecto se da cuando dos hábitats con características diferentes entran en contacto, resultando en cambios abióticos y bióticos principalmente en los bordes de estos hábitats. Por ejemplo, en paisajes fragmentados, en el borde del hábitat original (e.g., un bosque) incrementa la temperatura, disminuye la humedad, incrementan las turbulencias, la luminosidad, lo que resulta en la alteración de las características microclimáticas de este hábitat, generando condiciones no aptas para los organismos residentes. Estas condiciones pueden favorecer el ingreso de especies exóticas desde la matriz, hábitat distinto que esta en contacto con el hábitat original, lo que puede tener consecuencias para la fauna residente. La intensidad del efecto borde va a depender del tamaño del fragmento, de su forma y del contraste del hábitat original con la matriz (Bustamante y Grez, 1995; Murcia, 1995; Bannerman, 1998; Tschardtke *et al.*, 2002a). En agroecosistemas, el borde de los cultivos puede atraer enemigos naturales o plagas (e.g., Roland, 1993; 1997).

El estudio de la dinámica de las comunidades y poblaciones en ambientes fragmentados se basa principalmente en la Teoría de Biogeografía de Islas (MacArthur y Wilson, 1967) y en la Teoría de Metapoblaciones (Levins, 1969). La teoría de Biogeografía de islas predice que islas más grandes y más cercanas a la fuente de colonizadores soportarán una mayor riqueza de especies debido a una mayor tasa de inmigración de nuevas especies y a una menor probabilidad de extinción de las especies residentes. Un ejemplo que apoya esta teoría es el de Kruess y Tschardtke (2000), quienes evaluaron el efecto del tamaño del fragmento y aislamiento de praderas de *Vicia sepium* sobre la riqueza de insectos herbívoros y parasitoides. En este caso, los parasitoides fueron afectados de manera más negativa por la reducción de su hábitat que los herbívoros, siendo mayor la riqueza de insectos en paisajes con mayor área y menor aislamiento, lo que es coincidente con las predicciones de la teoría de biogeografía de islas.

La Teoría de Metapoblaciones predice algo similar a la Teoría de Biogeografía de Islas, pero a nivel poblacional. Una metapoblación corresponde a un ensamble de subpoblaciones locales que están ligadas por la migración de individuos y que sufren extinciones locales y recolonización desde parches vecinos (Levins, 1969). Esta teoría predice que la persistencia de una especie dentro de un parche dado dependerá de la relación entre extinción y recolonización en cada generación. Además, predice que a mayor tamaño del parche habrá una menor tasa de extinción y a mayor distancia entre parches habrá una menor tasa de colonización. Los organismos con tamaño del cuerpo pequeño, rápido aumento de la población, corto tiempo generacional y alta especificidad por un hábitat tienen mayores posibilidades de comportarse como una metapoblación, siendo los parasitoides y sus hospederos buenos candidatos para esta dinámica (Murphy *et al.*, 1990).

Ambas teorías se basan en que las poblaciones locales solo pueden habitar y reproducirse en ciertos tipos de parches de hábitat, encontrándose dos tipos de hábitat: el adecuado y el no adecuado para los organismos. Este último tipo de hábitat, denominado matriz, no tiene influencia en los procesos que ocurren entre parches y dentro de cada parche. Contrario a lo anterior, la ecología del paisaje considera que las características de la matriz que rodea a los parches sí influye en los procesos que ocurren entre y dentro de los parches (Tschardt y Bradley, 2004). Es por ello que el estudio de las características de la matriz ha cobrado una gran importancia en estudios de fragmentación. El movimiento de los organismos a través de la matriz será más exitoso si la composición o estructura vegetacional de ésta es similar a la de los fragmentos (Fahrig, 2001). Por ejemplo, Cronin (2003) evaluó como distintos tipos de matrices, (i.e., pasto, pantanos y pradera nativa) afectaban la capacidad de colonización y distribución espacial del parasitoide de langostinos, *Anagrus columbi* (Hymenoptera: Mymaridae). Él encontró que los paisajes rodeados por pasto fueron más colonizados por el parasitoide que los rodeados por los otros tipos de matrices. Simulaciones teóricas han coincidido en destacar la importancia de la matriz en las abundancias poblacionales finales, y por lo tanto, sugieren que las características de todo el paisaje, incluyendo la matriz, deben ser consideradas al tomar decisiones de manejo (Farhig, 2001). Por ejemplo, Estades (2001) modeló el comportamiento de poblaciones de aves según la

disposición de dos tipos de recursos: alimento y lugares para anidar. Este estudio demostró que cuando los dos tipos de recurso se encuentran en el hábitat original, grandes extensiones de hábitat soportan mayores abundancias y riqueza de especies, pero cuando parte de los recursos (e.g., alimenticios) se encuentran en la matriz, pequeñas porciones de hábitat pueden soportar grandes abundancias y riqueza de especies. Este modelo explicaría las grandes colonias de aves marinas que se mantienen en islas pequeñas.

Fragmentación *per se* y pérdida de hábitat

Simulaciones teóricas y unos pocos estudios empíricos que han separado los efectos de la fragmentación *per se* y los de la pérdida de hábitat sobre la sobrevivencia de las poblaciones, muestran un efecto consistentemente negativo de la pérdida de hábitat el que sobrepasa grandemente a los efectos de la fragmentación. Además, estos estudios señalan que la fragmentación del hábitat *per se* puede tener efectos positivos, negativos o neutros sobre la persistencia poblacional, y que estos efectos se manifiestan sólo a altos niveles de pérdida de hábitat (> 70%) (Andrén, 1994; Fahrig, 1997; Fahrig, 2003).

En un estudio donde se evaluaron los efectos independientes de la cobertura del bosque y de la fragmentación sobre la abundancia de aves, se encontró que 25 de las 31 especies estudiadas fueron afectadas negativamente por la pérdida de hábitat y sólo seis por la fragmentación. De estas seis, dos fueron afectadas positivamente y 4 negativamente (Trzcinski *et al.*, 1999). Otro ejemplo es el de Caley *et al.* (2001), quienes experimentalmente separaron los efectos de la pérdida de hábitat y fragmentación de corales sobre la densidad de dos especies de crustáceos comensales, encontrando un efecto negativo de la pérdida de hábitat sobre las abundancias de ambas especies y un efecto positivo de la fragmentación para *Trapezia cymodocea* lo que fue atribuido al comportamiento territorial de los machos. Estos ejemplos sugieren que las variaciones negativas en la abundancia poblacional en ambientes fragmentados estarían más influenciadas por los cambios en el área total de hábitat remanente que por su configuración. Esto podría deberse a que fragmentos más pequeños tienen una mayor relación perímetro/área, lo que favorece la emigración de los organismos desde los

fragmentos, ya que les es más fácil encontrar el borde y salir de este. Por otro lado, esta mayor relación perímetro/área permite que la probabilidad de que inmigren organismos desde la matriz sea mayor, lo que implica que en fragmentos pequeños la dinámica poblacional se ve gobernada por eventos de migración (eg., inmigración y emigración) y en paisajes de mayor tamaño las dinámicas poblacionales se ven gobernadas por mortalidad y nacimiento (Collinge, 1996; Grez y Prado, 2000).

Frecuentemente se han detectado incrementos en las abundancias poblacionales inmediatamente luego de que ha ocurrido la fragmentación del hábitat, y esto se debe a que los individuos residentes en el hábitat original, al momento de transformarse en matriz, ingresan al hábitat remanente, incrementando sus densidades allí. Este fenómeno se ha denominado empaquetamiento y es uno de los primeros efectos de la fragmentación (Collinge y Forman, 1998; Denbinski y Holt, 2000; Grez *et al.*, 2004b).

Insectos y fragmentación

Muchos estudios de fragmentación y pérdida de hábitat se han realizado con insectos debido a que estos organismos son muy sensibles a estos fenómenos (Didham, 1997a) pudiendo responder a una fragmentación y pérdida de hábitat a pequeña escala (Kareiva, 1987; Grez *et al.*, 2004 a y b).

Grez *et al.* (2004a), utilizando 15 paisajes de alfalfa de 30 x 30 m, que diferían en el nivel de fragmentación del hábitat (4 ó 16 fragmentos) y de aislamiento (2 ó 6 m), encontraron que un alto nivel de fragmentación, acompañado de un alto aislamiento, en el corto plazo, tuvo un efecto positivo para la biodiversidad de coleópteros epigeos. Algo similar observaron en coccinélidos, los que fueron más abundantes en paisajes altamente fragmentados, pero con menor aislamiento (Grez *et al.*, 2004b). Por otra parte, Tschardtke *et al.* (2002a), trabajando en pastizales fragmentados de Alemania, con parches entre 300 m² y 7,6 ha, estudiaron como la fragmentación afectaba la abundancia y riqueza de especies de mariposas y sus enemigos naturales. Ellos encontraron que la riqueza de especies de mariposas, en general, aumentaba a mayor área, pero que a una misma área total (suma del área de los fragmentos) el hábitat fragmentado soportaba una mayor riqueza de especies de mariposas polífagas en peligro de extinción que parches continuos, sugiriendo que la fragmentación del hábitat puede tener efectos

positivos sobre la riqueza de estas especies. En cuanto a sus enemigos naturales (i.e., parasitoides), encontraron que la riqueza de especies aumentaba con la subdivisión de los paisajes, pero que el parasitoidismo era afectado negativamente con la disminución del área, siendo los enemigos naturales afectados de manera más negativa que sus víctimas herbívoras. Estos ejemplos apoyan el planteamiento de que la fragmentación *per se* puede tener efectos positivos sobre la abundancia y riqueza de especies.

Como se puede ver, los insectos responden de distinta manera o con una distinta intensidad frente a la fragmentación y pérdida de hábitat, dependiendo de su nivel trófico y también dependiendo de sus atributos de historia de vida (Hunter, 2002; van Nouhuys, 2005). En general, las especies del tercer nivel de la cadena trófica (i.e., depredadores, parasitoides) son más susceptibles a la extinción que las poblaciones que se encuentran en niveles tróficos inferiores, tales como los herbívoros (Holt, 1996; Zabel y Tscharnkte, 1998; Tscharnkte y Kruess, 1999). Esto ocurriría debido a que los enemigos naturales generalmente tienen poblaciones relativamente más bajas que sus presas, son menos vágiles y son más sensibles a las alteraciones medio ambientales, lo que los puede llevar a la extinción antes que a sus hospederos (Tscharnkte y Kruess, 1999; Tscharnkte *et al.*, 2002b). Estudios recientes, sin embargo, han planteado que el efecto de la fragmentación sobre las abundancias de insectos estaría más influenciado por sus atributos de historia de vida, como por ejemplo, la capacidad de dispersión, número de generaciones por año y longevidad (van Nouhuys, 2005). Así por ejemplo, dos especies de parasitoides se pueden ver afectadas de distinta manera por la fragmentación, siendo una especie afectada negativamente y otra positivamente, debido a su diferencial capacidad de dispersión y amplitud de la distribución de sus hospederos (van Nouhuys, 2005).

Control biológico

Aunque la fragmentación y pérdida del hábitat usualmente son consideradas en el contexto de la conservación biológica, estas pueden tener relevancia en otros ámbitos, como en el control biológico de plagas (Thies y Tscharnkte, 1999; Tscharnkte y Kruess, 1999; Tscharnkte *et al.*, 2002a). Varios estudios sugieren que la eficacia del control biológico en agroecosistemas se encontraría íntimamente ligada a la fragmentación y

pérdida del hábitat, la distribución espacial de los paisajes cultivados y no cultivados, la edad de los cultivos y los manejos a los que son sometidos (Kruess y Tschardtke, 1994; Tschardtke y Kruess, 1999; Denys y Tschardtke, 2002; Cronin y Reeve, 2005). Así por ejemplo, With *et al.* (2002), evaluaron la habilidad de enemigos naturales, dos especies de coccinélidos, para depredar sobre áfidos en cultivos de *Trifolium pratense* que diferían en cobertura o abundancia del hábitat y grado de fragmentación. En este caso, la estructura del paisaje afectaba la intensidad de depredación sobre los áfidos. Incluso, la respuesta de agregación de los coccinélidos estaba más ligada con la distribución espacial del cultivo que con la abundancia de presas, lo que demuestra que para los depredadores es más importante la configuración espacial del hábitat que la abundancia de sus presas.

Otro ejemplo de cómo la fragmentación del hábitat afecta la capacidad de control biológico es el estudio realizado por Roland y Taylor (1993,1997) en bosques de Norteamérica, donde detectaron que cuatro especies de parasitoides, enemigos naturales de la plaga de la oruga del álamo, *Malacosoma disstria*, eran afectadas negativamente por la fragmentación de este bosque, impidiéndoles responder de manera oportuna a la plaga de orugas, lo que se tradujo en que en los fragmentos de bosques las plagas de la oruga perduraran más en el tiempo en comparación con el bosque continuo.

