



UNIVERSIDAD DE CHILE

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

**DEPREDACIÓN INTRAGREMIO Y CANIBALISMO SOBRE
HUEVOS DE COCCINÉLIDOS NATIVOS Y EXÓTICOS EN
CONDICIONES DE LABORATORIO**

Tomás Gonzalo Rivera Munita

Memoria para optar al Título
Profesional de Médico Veterinario

Departamento de Ciencias
Biológicas Animales

PROFESORA GUÍA: AUDREY ALEJANDRA GREZ VILLARROEL

PROYECTO FONDECYT 1140662

**SANTIAGO, CHILE
2016**



UNIVERSIDAD DE CHILE

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

**DEPREDACIÓN INTRAGREMIO Y CANIBALISMO SOBRE
HUEVOS DE COCCINÉLIDOS NATIVOS Y EXÓTICOS EN
CONDICIONES DE LABORATORIO**

Tomás Gonzalo Rivera Munita

Memoria para optar al Título
Profesional de Médico Veterinario

Departamento de Ciencias
Biológicas Animales

Nota Final

Profesora Guía	Audrey Grez
Profesor Corrector	Pedro Cattan
Profesor Corrector	Gabriela Lankin

PROYECTO FONDECYT 1140662

SANTIAGO, CHILE
2016

Este documento que tienes en tus manos no hubiera visto la luz si no fuera gracias a la incondicionalidad de mi núcleo familiar, mi madre Francisca, mi padre Miguel Ángel y mi hermana Carolina. Mis más profundos agradecimientos a ellos por su energía y entrega hasta el final. Además quiero agradecer a mis otros familiares quienes comprendieron, casi obligadamente, a lo largo de todos estos años de estudio, que hubo veces en que falté a reuniones, cumpleaños y festejos para estudiar o trabajar en pos de este título profesional que hoy recibo.

A mi polola Tania por ayudarme a estudiar, a traducir textos, y por acompañarme en gran parte de este camino. También muchas gracias por bancar todas las veces que tuvimos que dejar de compartir por tener que trabajar o estudiar.

Gracias a mis compañeros-amigos de carrera, desde aquellos que entraron conmigo el año 2009 hasta quienes conocí en el laboratorio. Todos ustedes, además de aportar en mi desarrollo profesional, sin quererlo enriquecieron en mi desarrollo personal. Especialmente quiero agradecer a Elizabeth Gazzano por compartir su conocimiento y alegría conmigo, y ayudarme durante todo mi proceso de titulación.

A mis amigas y amigos ajenos a la carrera, quienes me ayudaron a través de sus deseos de verme triunfar: aquellos que conocí en los barrios donde viví, en los colegios donde estudié, en los conjuntos que bailé, en los lugares donde trabajé. Mis más sinceros agradecimientos a ustedes por alegrarme y darme ánimo cada vez que me vieron bajar los brazos.

Especial agradecimiento merece Estela Lagos, asistente social, y quién le ayudaba en el periodo que estudié, la tía Susy. Agradezco cada momento que se tomaron para escucharme, cada formulario que me ayudaron a llenar y cada sonrisa que me entregaban cuando les pedía que me volvieran a explicar lo que no entendía.

Mis agradecimientos también a aquellos funcionarios de la facultad que se encargaron de cuidar y mantener los espacios para el alumnado, a las chicas y chicos de las cafeterías, que en más de una ocasión conversamos de nuestras problemáticas o de nuestros deseos.

A todos los profesores que se bajaron del estrado desde el cual dictan sus clases y se acercaron a conversar de persona a persona. Dentro de ellos, gracias a mis profesores

correctores Pedro Cattán y Gabriela Lankin por su disposición, su ayuda y su cordialidad en este proceso.

Eternos agradecimientos a mi profesora guía Audrey Grez, siempre ayudándome con cada duda que tuve, dándome ánimo cuando pensé no haber encontrado nada en mis resultados, y sonriendo disimuladamente en señal de apoyo cada vez que expuse mi trabajo ante la comisión. Gracias por siempre creer en mí.

Por último, y no por eso menos importante, agradezco al proyecto Fondecyt 1140662 por financiar mi investigación y con eso cerrar esta etapa tan maravillosa en mi vida, mis estudios universitarios.