Áfidos y parasitoides

Los pulgones son parásitos de muchas plantas ya que succionan su savia, ocasionando diversos problemas como malformaciones o reducción del crecimiento, transmisión de virus, e incluso algunos presentan una saliva tóxica la que puede favorecer el desarrollo de hongos. Existen variaciones en el ciclo de vida entre las especies, pero en líneas generales son similares. Existen especies que son monoecias, es decir, no necesitan cambiar de hospedero durante su ciclo biológico, como es el caso de *Therioaphis trifolii* (Monell) y *Aphis craccivora* Koch. Otras especies requieren cambiar de hospedero para completar su ciclo biológico. Existen formas aladas, las que pueden ser el macho o la hembra. La reproducción puede ser holocíclica (sexuada) o anholocíclica (partenogénicamente). Estos dos tipos de reproducción pueden darse en las dos especies de áfidos que estudiamos en esta memoria de título. En *T. trifolii*, la

reproducción holocíclica ocurre sólo en climas fríos, y la reproducción anholocíclica en climas cálidos, *A. craccivora* en tanto en se han descrito ciclos holocíclicos únicamente en Alemania e India. En general, el ciclo de vida de los áfidos comienza en la primavera con la aparición de las hembras fundadoras que eclosionan a partir de los huevos de invierno; estas hembras se reproducen partenogénicamente. Luego de varias generaciones de hembras, ellas dan origen a una generación de hembras y machos que se reproducirán sexualmente. Estas hembras generan un huevo de invierno que eclosionará a la primavera siguiente (Artigas, 1994). Tanto el número de ninfas que puede producir una hembra al día como su desarrollo dependen de la temperatura. A mayor temperatura mayor producción de ninfas, con un límite de temperatura mínimo y máximo, de 7°C y 35°C, respectivamente (Artigas, 1994).

Los parasitoides son un grupo de insectos compuesto por distintos taxa, siendo en su gran mayoría de los órdenes Hymenoptera y Diptera. Se caracterizan porque los adultos son de vida libre, pero sus estados larvales se desarrollan como parásitos dentro o sobre otros artrópodos. La hembra ovipone dentro, sobre o en las cercanías del cuerpo de su hospedero, el que muere a causa del desarrollo parasítico de la larva (Hassell y Godfray, 1992; Quicke, 1997). Al igual que los verdaderos parásitos, toda la energía requerida para el desarrollo de las larvas es obtenida de un hospedero, pero como ocurre con los depredadores, ocasionan la muerte de este. Los parasitoides, por ser enemigos naturales de diversas plagas que afectan a la agricultura, han sido ampliamente utilizados como controladores biológicos (Hassell y Godfray, 1992). Debido a sus hábitos e historia de vida, y en particular, a que ellos son usualmente especialistas al momento de seleccionar a un hospedero donde oviponer, concentrándose en una o unas pocas especies emparentadas, en un estadio adecuado para el desarrollo de sus larvas, y de otros recursos alimenticios para los adultos, como néctar y polen, los parasitoides necesitan ambientes con poca intervención antropica que permitan la coexistencia de ambos factores para mantener poblaciones viables y efectivas en el control de los insectos que pueden ser plagas (Hassell y Godfray, 1992; Quicke, 1997).

Cronin (2004) evaluó como ocurrían las extinciones y recolonizaciones del parasitoide *Angrus columbi* (Hymenoptera: Mymaridae) y su hospedero el delfácido *Prokelisia crocea* (Hemiptera: Delfacidae), en parches de distinto tamaño de praderas

Norteamericanas, encontrando un mayor riesgo de extinción para el parasitoide que para el delfácido en las praderas fragmentadas. El autor atribuye este mayor riesgo de extinción a una dependencia en dos niveles, concentración de delfácidos, ya que a menor cantidad de hábitat hay una menor concentración de delfácidos lo que dificulta su detección por parte de los parasitoides, y características del hábitat donde la capacidad de colonizar los hábitat remanentes se ven afectadas por el tipo de matriz y el aislamiento. Por otro lado, encontraron una respuesta denso-dependiente dado que parches más grandes mantenían altas densidades de hospederos que favorecían la abundancia poblacional del parasitoide.

En otro estudio realizado en Suiza, Braschler *et al.* (2003) detectaron que praderas fragmentadas presentaban una mayor abundancia de áfidos y una mayor frecuencia de plantas altamente infestadas por éstos que las praderas control, no fragmentadas. Sin embargo, no encontraron diferencias en el nivel de parasitoidismo, evaluado a partir del porcentaje de áfidos momificados, siendo éste igual para todas las praderas estudiadas.

Insectos y alfalfa

La alfalfa es un cultivo rico en especies de insectos herbívoros, sin embargo muy pocos de ellos alcanzan niveles de plaga (González, 1989). Esto, en general, se explica por el efecto controlador de un importante número de enemigos naturales. Sin embargo, este control podría verse alterado producto de la perturbación del paisaje.

Por ejemplo, Grez y Zaviezo (2002) evaluaron los cambios en la abundancia de insectos de los órdenes Diptera, Hemiptera, Hymenoptera y Coleóptera en cultivos de alfalfa, luego de que este se fragmentara en parches de 30 x 30 m o de 100 x 50 m. En el parche de mayor tamaño, estos insectos incrementaron su abundancia, en cambio en los de menor tamaño la disminuyeron o las mantuvieron a un nivel similar, deduciendo un efecto negativo inmediato de la fragmentación de este cultivo. Por otra parte, Fahrig y Jonsen (1998) también detectaron que la configuración espacial de los cultivos de alfalfa en Canadá afectaba la abundancia y diversidad de insectos, observando una mayor riqueza de especies en cultivos más aislados, con menores frecuencias de corte, y con edades intermedias. Finalmente, Grez *et al.* (2004a y b), detectaron un efecto

positivo de la fragmentación de cultivos de alfalfa sobre la abundancia de dos especies de coccinélidos y sobre la riqueza de especies de coleópteros epígeos.

Sin embargo, hasta ahora se desconocía el efecto de la fragmentación y pérdida del hábitat sobre la abundancia y diversidad de insectos parasitoides, sus hospederos los áfidos y el parasitoidismo en cultivos de alfalfa. Esto es lo que se estudió en esta memoria de título.

HIPÓTESIS

La pérdida y la fragmentación del hábitat afectarán la abundancia de parasitoides y áfidos y al parasitoidismo.

OBJETIVOS

Objetivo general

- Evaluar los efectos separados y en conjunto de la pérdida de hábitat y fragmentación sobre la abundancia de áfidos, parasitoides y el parasitoidismo.

Objetivos específicos

- Evaluar el efecto de la fragmentación, a igual nivel de pérdida de hábitat, sobre la abundancia de áfidos, parasitoides y el parasitoidismo.
- Evaluar el efecto de la pérdida de hábitat, a igual nivel de fragmentación, sobre la abundancia de áfidos, parasitoides y el parasitoidismo.
- Evaluar el efecto conjunto de la fragmentación y pérdida de hábitat sobre la abundancia de áfidos, parasitoides y el parasitoidismo.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se desarrolló abarcando tres estaciones de muestreo, verano (Diciembre 2003 - Febrero 2004), otoño (Marzo - Mayo 2004) y primavera (Septiembre - Octubre 2004) en un terreno de aproximadamente 4,5 hectáreas, ubicado en el Campus Antumapu, de la Universidad de Chile (La Pintana, Región Metropolitana). Estos tres periodos de muestreo permitieron evaluar los efectos de la fragmentación y pérdida de hábitat en el corto, mediano o largo plazo en relación al momento de la remoción de la alfalfa, incluyendo diferentes generaciones de áfidos y parasitoides.

En Agosto del 2003 se sembró alfalfa (variedad WL528HQ) en 20 paisajes de 30 x 30 m, dispuestos linealmente en 5 bloques con cuatro paisajes cada uno, donde bloques y paisajes estaban separados por al menos 20 m. La tercera semana de Diciembre, a tres de los cuatro paisajes de cada bloque se les removió el 55 u 84% de la alfalfa (i.e., bajo y alto nivel de pérdida de hábitat), dejándola distribuida en 4 ó 16 fragmentos (i.e., bajo y alto nivel de fragmentación). De esta manera, en cada bloque se establecieron 4 tipos de tratamientos o paisajes: (1) control, sin fragmentación ni pérdida de hábitat; (2) 4F - 55%, 4 fragmentos de 10 x 10 m, con 55% de pérdida de hábitat; (3) 4F - 84%, 4 fragmentos de 6 x 6 m, con 84% de pérdida de hábitat; y (4) 16F - 84%, 16 fragmentos de 3 x 3 m, con 84% de pérdida de hábitat (Fig. 1). La remoción de la alfalfa se hizo mediante una rastra, para dejar la matriz que rodeaba los fragmentos descubierta de vegetación. Esta condición se mantuvo durante todo el experimento usando una rastra o herbicidas cuando era necesario.

↑ Norte

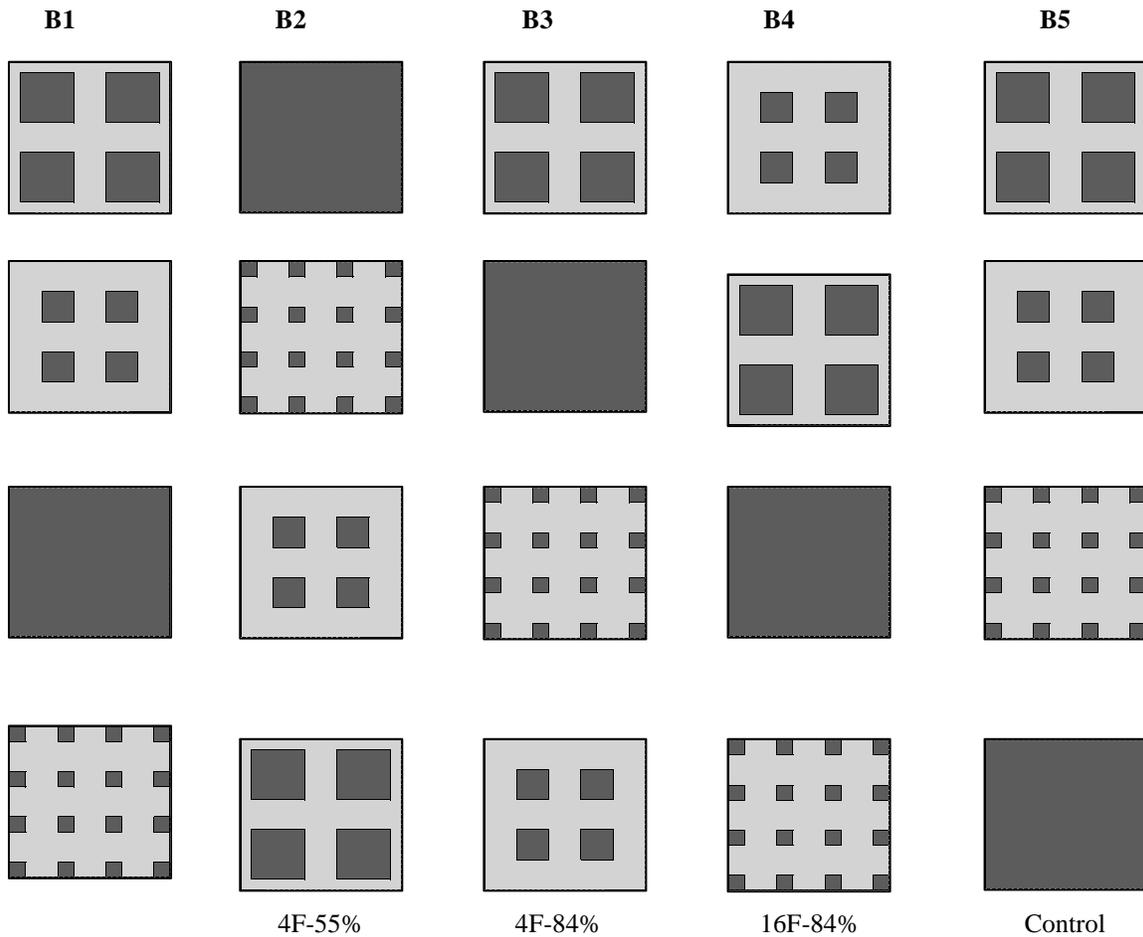


Figura 1. Diseño experimental y disposición de los paisajes en terreno. El experimento incluyó 5 bloques (B), cada uno compuesto por cuatro paisajes de 30 x 30 m, separados todos ellos por al menos 20 m entre si. En cada paisaje los cuadros oscuros representan alfalfa (fragmentos) y el área gris a suelo desnudo (matriz). Dentro de cada bloque se dispusieron de manera aleatoria los siguientes tratamientos Control, 4 fragmentos con 55% de pérdida (4F-55%), 4 fragmentos con 84% de pérdida (4F-84%) y 16 fragmentos con 84% de pérdida (16F-84%).