1. ÍNDICE CAPÍTULOS

1. Índice Capítulos.....	i
2. Índice Tablas.....	ii
3. Índice Figuras.....	iii
4. Resumen ejecutivo.....	iv
5. Introducción.....	1
6. Revisión Bibliográfica.....	3
7. Objetivos.....	8
8. Materiales y Métodos.....	9
9. Resultados.....	11
10. Discusión.....	19
11. Conclusiones.....	23
12. Bibliografía.....	24

2. ÍNDICE TABLAS

Tabla número 1	10
Tabla número 2	14

3. ÍNDICE FIGURAS

Figura número 1.....	11
Figura número 2.....	12
Figura número 3.....	12
Figura número 4.....	13
Figura número 5.....	14
Figura número 6.....	15
Figura número 7.....	15
Figura número 8.....	16
Figura número 9.....	16
Figura número 10.....	17
Figura número 11.....	18
Figura número 12.....	18

4. RESUMEN EJECUTIVO

La “chinita arlequín”, *Harmonia axyridis*, fue introducida en varios países de Europa y América como agente controlador de plagas. Sin embargo, en un corto tiempo se transformó en una especie invasora, generando impactos negativos en la industria vitivinícola, en la población humana al invadir sus hogares y en la biodiversidad, especialmente de coccinélidos nativos. En Chile, en los últimos años esta especie aumentó significativamente su abundancia y rango de distribución, lo que fue acompañado de una disminución en la abundancia y riqueza de especies de coccinélidos en alfalfa, el hábitat donde ella es más abundante. Se ha propuesto que esta disminución puede deberse a la depredación intragremio (DIG) asimétrica en favor de *H. axyridis*. Sin embargo, la coexistencia de estas especies también puede estar modulada por interacciones intraespecíficas como el canibalismo (CAN). Tanto la DIG como la CAN pueden depender de la abundancia de las presas extra gremio, los áfidos. En esta memoria de título se evaluó, en condiciones de laboratorio, en presencia y ausencia de áfidos (*Acyrtosiphon pisum*), la DIG y CAN sobre huevos de *H. axyridis*, *Hippodamia variegata* y *Eriopis chilensis*, las tres especies de coccinélidos más abundantes en alfalfa. Contrario a lo esperado, la DIG fue simétrica y mutua en todas las combinatorias de especies, y su intensidad no varió entre especies; sin embargo, la magnitud fue mayor en *H. axyridis* que en *H. variegata*, con *E. chilensis* mostrando valores intermedios. Los huevos de las tres especies fueron igualmente depredables. La intensidad del CAN no difirió entre especies, sin embargo, la magnitud fue mayor en *H. axyridis* que en *H. variegata* y similar a *E. chilensis*. El canibalismo en *H. axyridis* y *H. variegata*, las dos especies más abundantes en el campo, fue mayor que la DIG, lo que puede explicar su coexistencia. La presencia o ausencia de áfidos afectó la intensidad y magnitud de la DIG pero no el CAN, lo que sugiere que las presas extragremio son un importante factor para modular las interacciones interespecíficas, no así las intraespecíficas. Estos resultados indican que es necesario evaluar la magnitud con la que ocurren estas interacciones para entender mejor el fenómeno. Estudios como el realizado en esta memoria deberían repetirse en el campo, considerando la variabilidad natural tanto de especies depredadoras como de presas extragremio.

Palabras clave: Canibalismo, Coccinélidos, Depredación intragremio, Invasión, Presas extragremio.

The “Harlequin Ladybird”, *Harmonia axyridis*, was introduced to several countries of Europe and America as pest control agent. However, in a short period of time it became an invasive species, generating negative impacts to the wine industry, to the human population by invading their homes and to biodiversity, especially of native coccinellids. In Chile, during the last years, *H. axyridis* significantly increased its abundance and distribution range, which was accompanied by a decline in the abundance and species richness of coccinellids in alfalfa, the habitat where it is more abundant. It has been proposed that this decline may be due to asymmetric intraguild predation (IGP) in favor of *H. axyridis*. However, the coexistence of these species can also be modulated by intraspecific interactions as cannibalism (CAN). Both IGP and CAN may depend on the extraguild prey abundance, the aphids. The aim of this study was to evaluate, under laboratory conditions, in presence and absence of aphids (*Acyrtosiphon pisum*), IGP and CAN on eggs of *H. axyridis*, *Hippodamia variegata* and *Eriopis chilensis*, the three most abundant species in alfalfa crops. Contrary to expectations, the IGP was symmetrical and mutual in all species combinations, and its intensity did not vary between species; however, the magnitude was higher in *H. axyridis* than in *H. variegata*, with *E. chilensis* showing intermediate values. The eggs of the three species were equally predated. The intensity of CAN did not differ between species, however, the magnitude was higher in *H. axyridis* than in *H. variegata* and similar to *E. chilensis*. CAN in *H. axyridis* and *H. variegata*, the two most abundant species in the field, was higher than IGP, which may explain the coexistence of these coccinellids. The presence or absence of aphids affected the intensity and magnitude of IGP but not CAN, suggesting that extraguild preys are an important factor modulating interspecific but not intraspecific interactions. Our results suggest that for a better understanding of these interactions it is necessary to assess the magnitude at which CAN and IGP occur. Studies like the one made in this memory should be repeated in the field, considering the natural variability of both predator species as extraguild prey.