Abundancia de áfidos

La abundancia de áfidos (ninfas 3^{er} – 4^{to} estadio y adultos) fue estimada a partir de dos técnicas de muestreo. La primera correspondió a redes entomológicas con una apertura de 30 cm. de diámetro, con el fin de evaluar la dinámica poblacional de los áfidos a través del tiempo, y la segunda a observación visual de la vegetación en cuadrantes de 30 x 30 cm. (0,09 m²) durante un minuto, en el periodo de mayor abundancia, con el fin de evaluar, además de la abundancia, el parasitismo.

Los muestreos con redes se hicieron entre Diciembre de 2003 y Mayo de 2004. En el centro de cuatro fragmentos de cada paisaje se pasó la red cuatro veces para cubrir un área aproximada de 2 m² en cada fragmento (Grez *et al.*, 2003). La identificación y conteo de los áfidos se realizó *in situ*, con dos personas contando los áfidos capturados simultáneamente. En total, se realizaron 9 muestreos, uno previo a la fragmentación (1 semana antes) y 8 posteriores a la fragmentación (1 semana luego de esta, y posteriormente cada 2 semanas).

Los muestreos mediante cuadrantes se llevaron a cabo en el período de otoño y primavera (Abril – Mayo y Septiembre – Octubre 2004). El número de cuadrantes utilizados fue proporcional al área de alfalfa remanente en cada paisaje, aproximadamente un 1% (Brascheler *et al.*, 2003). En otoño los muestreos se distribuyeron lejos de los bordes de los fragmentos (interior), y consistieron en un total de 16 cuadrantes para los paisajes con 84% de pérdida de hábitat (distribuidos en uno ó cuatro por fragmento dependiendo de si tenían 16 ó 4 fragmentos) y 44 cuadrantes para los paisajes con 55% de pérdida de hábitat (11 en cada fragmento) y para el control. En este último las muestras se distribuyeron en un área central equivalente un 55% del total. En primavera el número de muestras fue similar, pero en esa ocasión, para evaluar si existía un posible efecto de borde en la distribución de los áfidos, los cuadrantes se distribuyeron tanto en el centro como en el borde de los fragmentos, considerando la relación borde-centro de los distintos paisajes (Brascheler *et al.*, 2003). Paisajes con más borde tuvieron proporcionalmente un mayor número de muestras concentradas en los bordes que en el centro.

Abundancia de parasitoides de áfidos (Hymenoptera: Aphidiidae)

La abundancia de parasitoides de áfidos fue estimada a partir de muestras colectadas con redes entomológicas. Los muestreos de verano y otoño fueron similares a los descritos para áfidos, sin embargo en este caso se usaron redes desmontables de manera de realizar el conteo e identificación de los insectos en laboratorio y con la ayuda de una lupa. La abundancia de parasitoides de áfidos también fue evaluada con redes en la primavera del 2004 (Septiembre - Octubre), pero en esta época, para evaluar un posible efecto de borde, la mitad de las muestras se tomaron al interior de fragmentos y la mitad en los bordes, pasándose la red ocho veces en cada punto de muestreo.

Parasitoidismo de áfidos

En otoño y primavera del 2004, épocas de mayor abundancia de áfidos (Apablaza y Stevenson, 1995), el porcentaje de parasitoidismo se estimó de dos maneras. La primera fue en terreno, contando el número de momias presentes sobre el total de áfidos contabilizados en los cuadrantes. Esto evaluaría el parasitoidismo acumulado en el campo durante toda la época previa al muestreo desde el último corte. También se evaluó el parasitoidismo a través de la crianza de áfidos colectados en campo durante las observaciones de cuadrantes, estimando así el parasitoidismo reciente. Para ello, una vez finalizado el conteo de áfidos en terreno, se tomaron muestras de tallos de alfalfa (15 cm. apicales) con áfidos aparentemente sanos, las que se trasladaron al laboratorio dentro de una nevera portátil. Una vez en el laboratorio, se seleccionó alrededor de un 10% de los áfidos vivos (ninfas de 3° y 4° estado) presentes en cada paisaje, con un mínimo de 10 y máximo de 100 áfidos (Braschler *et al.*, 2003). Estos fueron puestos sobre plantas de alfalfa, dentro de cajas clip especialmente diseñadas para el mantenimiento de áfidos (Fig. 2). Luego de una semana se contabilizó el número de momias y áfidos vivos, descontando la reproducción ocurrida durante ese tiempo.



Figura 2. Caja clips confeccionada para mantener a los áfidos en su interior durante una semana esperando que se conviertan en momias.

Análisis estadísticos

Para evaluar si existió un empaquetamiento de los áfidos y parasitoides inmediatamente luego de la fragmentación, se calculó la diferencia en las abundancias de estos insectos en cada paisaje entre el tiempo -1 y 1 a través de:

$$(Ab_1 - Ab_{-1})/Ab_{-1}$$

Siendo Ab_1 la abundancia en la semana 1 y Ab_{-1} la abundancia en la semana -1. Estos resultados se analizaron mediante un ANDEVA de dos vías. La variable independiente fueron el tipo de paisaje y el bloque, y la variable dependiente el cambio en la abundancia de áfidos y parasitoides utilizan un modelo de bloques aleatorios. De existir empaquetamiento provocado por la fragmentación, los paisajes fragmentados deberían haber mostrado un mayor incremento de áfidos y parasitoides que los paisajes control.

El modelo a seguir para el ANDEVA fue: $\mathbf{VR} = \boldsymbol{\mu} + \mathbf{B}_i + \mathbf{P}_j + \boldsymbol{\varepsilon}$

VR	:	variable respuesta (cambio en la abundancia de áfidos o parasitoides)
$\boldsymbol{\mu}$:	promedio
\mathbf{B}_i	:	bloque (1, 2, 3, 4, 5)
\mathbf{P}_j	:	paisaje
$\boldsymbol{\varepsilon}$:	error

Para evaluar el efecto de la fragmentación y pérdida de hábitat sobre la abundancia de áfidos, parasitoidismo y abundancia de parasitoides luego de la fragmentación, se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA, con el tiempo como co-variable), separando las épocas de verano (Diciembre 2003 - Febrero 2004, corto plazo), otoño (Marzo – Mayo 2004, mediano plazo) y primavera (Septiembre – Octubre 2004, largo plazo). Las variables independientes fueron el paisaje, bloque y tiempo, y las dependientes abundancia de áfidos, porcentaje de parasitoidismo y abundancia de parasitoides.

Para evaluar el efecto de la fragmentación y pérdida de hábitat, en forma independiente o conjunta, se realizaron comparaciones planeadas entre paisajes. Las comparaciones se realizaron de la siguiente manera:

1.- Paisajes 4F-55% vs. 4F-84%: evalúa el efecto de la pérdida de hábitat a un mismo nivel de fragmentación.

2.- Paisajes 4F-84% vs. 16F-84%: evalúa el efecto de la fragmentación del hábitat a un mismo nivel de pérdida.

3.- Paisajes 4F-55% vs. 16F-84%: evalúa el efecto conjunto de la fragmentación y pérdida de hábitat.

4.- Paisaje Control vs. todos los demás paisajes: evalúa el efecto conjunto de altos y bajos niveles de fragmentación y pérdida de hábitat y además permite seguir la dinámica natural de los insectos sin perturbación.

Las probabilidades de las comparaciones planeadas fueron corregidas a través de la prueba de Bonferroni secuencial $[1-(1-0,05)^{1/k}]$ (Sokal y Rohlf, 1995).

Además, en largo plazo, para *A. craccivora*, parasitoides y parasitoidismo, se realizó un ANCOVA, con el tiempo como co-variable, donde se incluyó la distribución de estas variables en los fragmentos (centro vs. borde) como factor. En el caso de existir efectos significativos se realizó la prueba LSM para comparar los promedios. Previo a los análisis, los datos numéricos se transformaron a $\text{Log}(x + 1)$ y los porcentajes a $\arcsen \sqrt{x}$.

El modelo a seguir para el ANCOVA fue: $Y = \mu + B_i + P_i + b_1(x)_{ij} + \varepsilon_{ijk}$

Y	:	Variable respuesta (abundancia de áfidos o parasitoides, porcentaje de parasitoidismo)
μ	:	promedio
P_i	:	efecto del paisaje
B_i	:	bloque (1, 2, 3, 4, 5)
$b_1(x)_{ij}$:	covariable tiempo
ε_{ijk}	:	efectos residuales

Los ANDEVA se realizaron en el paquete estadístico STADISTICA 6.0 y los ANCOVA en el paquete estadístico SAS (SAS Institute Inc. 1989-1996).

En resumen se muestra la siguiente tabla de análisis realizados por periodo y variable respuesta

	Efecto inmediato	Efecto a corto plazo	Efecto a mediano plazo	Efecto a largo plazo
Áfidos medidos en redes (<i>A. craccivora</i> ; <i>T. trifolii</i>)	X (ANDEVA)	X (ANCOVA)	X (ANCOVA)	-----
Cuadrantes <i>A. craccivora</i>	-----	-----	-----	X (ANCOVA)
Cuadrantes <i>T. trifolii</i>	-----	-----	X (ANCOVA)	-----
Parasitoides en redes	X (ANDEVA)	X (ANCOVA)	X (ANCOVA)	X (ANCOVA)
Parasitoidismo <i>A. craccivora</i> terreno	-----	-----	-----	X (ANCOVA) (centro borde)
Parasitoidismo <i>A. craccivora</i> laboratorio	-----	-----	-----	X (ANCOVA) (centro borde)
Parasitoidismo <i>T. trifolii</i> terreno	-----	-----	-----	-----
Parasitoidismo <i>T. trifolii</i> laboratorio	-----	-----	-----	-----

-----: No se realizó el análisis debido a que no se tomaron las correspondientes muestras o a los datos fueron insuficientes para realizar el análisis.

RESULTADOS

Abundancia de áfidos en redes

Las dos especies de áfidos más abundantes fueron *A. craccivora* y *T. trifolii*. En las Fig. 3 y 4 se muestran las dinámicas poblacionales, donde se observa que las poblaciones de áfidos fueron aumentando a través del tiempo, alcanzando máximas abundancias en el otoño, siendo *T. trifolii* (68%) más abundante que *A. craccivora* (12%). Las otras especies de áfidos capturadas mediante las redes fueron *Acyrtosiphon pisum* (Harris) con un 15% de abundancia y otras especies con menos de un 2% durante su pico poblacional, en otoño.

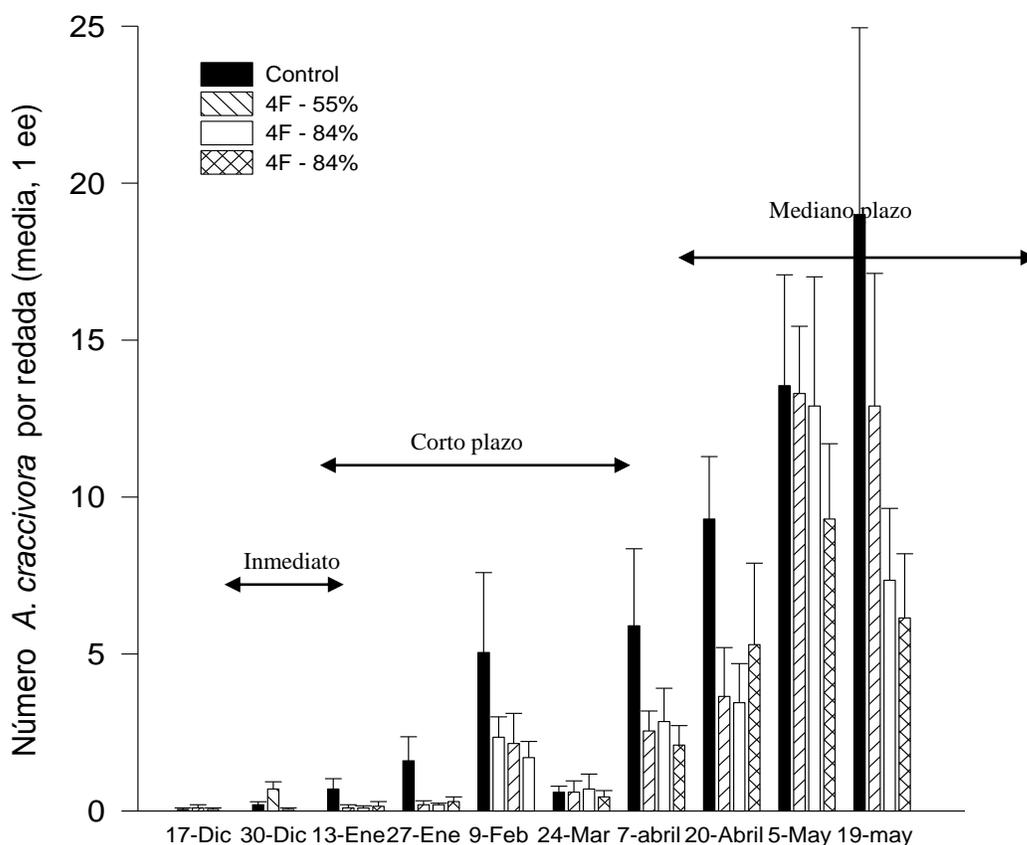


Figura 3. Dinámica poblacional de *Aphis craccivora* durante el verano del 2003 y otoño del 2004, muestreadas con red en los distintos paisajes.