Key words: Cannibalism, Coccinellids, Intraguild predation, Invasion, Extraguild prey.

5. INTRODUCCIÓN

Coccinellidae es una familia dentro del orden Coleoptera que reúne a insectos mayormente de 1 a 9 mm de longitud, generalmente de color rojo (Koch *et al.*, 2006). Es una familia cosmopolita con aproximadamente 6.000 especies descritas hasta la fecha, incluyendo 115 de estas en Chile (González, 2014). La mayoría de los coccinélidos son depredadores diurnos asociados en gran medida a insectos de cuerpo blando de la familia Coccoidea y Aphidoidea. El ciclo de vida de esta familia incluye un período larval primaveral o estival, seguido por el período de pupación, para finalmente dar paso a la vida adulta, incluyendo períodos de hibernación en las zonas frías y templadas (Kondo y González, 2013).

Entre los coccinélidos, la chinita arlequín (*Harmonia axyridis*), nativa de Asia, ha sido introducida intencionalmente en varios países de Europa y América como agente biológico controlador de áfidos como *Acyrtosiphon pisum* (Koch *et al.*, 2006). Tal es el caso de Chile, donde fue introducida en el año 1998 para el control biológico de áfidos en invernaderos, sin embargo, sus poblaciones no lograron establecerse. Desde el año 2008 comenzaron los avistamientos de poblaciones silvestres particularmente en la zona central (Grez *et al.*, 2010a), hasta que hoy en día pueden ser avistadas desde la región de Atacama hasta la de Magallanes (Grez y Zaviezo, 2015; Grez *et al.*, 2016).

A pesar de su capacidad como agente controlador de plaga, a nivel mundial es considerada una amenaza para la agricultura, una plaga doméstica y un contribuyente en la disminución de especies nativas de coccinélidos (Koch *et al.*, 2006). En relación con la agricultura, *H. axyridis* puede perjudicar a la industria vitivinícola, ya que al agregarse en altas densidades en las vides durante la época de cosecha puede contaminar el vino, afectando sus cualidades organolépticas (Koch *et al.*, 2006). En cuanto a su estatus de plaga doméstica, individuos de esta especie se agrupan e invaden las viviendas en busca de lugares para hibernar. Allí provoca daños cosméticos al manchar las paredes y cortinas mediante su mecanismo de defensa llamado “reflejo de sangrado” (Pickering *et al.*, 2007). Además, eventualmente *H. axyridis* puede morder, generando reacciones alérgicas (Grez *et al.*, 2010a).

El efecto negativo de *H. axyridis* sobre la biodiversidad de coccinélidos ocurre porque, en condiciones de escasez de su principal alimento, los áfidos (Hemiptera: Aphididae), *H.*

axyridis puede depredar sobre huevos y larvas de otros coccinélidos, lo que se denomina depredación intragremio (DIG). Adicionalmente, cuando el alimento escasea también incrementa el canibalismo sobre huevos y larvas, fenómeno común entre los coccinélidos afidófagos (Nóia *et al.*, 2008). La competencia interespecífica, la DIG y el canibalismo tienen una influencia considerable en la estructura de los gremios afidófagos, dependiendo de la intensidad con que actúen cada una de estas interacciones (Lucas, 2005).

La presente memoria de título evaluó, en condiciones controladas en el laboratorio, en presencia y ausencia de áfidos, la ocurrencia de depredación intragremio y canibalismo sobre huevos de *H. axyridis*, *Hippodamia variegata* y *Eriopsis chilensis*.

6. REVISION BIBLIOGRÁFICA

Las invasiones biológicas por especies exóticas son ampliamente aceptadas como una de las principales amenazas de pérdida de biodiversidad (Grez *et al.*, 2013; Smith y Gardiner, 2013). En esta materia, la especie invasora *H. axyridis* es un interesante modelo para estudiar la forma en que la introducción de especies exóticas afecta a las comunidades establecidas (Roy *et al.*, 2012). Su introducción y propagación tanto en EEUU como en Europa ha coincidido con un decrecimiento significativo en la abundancia y diversidad de otras especies de coccinélidos, incluyendo nativos (Michaud, 2002; Staverlokk *et al.*, 2007; Nóia *et al.*, 2008; Brown *et al.*, 2011; Roy *et al.*, 2012; Smith y Gardiner, 2013; Vandereycken *et al.*, 2013; Grez *et al.*, 2016).