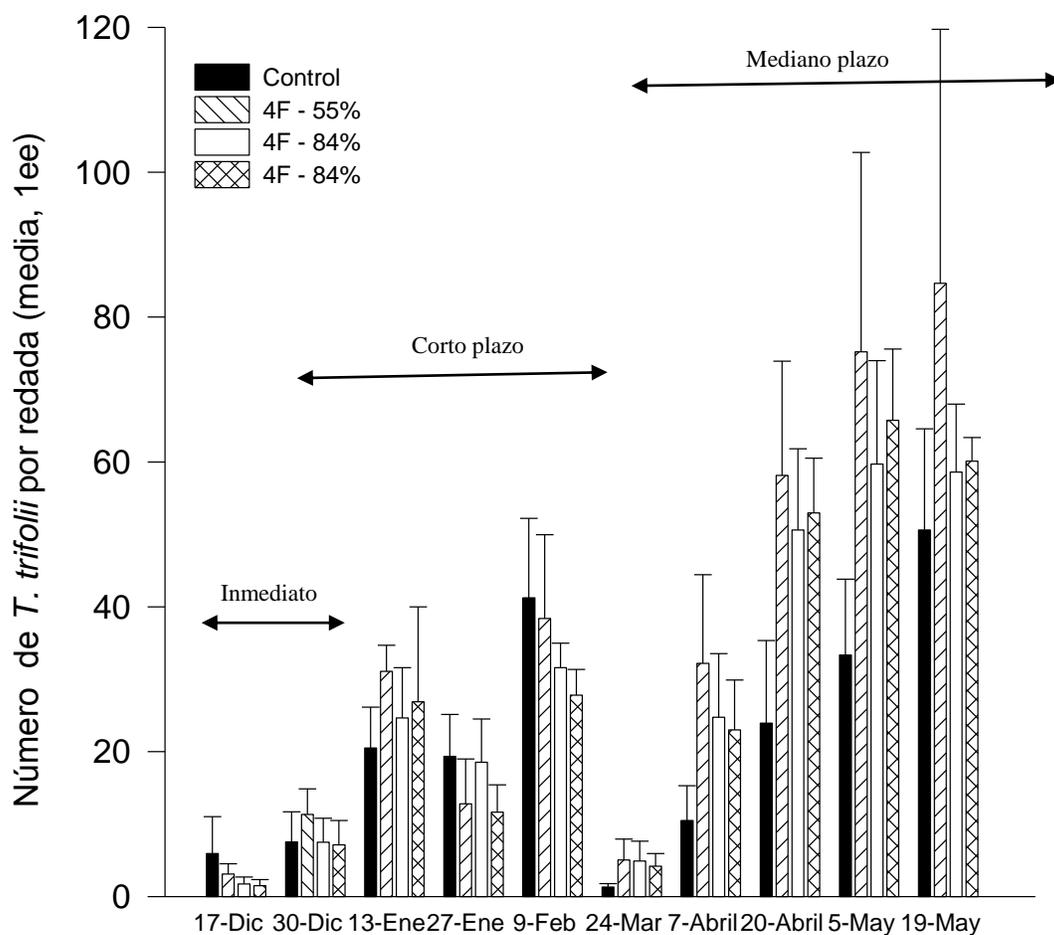


Figura 4. Dinámica poblacional de *Therioaphis trifolii* durante el verano del 2003 y otoño del 2004, muestreadas con red en los distintos paisajes.

Efecto inmediato

Inmediatamente luego de la remoción de la alfalfa, las poblaciones *A. craccivora* incrementaron más sus abundancias en los paisajes 4F-55% respecto a los paisajes con alta pérdida de hábitat (Fig. 5), en cambio, las abundancias de *T. trifolii* aumentaron similarmente en todos los paisajes (Fig. 6) (Tabla 1).

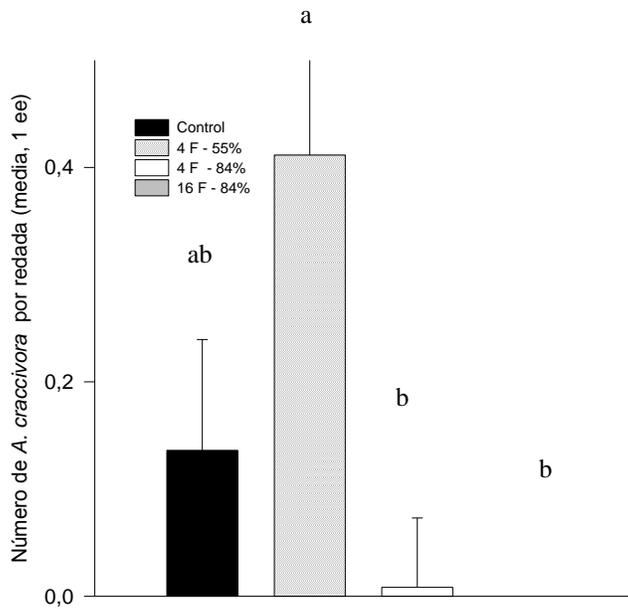


Figura 5. Cambios en la abundancia de *Aphis craccivora* en redes inmediatamente luego de la fragmentación. Letras sobre las barras indican diferencias significativas estimadas mediante comparaciones planeadas.

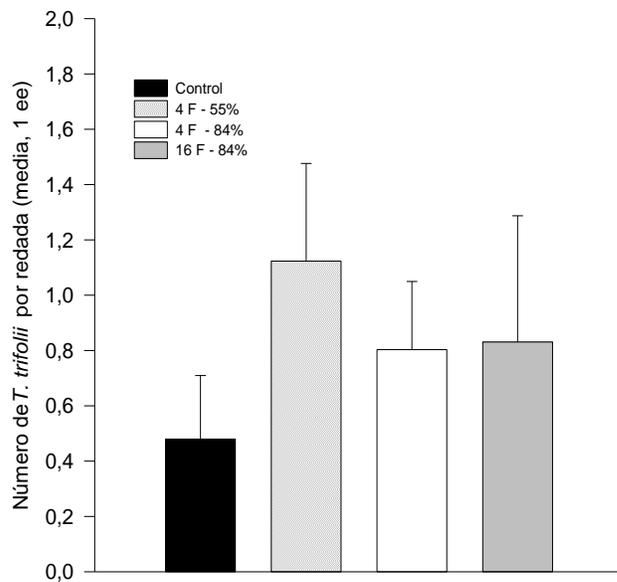


Figura 6. Cambios en la abundancia de *Therioaphis trifolii* en redes inmediatamente luego de la fragmentación.

Efecto en el corto y mediano plazo:

La abundancia de *A. craccivora*, en el corto plazo, no varió significativamente entre paisajes (Fig. 7), en cambio, en el mediano plazo fue mayor en los paisajes control respecto los paisajes con alta fragmentación y pérdida de hábitat (16F-84%) (Fig.8) (Tabla 1). La abundancia de *T. trifolii*, en el corto plazo, no varió significativamente entre paisajes (Fig. 9), en cambio, en el mediano plazo, fue significativamente mayor en los paisajes fragmentados que en los paisaje control (Fig.10) (Tabla 1).

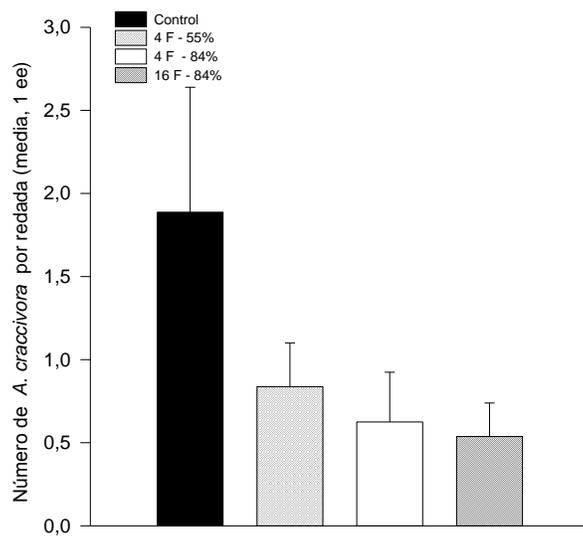


Figura 7. Abundancias de *Aphis craccivora* en el corto plazo, colectadas con redes en los distintos paisajes.

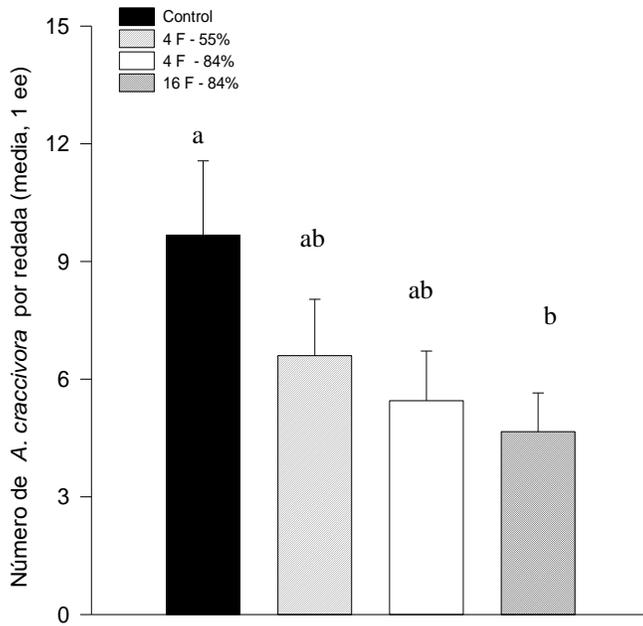


Figura 8. Abundancias promedio en redes de *Aphis craccivora*, mediano plazo, en los distintos paisajes. Letras sobre las barras indican diferencias significativas mediante comparaciones planeadas.

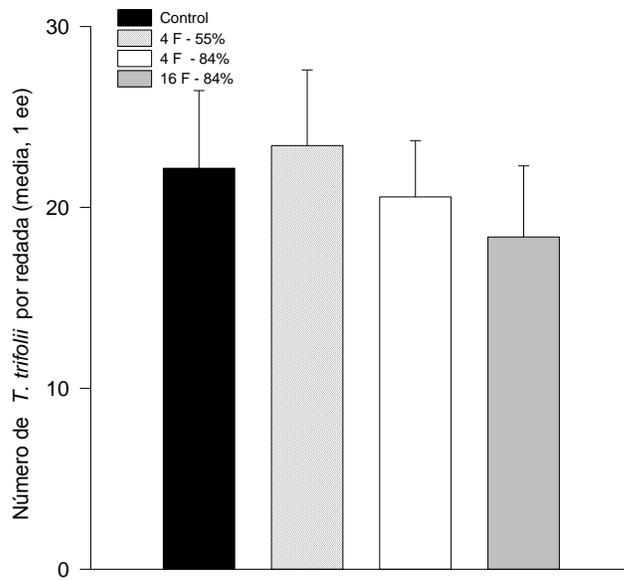


Figura 9. Abundancias promedio en redes de *Therioaphis trifolii* corto plazo, en los distintos paisajes.

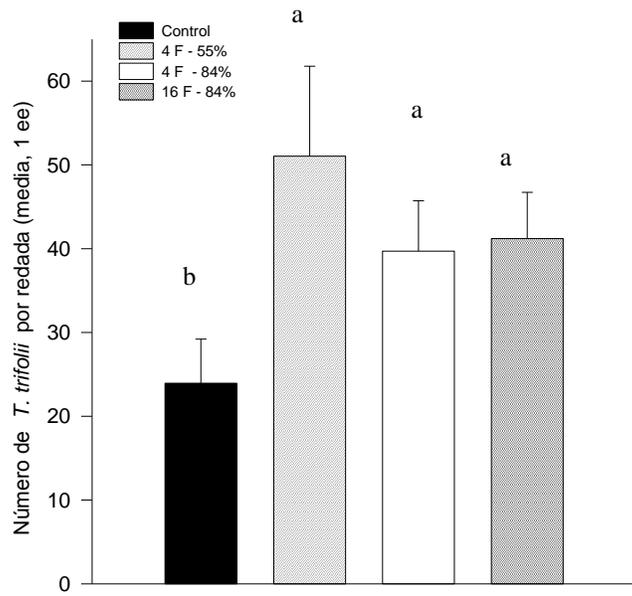


Figura 10. Abundancias promedio en redes de *Therioaphis trifolii*, mediano plazo, en los distintos paisajes. Letras sobre las barras indican diferencias significativas mediante comparaciones planeadas

Tabla 1. Resultados de los ANDEVAs y ANCOVAs y de las comparaciones planeadas para el efecto inmediato, a corto y a mediano plazo del tipo de paisaje sobre la abundancia de áfidos en redes. Solo se muestran los resultados de las comparaciones planeadas que presentaron diferencias estadísticamente significativas.