Harmonia axyridis es originaria de Asia oriental y central, en la zona de Japón, Corea, China, Mongolia y la porción oriental de Rusia, a través de Siberia y Kazajstán (Panigaj *et al.*, 2014). Mide aproximadamente 5-8 mm de largo y posee forma ovalada. Muestra una amplia plasticidad morfológica y varía mucho en los colores de los élitros (alas anteriores modificadas por esclerotización), por cuanto presenta tonalidades muy claras con la totalidad de los élitros anaranjados o rojizos, hasta formas melánicas casi en su totalidad (Staverlokk *et al.*, 2007; Carbonell y Sesma, 2013), aunque estas últimas formas no se encuentran en Chile. La parte anterior superior del tórax, llamada pronoto, posee una mancha negra en forma de “M” muy característica de esta especie, aunque en algunas ocasiones no se encuentra bien delimitada, dando paso a que el color negro se extienda por casi toda esta estructura, quedando el blanco relegado a los bordes laterales (Carbonell y Sesma, 2013; Grez y Zaviezo, 2015). Sus enemigos naturales son muy pocos, ya que en su cuerpo contiene diversos alcaloides tóxicos, los que sumados a sus colores aposemáticos advierten a los posibles depredadores del riesgo que corren si los ingieren (Carbonell y Sesma, 2013).

Esta especie ha sido introducida en varias partes del mundo para el control biológico de insectos plaga, con resultados exitosos ya que presenta las características típicas de un depredador eficiente de áfidos: gran tamaño corporal, alta voracidad, alta eficiencia de depredación, alta capacidad de colonización, rápido desarrollo, alta fecundidad y baja susceptibilidad a patógenos o enemigos naturales (Vandereycken *et al.*, 2013).

Sin embargo, a pesar de las excelentes cualidades que presenta como agente de control biológico, principalmente de áfidos, la chinita arlequín cuenta con algunos impactos negativos, los que pueden ser clasificados en tres categorías generales: 1) impacto en la producción de frutícola; 2) impacto como invasor de hogares; 3) impacto en las poblaciones de artrópodos no-objetivo (Saini, 2004; Koch *et al.*, 2006; Kondo y González, 2013).

En la agricultura, esta especie puede provocar daños a frutos blandos, como bayas o uvas, contaminándolos, o provocándoles un daño directo al alimentarse de ellos (Koch *et al.*, 2006; Grez *et al.*, 2010a). Un estudio hecho en Estados Unidos, reveló que en cultivos de manzana y uva es posible encontrar significativamente más individuos adultos de *H. axyridis* en la fruta previamente dañada en comparación con la fruta en buen estado. Pero en el caso de la frambuesa, esta especie causa daño por alimentación directa de frutos en buen estado (Koch *et al.*, 2004). Informes provenientes de viñedos en Norteamérica indican que la presencia de *H. axyridis* en sus bodegas se asocia con un cambio en el aroma y sabor de sus vinos. Esta contaminación sería producida por la presencia del compuesto alcaloide 2-isopropil-3-metoxipirazina en la hemolinfa de esta especie (Pickering *et al.*, 2007).

En los hogares, es característico de esta especie el hecho de agregarse en grandes cantidades en casas y edificios durante las épocas más frías, lo que se convierte en un verdadero problema al depositarse sobre la comida, la bebida y los propios moradores, que en algunos casos suelen informar alergias y asma. Cuando se intenta dispersar las agregaciones dentro de las viviendas, como mecanismo de defensa los individuos secretan “reflejo de sangrado” (Pickering *et al.*, 2007) que consiste en secretar alcaloides tóxicos contenidos en la hemolinfa (líquido viscoso color amarillo) de este insecto, generalmente por las extremidades, a nivel de la articulación entre el fémur y la tibia (Holloway *et al.*, 1991). Esto ensucia las superficies expuestas tales como cortinas o paredes (Saini, 2004; Grez *et al.*, 2010a; Kondo y González, 2013).

En relación al impacto en la biodiversidad, se ha comprobado en otros países donde fue introducida que, debido a sus cualidades biológicas, *H. axyridis* desplaza a las otras especies de coccinélidos, disminuyendo progresivamente su densidad poblacional y la biodiversidad de los ensambles (Saini, 2004; Koch *et al.*, 2006, Brown *et al.* 2011).

Dicha disminución de biodiversidad usualmente se lleva a cabo mediante depredación intragremio (DIG) y/o desplazamiento competitivo. La DIG ocurre cuando dos especies depredadoras compiten por la misma presa y una de ellas además se alimenta de su competidor (Müller y Brodeur, 2002; Gardiner y Landis, 2007). Como consecuencia, esta interacción combina dos fuerzas estructurales en la ecología de comunidades: la competencia y la depredación (Müller y Brodeur, 2002).