	<i>A. craccivora</i>		<i>T. trifolii</i>	
	F	p	F	p
Efecto Inmediato				
Efecto Paisaje	$F_{(3,16)} = 5,03$	0,012	$F_{(3,16)} = 0,55$	0,652
4F-55% vs. 4F-84%	$F_{(1,16)} = 11,10$	0,004	---	---
4F-55% vs. 16F-84%	$F_{(1,16)} = 11,55$	0,004	---	---
Efecto a Corto Plazo				
Efecto Paisaje	$F_{(3,69)} = 2,04$	0,115	$F_{(3,69)} = 0,65$	0,584
Efecto a Mediano Plazo				
Efecto Paisaje	$F_{(3,89)} = 3,17$	0,028	$F_{(3,89)} = 7,71$	<0,001
Control vs. 4F-55%	---	---	$F_{(1,89)} = 13,60$	<0,001
Control vs. 4F-84%	---	---	$F_{(1,89)} = 14,22$	<0,001
Control vs. 16F-84%	$F_{(1,89)} = 8,62$	0,004	$F_{(1,89)} = 18,12$	<0,001

Abundancia de áfidos en cuadrantes

En el mediano plazo (otoño) las poblaciones de *A. craccivora* fueron muy bajas (± 1 áfido/cuadrante), por lo que no fueron analizadas. En esta época, las abundancias relativas de *T. trifolii* siguieron un patrón similar al de las redes, siendo significativamente más abundantes en los paisajes con 84% de pérdida de hábitat que en el control. (Fig. 11, Tabla 2).

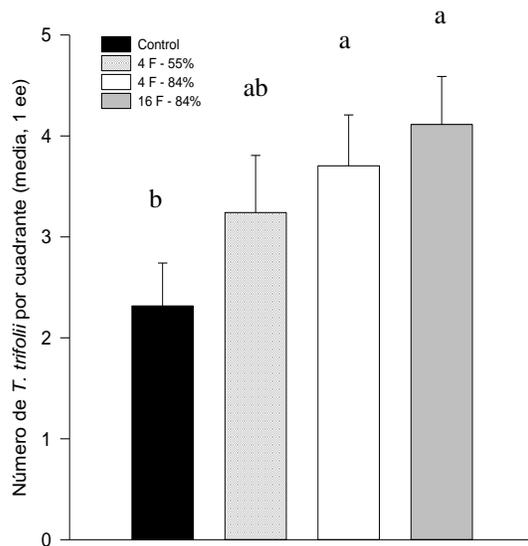


Figura 11. Abundancias promedio en cuadrantes de *Therioaphis trifolii* en el mediano plazo entre los distintos paisajes. Letras sobre las barras indican diferencias significativas mediante comparaciones planeadas.

En el largo plazo, contrario a lo ocurrido en otoño, las poblaciones de *T. trifolii* fueron mínimas, por lo que sólo se analizaron las poblaciones de *A. craccivora*. En esta especie, similar al muestreo con redes en el mediano plazo, las mayores abundancias de *A. craccivora* se detectaron en los paisajes control y las menores en los paisajes con alta pérdida de hábitat sin importar el nivel de fragmentación (Fig. 12, Tabla 2).

Al analizar en este periodo la abundancia de los áfidos en el centro y borde de los fragmentos, *A. craccivora* sólo fue significativamente más abundante en los bordes de los fragmentos de los paisajes 16F-84% (Fig. 13, Tabla 2).

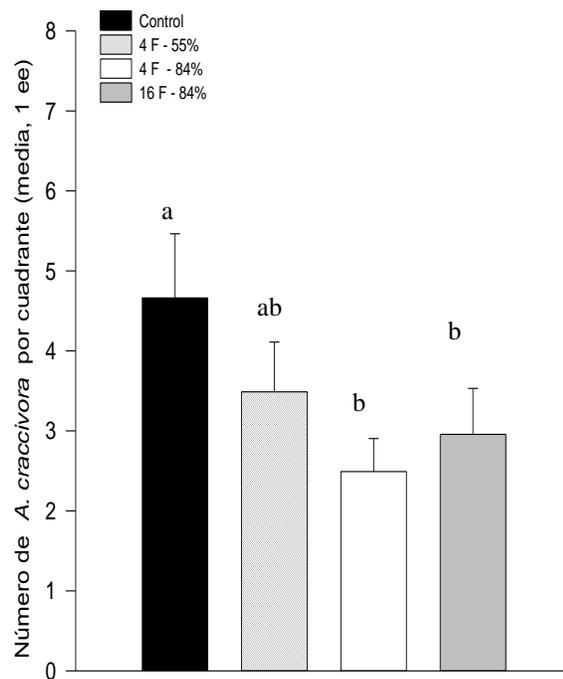


Figura 12. Abundancia de *Aphis craccivora* en cuadrantes a largo plazo, determinados usando cuadrantes. Letras sobre las barras indican diferencias significativas mediante comparaciones planeadas.

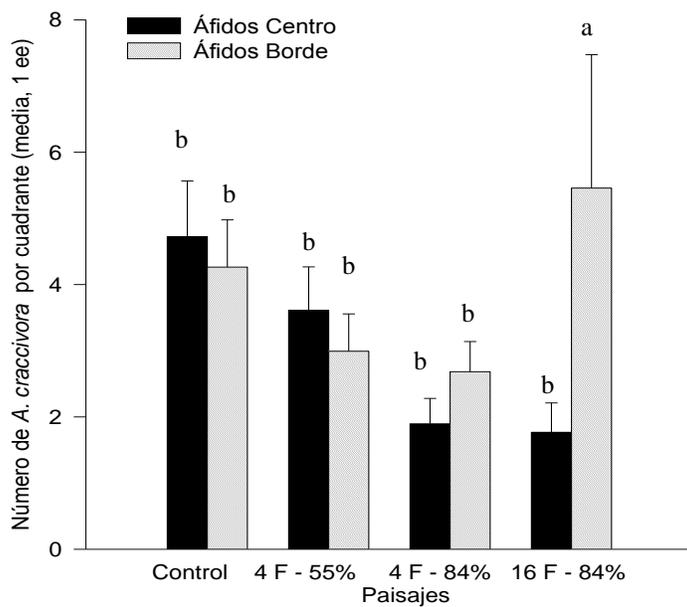


Figura 13. Distribución de *Aphis craccivora* en los fragmentos de los distintos paisajes a largo plazo, determinados usando cuadrantes. Letras sobre las barras indican diferencias significativas mediante comparaciones planeadas

Tabla 2. Resultados de los ANCOVAs y de las comparaciones planeadas para los efectos a mediano y largo plazo del tipo de paisaje sobre la abundancia en cuadrantes de *Aphis craccivora* y *Therioaphis trifolii*. En el caso de *A. craccivora* además se muestra el análisis considerando su distribución en el borde y centro de los fragmentos. Sólo se muestran los resultados de las comparaciones planeadas que presentaron diferencias estadísticamente significativas.

	<i>A. craccivora</i>		<i>T. trifolii</i>	
	F	p	F	p
Efecto a Mediano Plazo				
Efecto Paisaje	---	---	$F_{(3,65)} = 4,79$	0,004
Control vs. 4F-84%	---	---	$F_{(1,65)} = 11,83$	0,001
Control vs. 16F-84%	---	---	$F_{(1,65)} = 7,06$	0,010
Efecto a Largo Plazo				
Efecto Paisaje	$F_{(3,65)} = 5,26$	0,003	---	---
Control vs. 4F-84%	$F_{(1,65)} = 14,16$	<0,001	---	---
Control vs. 16F-84%	$F_{(1,65)} = 8,75$	0,004	---	---
Relación Centro-Borde				
	F	p		
Efecto Paisaje	$F_{(3,139)} = 2,57$	0,057	---	---
Hábitat	$F_{(1,139)} = 2,24$	0,137	---	---
Paisaje *Hábitat	$F_{(3,139)} = 3,10$	0,029	---	---
Paisaje 16F-84%	$F_{(1,139)} = 3,10$	0,001	---	---

Abundancia de parasitoides de áfidos (Hymenoptera: Aphidiidae)

En la Fig. 14 se muestran las dinámicas poblacional en el tiempo de los parasitoides de áfidos (Hymenoptera: Aphidiidae), donde se observa que sus poblaciones fueron aumentando a través del tiempo, presentando al igual que en el caso de los áfidos dos picos poblacionales, alcanzando máximas abundancias en el otoño.

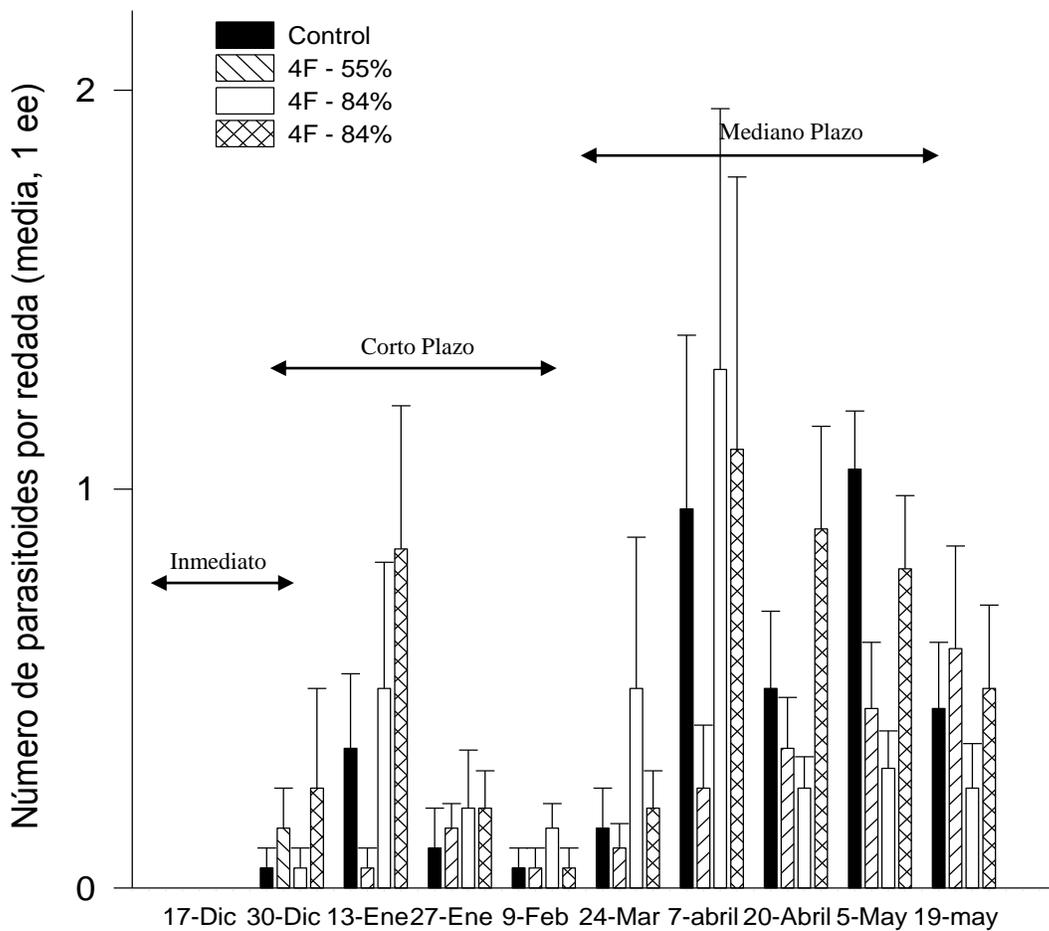


Figura 14. Dinámica poblacional de parasitoides de áfidos (Hymenoptera: Aphidiidae) durante el verano del 2003 y otoño del 2004 muestreadas con red en los distintos paisajes.

Efecto inmediato:

Inmediatamente luego de la remoción de la alfalfa, la abundancia de parasitoides de áfidos aumentó similarmente en todos los paisajes (Fig. 15, Tabla 3).

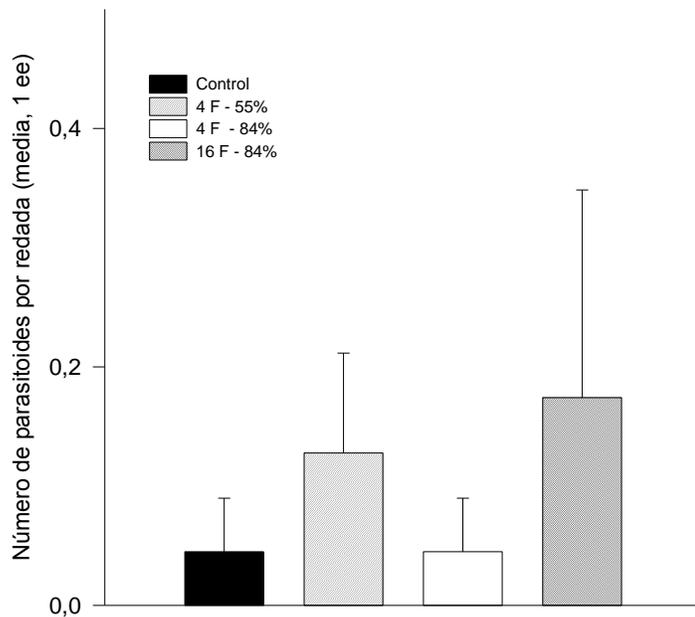


Figura 15. Cambios en la abundancia de parasitoides de áfidos (Hymenoptera: Aphidiidae) colectados con redes inmediatamente luego de la fragmentación.

Efecto a corto y mediano plazo:

La abundancia de parasitoides de áfidos, tanto en el corto como en el mediano plazo no mostró diferencias estadísticamente significativas entre los paisajes (Fig. 16 y 17, Tabla 3).

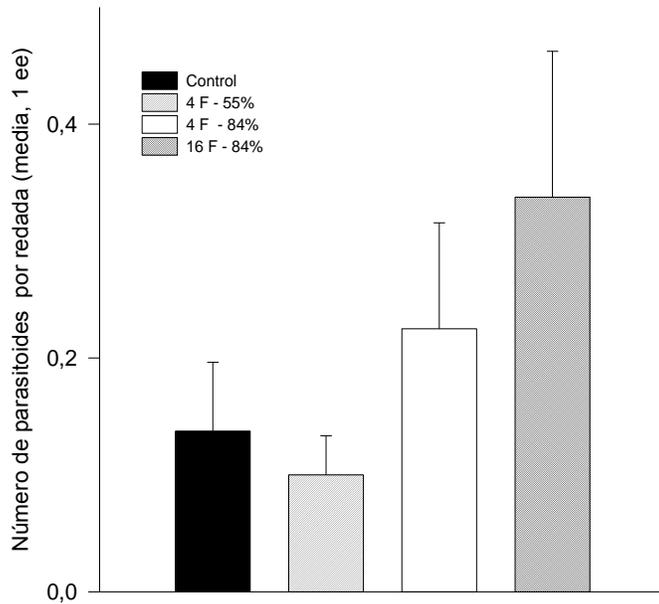


Figura 16. Abundancia promedio de parasitoides de áfidos (Hymenoptera: Aphidiidae), corto plazo muestreadas con red en los distintos paisajes.

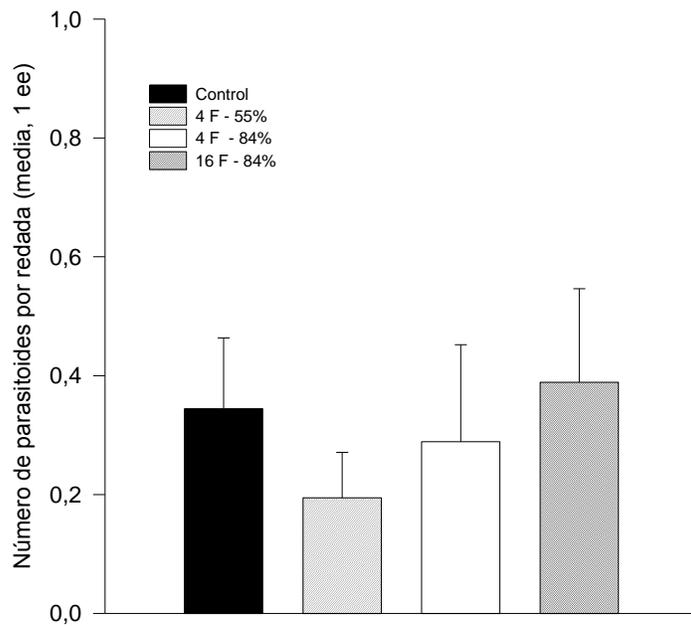


Figura 17. Abundancia promedio de parasitoides de áfidos (Hymenoptera: Aphidiidae), mediano plazo muestreadas con red en los distintos paisajes.

Efecto a largo plazo

Las abundancias de parasitoides en el largo plazo, primavera del 2004, fueron similares en los distintos paisajes, observándose una alta variabilidad dentro de los tratamientos. Además, en este periodo, hubo un efecto significativo del hábitat sobre la abundancia de parasitoides, siendo ellos más abundantes en los bordes que en los centros de los paisajes, pero esta diferencia se pierde al analizar la abundancia en el centro y borde dentro de cada paisaje (Fig. 18 y 19, Tabla 3).

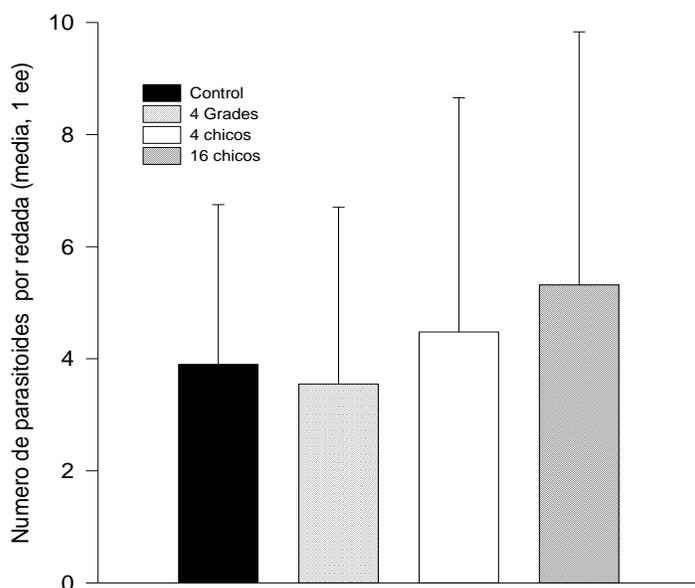


Figura 18. Abundancia promedio en redes de parasitoides de áfidos (Hymenoptera: Aphidiidae) en el largo plazo entre los distintos paisajes.

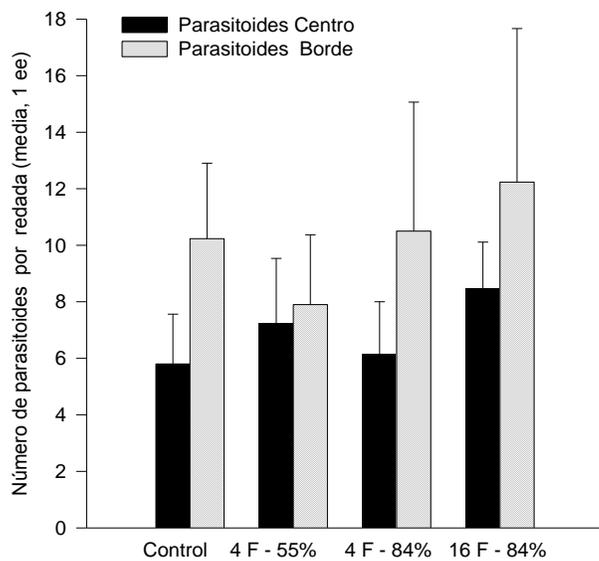


Figura 19. Abundancia promedio en redes de parasitoides de áfidos (Hymenoptera: Aphidiidae) en los fragmentos en el largo plazo entre los distintos paisajes.

Tabla 3. Resultados de las comparaciones planeadas para el efecto inmediato, a corto, a mediano y a largo plazo del tipo de paisaje sobre la abundancia de de parasitoides (Hymenoptera: Aphidiidae) en redes. Además, para el largo plazo se muestra el resultado del ANCOVA agregando el efecto del hábitat. Solo se muestran los resultados de las comparaciones planeadas que presentaron diferencias estadísticamente significativas.

<i>Abundancia de parasitoides</i>		
	F	P
Efecto Inmediato		
Efecto Paisaje	$F_{(3,16)} = 0,39$	0,757
Efecto a Corto Plazo		
Efecto Paisaje	$F_{(3,69)} = 1,64$	1,870
Efecto a Mediano Plazo		
Efecto Paisaje	$F_{(3,89)} = 1,61$	0,194
Efecto a Largo Plazo		
Efecto Paisaje	$F_{(3,51)} = 0,84$	0,481
Relación centro-borde		
Efecto Paisaje	$F_{(3,104)} = 1,23$	0,304
Efecto Hábitat	$F_{(1,104)} = 6,98$	0,011
Paisaje*Hábitat	$F_{(3,104)} = 0,31$	0,861

Parasitoidismo de áfidos

Mediano plazo

Como se mencionó anteriormente, en este periodo *A. craccivora* fue muy poco abundante y por lo tanto no se evaluó su parasitoidismo ni en terreno ni en los áfidos criados en el laboratorio. En el caso de *T. trifolli*, a pesar de su mayor abundancia, no se encontraron momias de este áfido ni en terreno ni en el laboratorio.

Largo plazo

Para *A. craccivora* el porcentaje de momias detectado en terreno (acumulado) y en laboratorio (instantáneo) no varió significativamente entre paisajes. Tampoco se detectaron diferencias en el porcentaje de momias en el centro y borde tanto de los fragmentos como de los paisajes control (Fig. 20 y 21, Tabla 4)

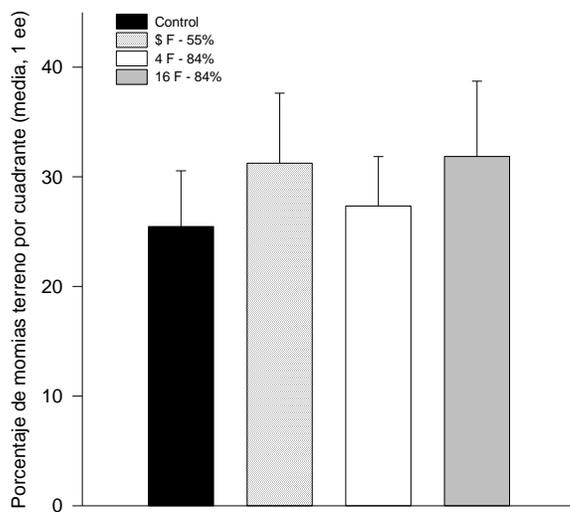


Figura 20. Porcentaje de parasitoidismo de *A. craccivora* en terreno en el largo plazo, en los distintos paisajes.

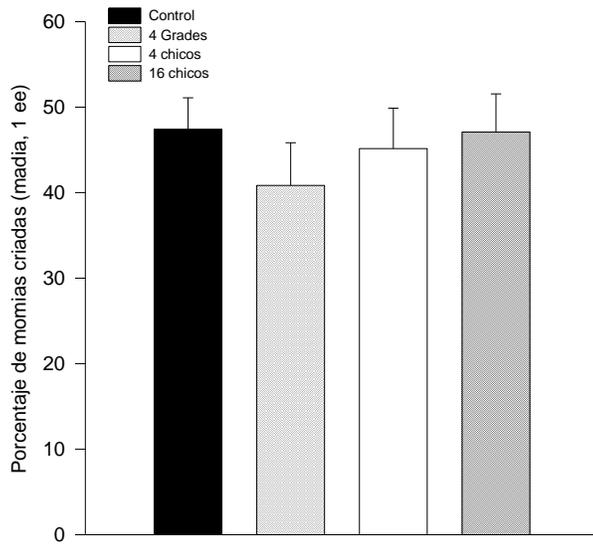


Figura 21. Porcentaje de parasitoidismo de *A. craccivora* en crianzas en el largo plazo, en los distintos paisajes.

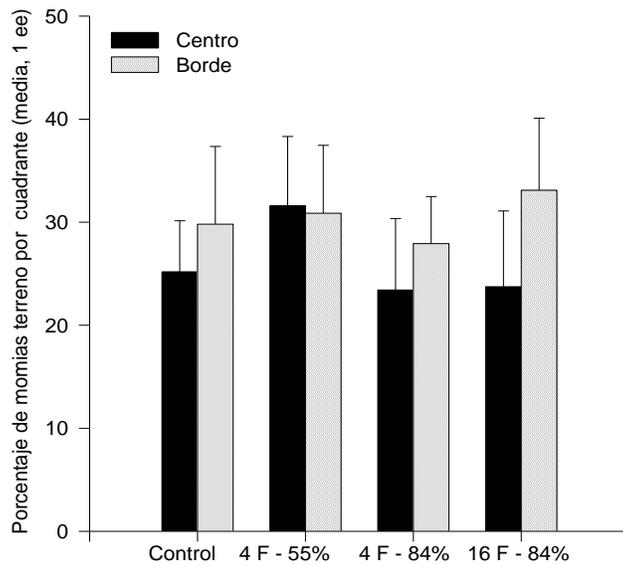


Figura 22. Distribución entre centro y borde del Porcentaje de parasitoidismo de terreno en los fragmentos de los distintos paisajes a largo plazo.