La DIG se caracteriza según su intensidad, dirección y simetría (Lucas, 2005). La intensidad se refiere a la proporción o frecuencia de repeticiones dentro de un experimento donde se produce DIG en una combinación específica de depredadores. Al respecto, la DIG puede ser unidireccional cuando uno de los miembros del gremio es siempre la presa, o mutua cuando la interacción va en ambas direcciones. En la DIG mutua, esta interacción puede ser simétrica o asimétrica. La simetría puede ser evaluada mediante el cálculo de un índice de simetría (número de repeticiones en las que el depredador juega el papel de presa, dividido por el número total de repeticiones en las que se registra DIG) y comparándolo con un índice teórico de 50%, correspondiente a una interacción simétrica. Si se detecta una diferencia significativa, la interacción se considera como asimétrica en favor del depredador que con más frecuencia depreda sobre el otro; en caso contrario la interacción es considerada como simétrica (Lucas, 2005). Sin embargo, con este método de estimar la DIG a través de la frecuencia de ocurrencia se pierde la información de la magnitud de esta interacción, desconociéndose la cantidad de individuos depredados en un ataque cuando se encuentran en grupo (como en el caso de un grupo de huevos).

Existen varios factores que pueden alterar la intensidad, dirección y simetría de la DIG, algunos ejemplos son: 1) el ambiente, 2) las características propias de los individuos (e.g., el estadio de desarrollo del depredador o la presa intragremio), y 3) las características de la presa extragremio (e.g., áfidos), tales como la estructura espacial de la colonia de áfidos y su abundancia (Lucas, 2005). En relación a este último aspecto, tanto la DIG y el canibalismo usualmente disminuyen en presencia de altas densidades de áfidos (Lucas, 2005; Nóia *et al.*, 2008; Grez *et al.*, 2012). Por ejemplo, Gardiner y Landis (2007) observaron que cuando las poblaciones de áfidos eran pequeñas, la depredación intragremio por parte de adultos de *H. axyridis* aumentaba.

Usualmente la depredación, tanto inter como intraespecífica, ocurre desde un individuo en etapa más tardía a uno de etapa más temprana (e.g., larva a huevos o adulto a larva). Los individuos en fases más juveniles generalmente son más pequeños y lentos, siendo más propensos a ser presa intragremio (Félix y Soares, 2004; Nóia *et al.*, 2008; Ware *et al.*, 2009; Rondoni *et al.*, 2014). Sin embargo, los huevos son significativamente más vulnerables que las larvas y, al ser organismos inmóviles y abundantes, tienen más probabilidades de ser encontrados y comidos que las larvas, ya que la conducta de escape es uno de los principales mecanismos de defensa utilizados por los insectos (Lucas, 2005). En cuanto al canibalismo, se ha descrito que el consumo de huevos hermanos puede ser beneficioso para disminuir la competencia intraespecífica y aumentar la supervivencia de las larvas en sus primeros minutos de eclosionadas, previo a su dispersión (Ware *et al.*, 2009).

La evidencia parece apoyar la idea de que la disminución de los coccinélidos nativos se debe, al menos en parte, a una mayor DIG sobre huevos y larvas (Gardiner *et al.*, 2011; Grez *et al.*, 2012). No obstante, el rol de este mecanismo y de otros como el canibalismo y los distintos tipos de competencia interespecífica (ya sea por explotación o por interferencia) han sido muy poco estudiados (Grez *et al.*, 2012).

En Sudamérica, *H. axyridis* fue introducida intencionalmente a fines de los años 90 en la provincia de Mendoza, Argentina (Saini, 2004; Grez *et al.*, 2010a). En el caso de Chile, *H. axyridis* fue introducida desde Francia en el año 1998, llegando a la Región de Valparaíso para el control biológico de áfidos en invernaderos. Estos ejemplares eran genéticamente seleccionados para no volar, sin embargo, sus poblaciones no lograron establecerse. En el año 2003 se observaron poblaciones silvestres de individuos voladores cerca de la provincia de Los Andes, pero estas poblaciones no volvieron a ser registradas. Desde el año 2008 se han avistado poblaciones silvestres particularmente en la zona central, con un aumento exponencial en su abundancia a lo largo de los años (Grez *et al.*, 2010a), hasta que hoy en día pueden ser avistadas desde la región de Atacama hasta la de Magallanes (Grez y Zaviezo, 2015; Grez *et al.*, 2016). Análisis genéticos de individuos colectados en Chile indican que las poblaciones de este país provienen de una variedad altamente invasora que

se formó en el este de EEUU, y constituiría una colonización independiente de la que ocurrió en Argentina y Brasil previamente (Lombaert *et al.*, 2014).

En Chile, varias especies de coccinélidos, tanto nativos como exóticos, se encuentran comúnmente en cultivos de alfalfa, ya que estos permiten el desarrollo de una gran variedad de plagas de insectos, incluyendo muchas especies de áfidos (Zaviezo *et al.*, 2006; Grez *et al.*, 2010b). Las especies más abundantes son las exóticas *H. variegata* y *H. axyridis* y la especie nativa *E. chilensis* (Grez *et al.*, 2013; Andrade, 2014; Grez *et al.*, 2016). Previo al establecimiento de *H. axyridis* en Chile, *H. variegata* era la especie más abundante en alfalfa y se le atribuía una interacción antagónica con *E. chilensis* (Grez *et al.*, 2012). En alfalfa de la zona central de Chile en los últimos años se ha observado una correlación negativa entre las abundancias de *H. variegata* y *H. axyridis*, lo cual implicaría una aparente dominancia de una de estas especies sobre la otra. Sin embargo, este patrón antagónico debe ser demostrado con más estudios específicos y mecanísticos en el tema (Rivera, 2015).

La presente Memoria de Título contribuye a la caracterización del problema que significa la invasión de *H. axyridis* en el país, ayudando a entender las interacciones ecológicas entre especies de coccinélidos bajo la presencia y la ausencia de presas extragremio.

7. OBJETIVO GENERAL

Cuantificar, en condiciones de laboratorio, la ocurrencia de depredación intragremio y canibalismo sobre huevos de coccinélidos, en presencia y ausencia de áfidos.

OBJETIVOS ESPECIFICOS

1. Evaluar la intensidad, dirección, simetría y magnitud de la depredación intragremio y el canibalismo sobre huevos del coccinélido nativo *E. chilensis* y los exóticos *H. variegata* y *H. axyridis*.
2. Estudiar el efecto de la presencia o ausencia de áfidos sobre la intensidad y magnitud de la DIG y el canibalismo en los huevos de los coccinélidos en estudio.

8. MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se realizó en el laboratorio de Ecología de Ambientes Fragmentados (LEAF) en la Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias de la Universidad de Chile. Para cumplir con los objetivos y para que los resultados sean comparables con investigaciones anteriores, en los experimentos se utilizó la metodología de Grez *et al.* (2012).

Se colocaron ramas de alfalfa de 15 cm de altura en arena humedecida dentro de potes cilíndricos de 3 cm de diámetro por 6 cm de alto, cada una se colocó sobre la base de una placa Petri y se encerraron en un cono plástico de 10 cm de diámetro por 22 cm de alto, cubierto en la parte superior con una malla fina. Dentro de cada cono se estableció sólo un adulto de las tres especies en estudio (i.e., *E. chilensis*, *H. variegata* o *H. axyridis*) y 5 huevos homo o heteroespecíficos, en ausencia o presencia de áfidos (*Acyrtosiphon pisum*). En total se hicieron 18 combinatorias, 12 para DIG y 6 para canibalismo (Tabla 1). Los individuos adultos fueron colectados en alfalfa de la zona de Pirque y Calera de Tango, Región Metropolitana, y los huevos fueron obtenidos desde las cámaras de crianza donde se mantenían los coccinélidos en el laboratorio. Los huevos fueron situados de a uno utilizando un pincel de punta fina humedecido, con el fin de adherir los huevos en la cara dorsal de una hoja de la planta experimental. Este adulto y los 5 huevos se dejaron interactuar por 24 h a temperatura controlada de 21°C y HR de 70%. Previo a ello, los coccinélidos fueron mantenidos en ayuno durante 24 horas con el fin de uniformar sus niveles de hambruna.

Los áfidos fueron criados en el laboratorio sobre plantas de habas en una sala a temperatura controlada. El tratamiento con áfidos incluyó 40 áfidos para las especies *H. variegata* y *E. chilensis*, y 60 áfidos para la especie *H. axyridis*, dado que experimentos previos han demostrado que estos números sobrepasan el consumo diario por parte de estas especies. Al momento de incluirlos dentro de la arena experimental fueron arrojados sobre la planta en grupos de a 20. Esta adición de áfidos simula condiciones que ocurren en la Naturaleza, debido a que existen momentos del año en que prácticamente no se encuentran áfidos en los alfalfaes, como en verano, y otros como primavera u otoño en que los áfidos abundan (Grez *et al.*, 2012). Cada una de las 18 combinatorias fue replicada 10 veces.