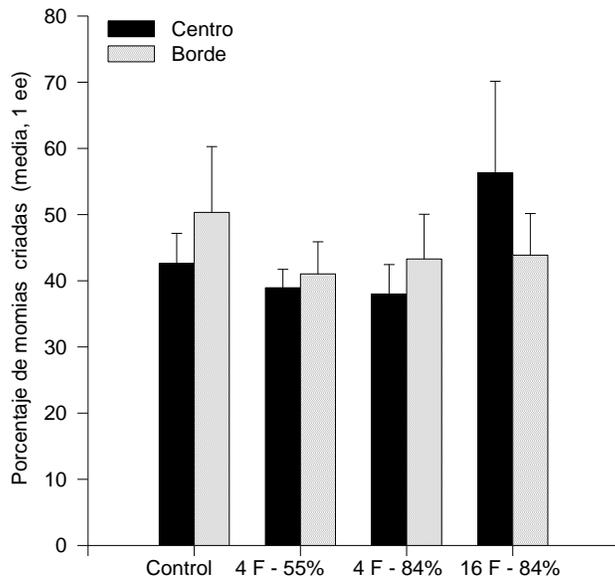


Figura 23. Distribución entre centro y borde del porcentaje de parasitoidismo de laboratorio en los fragmentos de los distintos paisajes a largo plazo.

Tabla 4. Resultados de las comparaciones planeadas para el efecto a largo plazo del tipo de paisaje sobre parasitoidismo acumulado (porcentaje de momias terreno) e instantáneo (porcentaje momias criadas). Además se muestra el resultado del ANCOVA agregando el efecto del hábitat. Solo se muestran los resultados de las comparaciones planeadas que presentaron diferencias estadísticamente significativas.

	<i>Parasitoidismo acumulado</i>		<i>Parasitoidismo instantáneo</i>	
	F	p	F	p
Efecto a largo plazo				
Efecto Paisaje	$F_{(3,65)} = 0,67$	0,570	$F_{(3,65)} = 0,62$	0,602
Relación Centro-Borde				
Efecto Paisaje	$F_{(3,95)} = 0,46$	0,712	$F_{(3,95)} = 0,28$	0,842
Hábitat	$F_{(1,95)} = 2,40$	0,124	$F_{(1,95)} = 0,01$	0,842
Paisaje *Hábitat	$F_{(4,95)} = 1,42$	0,231	$F_{(4,95)} = 3,21$	0,016

DISCUSIÓN

La abundancia de las dos especies de áfidos más comunes en nuestro sistema experimental, *A. craccivora* y *T. trifolii*, incrementó paulatinamente desde comienzos del verano, mostrando dos picos poblacionales, uno menor en verano y el mayor en otoño. A partir de los muestreos con cuadrantes, además, se detectó que *A. craccivora* fue muy abundante en la siguiente primavera, contrario a lo observado con *T. trifolii*, especie que estuvo prácticamente ausente en esta época. Estos patrones de abundancia de áfidos son similares a los descritos por Apablaza y Stevenson (1995) para estas especies en cultivos de alfalfa de la Región Metropolitana y también coinciden con lo observado en cultivos de alfalfa en nuestra misma área de estudio en el año anterior (Grez et al., 2005). En general, las poblaciones de áfidos se desarrollan principalmente en épocas más templadas, otoño y primavera, con condiciones de temperatura menos extremas (Artigas, 1994). Los parasitoides desarrollaron patrones de abundancia similares a la de los áfidos, con un leve pico poblacional en verano, uno mayor en otoño y el principal en primavera. Esto sugiere que las poblaciones de áfidos y sus parasitoides están acopladas en el tiempo, facilitando su interacción.

Las abundancias de áfidos fueron afectadas por la fragmentación y pérdida de hábitat, ya sea de manera positiva o negativa, siendo sus efectos variables en el tiempo y entre las especies. Aunque en el periodo en que se realizó la remoción de la alfalfa desde los parches experimentales sus abundancias eran muy bajas, igualmente se quiso evaluar los cambios ocurridos en las poblaciones de áfidos inmediatamente luego de la fragmentación y pérdida de hábitat, para estudiar si ocurría un empaquetamiento de éstos al interior de los fragmentos. De haber empaquetamiento, el incremento en las abundancias poblacionales debería haber sido mayor en los paisajes fragmentados que en los control. Esto en general no ocurrió ya que las poblaciones de ambas especies de áfidos aumentaron similarmente en todos los paisajes. En el caso *A. craccivora*, sin embargo, el aumento de las abundancias en los paisajes con baja pérdida de hábitat y fragmentación (4F-55%) fue significativamente mayor que en ambos paisajes con mayor pérdida de hábitat (84%). Es probable que este mayor aumento en los paisajes 4F-55%

se haya debido a la inmigración forzada desde el área en que se removió la alfalfa hacia los fragmentos. En los paisajes con mayor pérdida de hábitat (84%), posiblemente menos áfidos habrían sido capaces de colonizar los fragmentos debido a que estos paisajes contenían fragmentos más pequeños. Esto estaría sustentado por la Hipótesis de Concentración de Recursos (Root, 1973), la que postula que parches más concentrados (i.e., más grandes), soportan una mayor abundancia de insectos herbívoros debido a que estos parches serían más aparentes por lo que tendrían una mayor probabilidad de ser colonizados. Sin embargo, esto sólo ocurrió con *A. craccivora* y no con *T. trifolii*. Por lo anterior, el fenómeno de empaquetamiento habría ocurrido sólo para *A. craccivora* en los paisajes 4F-55%, pero debido a que, como se mencionó anteriormente, en el periodo en que se produjo la remoción de la alfalfa las abundancias poblacionales de áfidos eran muy bajas, este efecto sería poco relevante para la dinámica futura de la población de esta especie en los paisajes de alfalfa. Los parasitoides, al igual que *T. trifolii*, no mostraron empaquetamiento luego de la fragmentación, probablemente debido a que también sus abundancias eran muy bajas al momento de la fragmentación. Sería muy interesante poder probar si existe un efecto de empaquetamiento de áfidos y parasitoides, provocando la fragmentación en épocas de altas abundancias de ambas poblaciones.

En el corto plazo, no se detectaron diferencias significativas en las abundancias de *A. craccivora* entre paisajes. Sin embargo, en el mediano plazo, sus abundancias fueron mayores en los paisajes control que en los paisajes con alta fragmentación y pérdida de hábitat (16F-84%). En el largo plazo, la abundancia de esta especie fue mayor en el paisaje control respecto a los paisajes con alta pérdida de hábitat, independientemente de su nivel de fragmentación. En ninguno de los periodos, la abundancia de *A. craccivora* varió entre paisajes con igual nivel de pérdida de hábitat pero distinto nivel de fragmentación, ni con igual fragmentación pero distinto nivel de pérdida de hábitat. Esto implicaría un efecto negativo de altos niveles de fragmentación y pérdida de hábitat respecto a un hábitat sin perturbación, pero no de la pérdida o de la fragmentación *per se*. Esto coincide con lo propuesto por Fahrig (1997, 2003), quien postula que la fragmentación *per se* rara vez tiene un efecto sobre las poblaciones.

Al igual que en el caso de *A. craccivora*, para *T. trifolii* no se detectaron efectos significativos en el corto plazo, sin embargo contrario a lo observado en *A. craccivora*,

las abundancias de *T. trifolii* en el mediano plazo, fueron mayores en los paisajes con mayor pérdida de hábitat (84%) respecto al control, sugiriendo un efecto positivo de altos niveles de fragmentación y pérdida de hábitat respecto a un hábitat sin perturbación. Esta especie de áfido se comportaría de manera similar a lo observado por Kareiva (1987) para el áfido *U. nigrotuberculatum* en monocultivos de *Solidago* sp. y por Braschler *et al.* (2003) para áfidos de pastizales en Suiza, quienes reportaron un efecto positivo de la fragmentación sobre la abundancia de los áfidos. En ambos casos, sin embargo, ellos no separaron los efectos de la fragmentación con los de la pérdida, y en nuestro estudio, a pesar de haberlos separado, no logramos detectar efectos de la pérdida o de la fragmentación *per se*.

La abundancia de parasitoides, en el corto, mediano y largo plazo, no se vio afectada por los distintos tipos de paisajes. Por lo tanto, los resultados de este estudio no coinciden con varios trabajos previos que muestran que la fragmentación y pérdida de hábitat afectan negativamente a los organismos pertenecientes a niveles tróficos superiores, como los parasitoides (Holt, 1996; Zabel y Tschardtke, 1998; Tschardtke *et al.*, 2002a; van Nouhuys, 2005; Ewers y Didham 2006). Tal es el caso, por ejemplo, de los parasitoides de lepidópteros y coleópteros asociados a paisajes fragmentados de *V. sepium* en Alemania, los que reducen sus abundancias en paisajes altamente fragmentados (Kruess y Tschardtke, 1994; Tschardtke y Kruess, 1999; Tschardtke *et al.*, 2002b).

Respecto a la distribución de los áfidos y parasitoides en los bordes y centros de los fragmentos y del paisaje control, los parasitoides fueron más abundantes en los bordes independientemente del tipo de paisaje y *A. craccivora* lo fue en los bordes de los fragmentos del paisaje 16F-84%. La mayor abundancia de insectos en los bordes es un fenómeno bastante común en agroecosistemas, en plantaciones forestales y también en bosques tropicales. Por ejemplo, en el bosque Amazónico las hormigas y escarabajos son más abundantes en la cercanía de los bordes (Didham 1997b); lo mismo ocurre en plantaciones de *Populus* en Canadá, donde el lepidóptero *M. distria* desarrolla niveles de plaga de manera más persistente en los bordes (Roland, 1993; 1997). En cultivos agrícolas, las plagas de insectos se desarrollan inicialmente con mayor intensidad en su periferia para luego ingresar al resto del cultivo (Wratten *et al.*, 2003). En estos cultivos,

si en la cercanía al borde existen recursos alternativos para enemigos naturales tales como fuentes de néctar u otras presas, éstos también desarrollan altas densidades en los bordes (Tscharntke y Kruess, 1999; Tylianakis *et al.*, 2004). Por esto, se ha recomendado en sistemas agrícolas aumentar la diversidad de los paisajes ya sea mezclando cultivos, sembrando o dejando flores en las orillas, o incluso creando corredores vegetacionales que proporcionen alimento a los enemigos naturales y así aumentar su impacto (Tscharntke y Kruess, 1999; Hossain *et al.*, 2000; Nicholls *et al.*, 2003; Wratten *et al.*, 2003; Tscharntke *et al.*, 2005).

La mayor abundancia de insectos en los bordes estaría explicada porque los bordes son análogos a una membrana a través de la cual los individuos se mueven y a través de ellos se produce la inmigración y la emigración hacia y desde los parches (Wiens *et al.*, 1985). En este proceso de movimiento, muchos de los individuos, tales como insectos, permanecen en el borde o se reproducen en él si las condiciones les son favorables (Muriel y Grez, 2002). El hecho de que áfidos y parasitoides sean más abundantes en los bordes sugeriría que los bordes estarían actuando como una trampa ecológica para los áfidos, análogo a lo que se ha descrito para aves, las que a pesar de tener un alto riesgo de depredación de sus nidos en los bordes de los fragmentos, igualmente prefieren estos hábitats para reproducirse (Gates y Gysel, 1978).

En nuestro estudio, la mayor abundancia de *A. craccivora* en los bordes en relación a los centros de los fragmentos se dió en los fragmentos más pequeños (i.e., de los paisajes 16F-84%). En la literatura de fragmentación generalmente los efectos de borde se manifiestan en fragmentos de mayor tamaño, donde las condiciones en el borde y centros difieren significativamente producto de lejanía física en relación a fragmentos más pequeños (Bustamante y Grez, 1995; Collinge, 1996). Por ello, habríamos esperado que la mayor diferencia en las abundancias de insectos entre centros y bordes se hubiese dado en los fragmentos más grandes o en el control, lo que no ocurrió. Este fue un resultado inesperado para el cual no tenemos explicación.

El parasitoidismo encontrado en el sitio experimental se relacionó casi exclusivamente con *A. craccivora* y debido a su abundancia variable en el tiempo, sólo fue posible analizar el efecto de la fragmentación en los muestreos de largo plazo. En esta época el porcentaje de parasitoidismo fue alrededor de 30% de momias en terreno y

40% en crianzas de laboratorio. El porcentaje de parasitoidismo fue similar para todos los paisajes, a pesar de las mayores abundancias de *A. craccivora* en los paisajes control, sugiriendo que los parasitoides asociados a estos áfidos son menos eficientes en paisajes continuos, o bien que no estaría respondiendo de una manera denso-dependiente a la densidad de sus presas. Algo similar detectaron Braschler *et al.* (2003) donde el porcentaje de colonias de áfidos parasitadas en pastizales y el número de momias encontradas fue similar en paisajes fragmentados que en paisajes control, a pesar de que la densidad de áfidos era mayor en los paisajes fragmentados. Kruess y Tschardtke (1994, 2000) también encontraron que el parasitoidismo de herbívoros asociados a *Vicia* fue independiente de la densidad de hospederos, pero sí fue afectado negativamente por el tamaño del hábitat. Por otra parte, el efecto del parasitoidismo podría verse afectado por la interacción con otros enemigos naturales de áfidos presentes en los paisajes experimentales. Se ha sugerido que la presencia de depredadores como los coccinélidos disminuiría el impacto de los parasitoides dado que estos consumen áfidos sanos y momificados (Sinder e Ives, 2003). A pesar de la mayor abundancia de parasitoides en los bordes de los fragmentos y paisajes control, esto no se reflejó en un incremento concomitante del parasitoidismo.