Se cuantificó la intensidad de depredación de huevos homo (canibalismo) y heteroespecíficos (DIG), definiéndose como el porcentaje de ocurrencia de ambos fenómenos donde es consumido al menos 1 de los 5 huevos ofrecidos, sobre el total de réplicas. Con estos resultados, se describió la dirección de la DIG, es decir si es unidireccional o mutua, y se calculó el índice de simetría de la DIG a partir de la fórmula descrita por Lucas (2005), donde se divide el número de repeticiones en las que el depredador juega el papel de presa en el total de repeticiones donde se registra DIG. Adicionalmente, se cuantificó la magnitud de la DIG y del canibalismo, definida como el número de huevos consumidos de los 5 ofrecidos en cada una de las réplicas.

Para determinar diferencias significativas en la intensidad entre los tratamientos, tanto para DIG como para canibalismo, se utilizó la prueba de proporciones múltiples (MCTP). Para evaluar la simetría de la DIG se utilizó la prueba de bondad del ajuste (prueba de chi-cuadrado), comparándose el índice de simetría observado con el índice teórico del 50%, correspondiente a una relación simétrica. Por último, para comparar la magnitud de la DIG y del canibalismo entre los distintos tratamientos, los resultados fueron analizados mediante modelos lineales generalizados (GLM). Cuando hubo diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos ($P \leq 0,05$) se realizó la prueba de Bonferroni.

Tabla 1: Combinatorias utilizadas en los experimentos para evaluar DIG y canibalismo (destacadas en gris) sobre huevos de *E. chilensis*, *H. axyridis* y *H. variegata* en ausencia y presencia de áfidos. Cada una de las combinatorias representa una planta experimental de alfalfa, las cuales se replicaron 10 veces dando un total de 180 experimentos realizados.

Especie Depredadora	Áfidos	Huevos Depredados		
		<i>H. variegata</i>	<i>H. axyridis</i>	<i>E. chilensis</i>
<i>H. variegata</i>	Presencia	Combinación 1	Combinación 2	Combinación 3
	Ausencia	Combinación 4	Combinación 5	Combinación 6
<i>H. axyridis</i>	Presencia	Combinación 7	Combinación 8	Combinación 9
	Ausencia	Combinación 10	Combinación 11	Combinación 12
<i>E. chilensis</i>	Presencia	Combinación 13	Combinación 14	Combinación 15
	Ausencia	Combinación 16	Combinación 17	Combinación 18

9. RESULTADOS

De los 120 experimentos para evaluar DIG, en un 69,16% se registró esta interacción, en tanto de los 60 experimentos para evaluar canibalismo, en un 78,33% ocurrió dicho evento.

i) Intensidad de DIG: El porcentaje de ocurrencia de DIG fue significativamente mayor en ausencia (80%) que en presencia (58,3%) de áfidos (MCTP, $P = 0,01$) (Figura 1).

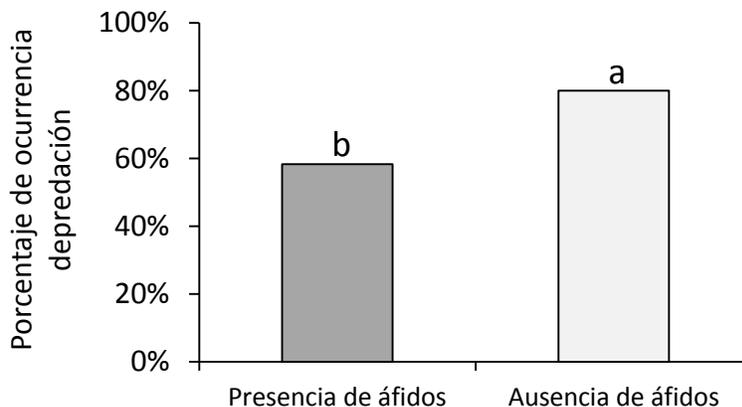


Figura 1: Intensidad de DIG en presencia y ausencia de áfidos. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas según análisis de MCTP ($P \leq 0,05$).

Al analizar la intensidad de DIG según especie depredadora, independientemente de la presencia/ausencia de áfidos, se observa que *H. variegata* depredó sobre huevos de otras especies en un 57,5% de los experimentos, en tanto, *H. axyridis* y *E. chilensis* lo hicieron en un 75% (Figura 2A), sin embargo, estos valores no difieren significativamente (MCTP, $P = 0,14$). Al evaluar esta intensidad considerando la presencia/ausencia de áfidos, se observa que en todas las especies hay un incremento en la intensidad de DIG en ausencia de áfidos, sin embargo esta diferencia fue estadísticamente significativa sólo en *E. chilensis* (MCTP, $P = 0,02$), con un 60% y 90% de ocurrencia de DIG en presencia versus ausencia de áfidos, respectivamente (Figura 2B).