En resumen, los insectos estudiados responden de manera diferente a la fragmentación y pérdida de hábitat, donde los áfidos se vieron afectados positiva o negativamente dependiendo de la especie. Sin embargo, no hubo un efecto de la pérdida de hábitat o la fragmentación *per se* sobre la abundancia de estas especies. Tanto la abundancia de parasitoides como parasitoidismo no se vieron modificadas por la pérdida o fragmentación del hábitat. Los análisis realizados en centro y bordes demostraron que el borde es importante para la presencia de parasitoides en todos los paisajes, lo que puede ser de gran relevancia en el manejo de plagas.

CONCLUSIONES

- No se encontró un efecto de la pérdida de hábitat o fragmentación *per se* sobre los áfidos. Sin embargo, la fragmentación y pérdida de hábitat en conjunto afectaron negativamente las abundancias de *A. craccivora* y positivamente las de *T. trifolii* respecto a un paisaje no perturbado.
- Tanto la abundancia de los parasitoides como el parasitoidismo no fueron afectados por el tipo de paisaje.
- Existió un efecto positivo del borde para los parasitoides en todos los paisajes, en cambio para *A. craccivora* esto solo ocurrió en el paisaje con mayor pérdida y fragmentación de hábitat. Lo anterior sugiere que, independientemente de la fragmentación de un paisaje, los bordes serían importantes para el manejo de plagas.

BIBLIOGRAFÍA

- **ANDRÉN, H.** 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 355-366.
- **APABLAZA, J.U.; 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: 115-122.
- **ARTIGAS, J.N.** 1994. Entomología económica: insectos de interés agrícola, forestal, médico y veterinario Vol.1. Ediciones Universidad de Concepción, Concepción, Chile. 1126 pp.
- **BANNERMAN, S.** 1998. Biodiversity and interior habitats: the need to minimize edge effects. [en línea] cap. 6. **In:** Biodiversity: Management Concepts in Landscape Ecology. Ministry of Forests Research Program (Eds.). <http://www.for.gov.bc.ca/hfd/pubs/docs/En/En21.pdf> [consulta: 14-03-06]
- **BRASCHLER, B.; LAMPEL, G.; BAUR, B.** 2003. Experimental small-scale grassland fragmentation alters aphid population dynamics. *Oikos* 100: 581-591.
- **BUSTAMANTE, R.; GREZ, A.A.** 1995. Consecuencias ecológicas de la fragmentación de los bosques nativos. *Ambiente y Desarrollo* 11: 58-63.
- **CALEY, M. J.; BUCKLEY, K. A.; JONES, G. P.** 2001. Separating ecological effects of habitat fragmentation, degradation, and loss on coral commensals. *Ecology* 82: 3435-3448.
- **COLLINGE, S.** 1996. Ecological consequences of habitat fragmentation: implications for landscape architecture and planning. *Landscape and Urban Planning* 36: 59-77.
- **COLLINGE, S.; FORMAN, R.** 1998. A conceptual model of land conversion process: predictions and evidence from a microlandscape experiment with grassland insects. *Oikos* 82: 66-84.
- **CRONIN, J.T.** 2003. Matrix heterogeneity and host-parasitoid interactions in space. *Ecology* 84: 1506-1516.

- **CRONIN, J.T.** 2004. Host-parasitoid extinction and colonization in a fragmented prairie landscape. *Oecologia* 139: 503-514.
- **CRONIN, J.T.; REEVE, J.D.** 2005. Host-parasitoid spatial ecology: a plea for a landscape-level synthesis. *Proceedings of the Royal Society of London B* 272: 2225-2235.
- **DEBINSKI, D.; HOLT, R.** 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* 14: 342-355.
- **DENYS, C.; TSCHARNTKE, T.** 2002. Plant-insect communities and predator-prey ratios in field margin strips, adjacent crop fields, and fallows. *Oecologia* 130: 315-324.
- **DIDHAM, R.K.** 1997a. An overview of invertebrate responses to forest fragmentation. **In:** Watt A.D.; Stork, N.E.; Hunter, M.D. (Eds.). *Forest and Insects*. Chapman y Hall, London, U.K. pp. 303-320.
- **DIDHAM, R.K.** 1997b. The influence of edge effect and forest fragmentation on leaf litter invertebrates in central amazonia. **In:** Laurence, W.F.; Bierregaard, R.O. (Eds.). *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press. Chicago, U.S.A. pp 55-70.
- **ESTADES, C.** 2001. The effect of breeding-habitat patch size on bird population density. *Landscape Ecology* 16: 161-173.
- **EWERS, R.M.; DIDHAM, R.K.** 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81: 117-142.
- **FAHRIG, L.** 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on species extinction. *Journal of Wildlife Management* 61: 603-610.
- **FAHRIG, L.** 2001. How much habitat is enough? *Biological Conservation* 100: 65-74.
- **FARHIG, L.** 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 487-515.
- **FARHIG, L.; GREZ, A.A.** 1996. Population structure, habitat fragmentation and biodiversity. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 5-13.

- **FARHIG, L.; JONSEN, I.** 1998. Effects of habitat patch characteristics on abundance and diversity of insects in an agricultural landscape. *Ecosystems* 1: 197-205.
- **FAHRIG, L.; PALOHEIMO, J.E.** 1987. Interpatch dispersal of the cabbage butterfly. *Canadian Journal of Zoology* 65: 616-622.
- **GATES, J.E.; GYSEL, L.W.** 1978. Avian nest dispersion and fledging success in field-forest ecotono. *Ecology* 59: 871-883.
- **GONZÁLEZ, R.H.** 1989. Insectos de importancia agrícola y cuarentenaria en Chile. Ed. Ograma. Santiago, Chile. 310 p.
- **GREZ, A.; PRADO, E.** 2000. Effect of plant patch shape and surrounding vegetation on the dynamics of predatory coccinellids and their prey *Brevicoryne brassicae* (Hemiptera: Aphidae). *Environmental Entomology* 29: 1244-1250.
- **GREZ, A.; ZAVIEZO, T.** 2002. Efectos inmediatos de la fragmentación del hábitat sobre la abundancia de insectos en alfalfa. *Cien. Inv. Agr.* 29: 29-34.
- **GREZ, A.; ZAVIEZO, T.; REYES, S.** 2004a. Short-term effects of habitat fragmentation on the abundance and species richness of beetles in experimental alfalfa micro-landscapes. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 547-558.
- **GREZ, A; ZAVIEZO, T; TISCHENDORF, L.; FAHRIG, L.** 2004b. A transient, positive effect of habitat fragmentation on insect population densities. *Oecologia* 141: 444-451.
- **GREZ, A; ZAVIEZO, T.; RIOS, M.** 2005. Ladybird (Coleoptera: Coccinellidae) dispersal in experimental fragmented alfalfa landscapes. *European Journal of Entomology* 102: 209-216.
- **HOLT, R.D.** 1996. Food webs in space: an island biogeographic perspective. **In:** Polis G.A. y Winemiller K.O. (Eds.). *Food webs*. Chapman & Hall. New York. USA. pp. 313-323.
- **HOSSAIN, Z.; GURR, G.M.; WRATTEN, S.D.** 2000. The potencial to manipulate the numbers of insects in lucerne by strip cutting. *Australian Journal of Entomology* 39: 39-41.
- **HUNTER, M. D.** 2002. Landscape structure, habitat fragmentation, and the ecology of insects. *Agricultural and Forest Entomology* 4: 159- 166.

- **HASSELL, M.P.; GODFRAY, C.J.** 1992. The population biology of insect parasitoids. **In:** Crawley M.J (Ed.). Natural enemies. Blackwell Scientific Publications. London, U.K. pp. 265-292.
- **KAREIVA, P.** 1987. Habitat fragmentation and the stability of predator-prey interactions. *Nature* 326: 388-390.
- **KRUESS, A.; TSCHARNTKE, T.** 1994. Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science* 264: 1581-1584.
- **KRUESS, A.; TSCHARNTKE, T.** 2000. Species richness and parasitism in a fragmented landscape: experiments and field studies with insects on *Vicia sepium*. *Oecologia* 122: 129-137.
- **LEVINS, R.** 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15: 237-240.
- **MACARTHUR, R.H.; WILSON, E.O.** 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton. New Jersey, USA. 192 p.
- **MURCIA, C.** 1995. Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- **MURIEL, S.B.; GREZ, A.** 2002. Effect of plant patch shape on the distribution and abundance of three lepidopteran species associated with *Brassica oleracea*. *Agricultural and Forest Entomology* 4: 179-185.
- **MURPHY, D.D.; FREAS, K.E.; WISS, S.B.** 1990. An environment-metapopulation: Approach to population viability analysis for a threatened invertebrate. *Conservation Biology* 4: 41-51.
- **NICHOLLS C.L.; PARRELLA, M.; ALTIERI, M.A.** 2001. The effects of a vegetational corridor on the abundance and dispersal of insect biodiversity within a northern California organic vineyard. *Landscape Ecology* 16: 133-146.
- **ROLAND, J.** 1993. Large-scale forest fragmentation increases the duration of forest tent caterpillar outbreak. *Oecologia* 93: 25-30.
- **ROLAND, J.; TAYLOR, P.D.** 1997. Insect parasitoid species respond to forest structure at different spatial scales. *Nature* 386: 710-713.

- **ROOT, R.B.** 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitat: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). Ecological Monographs 43: 95-124.
- **SNYDER, W.E; IVES, A.R.** 2003. Interactions between specialist and generalist natural enemies: parasitoids, predator, and pea aphid biocontrol. Ecology 84: 92-107.
- **SOKAL, R.R; ROHLF, F.J.** 1995. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. **In:** W. H. Freeman (Ed.). New York, USA. 887p.
- **QUICKE D.L.** 1997. Parasitic wasp. **In:** Chapman y Hall (Eds.). London, U.K. 470p.
- **THIES, C.; TSCHARNTKE, T.** 1999. Landscape structure and biological control in agroecosystems. Science 285: 893-895.
- **TSCHARNTKE, T.; KRUESS, A.** 1999. Habitat fragmentation and biological control. Theoretical Approaches to Biological Control. **In:** Hawkins, B.A.; Cornell, H.V. (Eds.). Theoretical approaches to biological control. Cambridge University Press. pp. 190-205.
- **TSCHARNTKE, T.; BRANDL, R.** 2004. Plant-insect interactions in fragmented landscapes. Annual Review of Entomology 49: 405-430.
- **TSCHARNTKE, T.; STEFFAN-DEWENTER, I.; KRUESS, A.; THIES, C.** 2002a. Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. Ecological Research 17: 229-239.
- **TSCHARNTKE, T.; STEFFAN-DEWENTER, I.; KRUESS, A.; THIES, C.** 2002b. Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. Ecological Applications 12: 354-363.
- **TSCHARNTKE, T.; KLEIN, M.; KRUESS, A.; STEFFAN-DEWENTER, I.; THIES, C.** 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity-ecosystem service management. Ecology Letters 8: 857-874.
- **TYLIANAKIS, J.M.; DIDHAM, R.K.; WRATTES S.D.** 2004. Improved fitness of aphid parasitoid receiving resource subsidies. Ecology 85: 658-666.

- **TRZCINSKI, M.K., FAHRIG, L., MERRIAM, G.** 1999. Independent effect of forest cover and fragmentation on the distribution of forest breeding bird. *Ecological Applications* 9: 586-593.
- **VAN NOUHUYS.** 2005. Effect of habitat fragmentation at different trophic levels in insect communities. *Annales Zoologici Fennici*42: 433-447.
- **WIENS, J.A.; WRATTEN, S.D.; BERRY, N.A.; WEIGMANN, U.** 1985. Boundary dynamics: a conceptual framework for studying landscape ecosystems. *Oikos* 45: 421-427.
- **WITH, K.; PAVUK, D.; WORCHUCK, J.; OATES, R.; FISHER, J.** 2002. Threshold effects of landscape structure on biological control in agroecosystems. *Ecological Applications* 12: 52-65.
- **WRATTEN, S.D.; BOWIE, M.K.; HICKMAN J.M.; EVANS, A.M.; SEDCOLE, J.R.; TYLIANASKIS, J.M.** 2003. Field boundaries as barriers to movement of hover flies (Diptera: Syrphidae) in cultivated lands. *Oecologia* 134: 605-611.
- **ZABEL, J.; TSCHARNTKE, T.** 1998. Does fragmentation of *Urtica* habitats affects phytophagous and predatory insects differentially? *Oecologia* 116: 419-425.