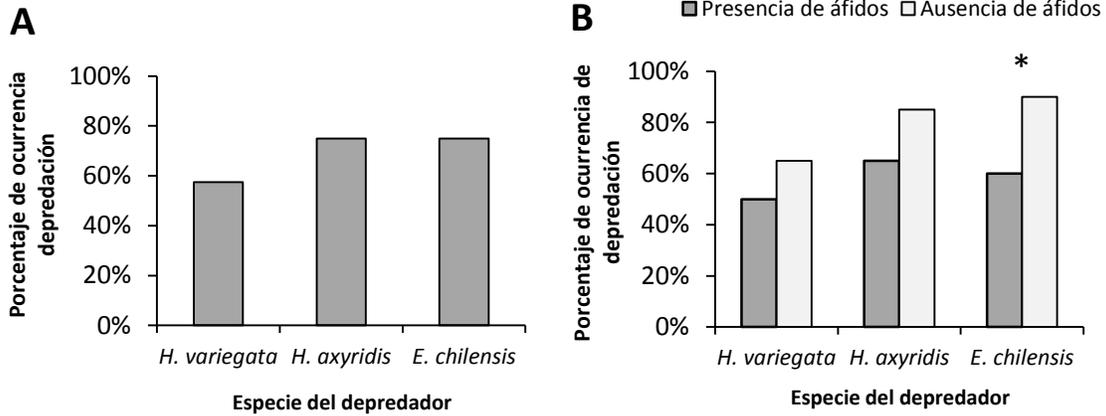
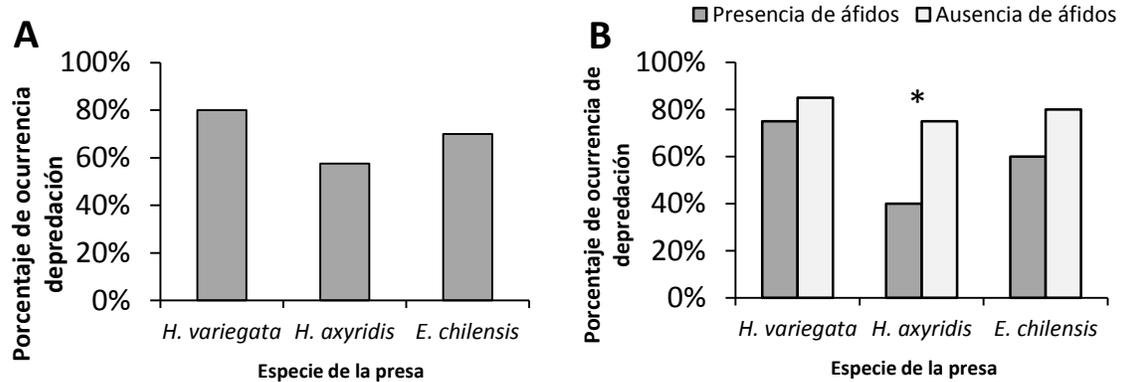


Figura 2: A) Intensidad de DIG según especie depredadora. B) Intensidad de DIG según especie depredadora y presencia/ausencia de áfidos. El asterisco sobre las barras indica diferencias significativas según análisis de MCTP ($P \leq 0,05$).

Los huevos más depredados (con una mayor intensidad de DIG), independiente de la presencia/ausencia de áfidos, fueron los de *H. variegata* (80% de las réplicas), seguidos por los de *E. chilensis* (70%) y *H. axyridis* (58%), aunque estos valores no difieren estadísticamente (MCTP, $P = 0,09$) (Figura 3A). Si se considera la presencia/ausencia de áfidos, sólo los huevos de *H. axyridis* son significativamente menos depredados en presencia de áfidos que en su ausencia (40% y 75%, respectivamente (MCTP, $P = 0,02$))



(Figura 3B).

Figura 3: A) Intensidad de DIG agrupada por especie del huevo depredado. B) Intensidad de DIG agrupada por especie del huevo depredado, en presencia/ausencia de áfidos. El asterisco sobre las barras indica diferencias significativas según análisis de MCTP ($P \leq 0,05$).

Al analizar las 12 combinatorias de DIG, aun cuando en general hay una menor intensidad de DIG en presencia que en ausencia de áfidos, esta diferencia fue sólo significativa en *E. chilensis* (MCTP, $P = 0,02$) en donde hubo una significativa menor DIG sobre huevos de *H. axyridis* en presencia de áfidos (40%) en relación a la DIG sobre *H. variegata* en presencia y ausencia de áfidos (80% y 90%, respectivamente) y a la DIG sobre *H. axyridis* en ausencia de áfidos (90%) (Figura 4).

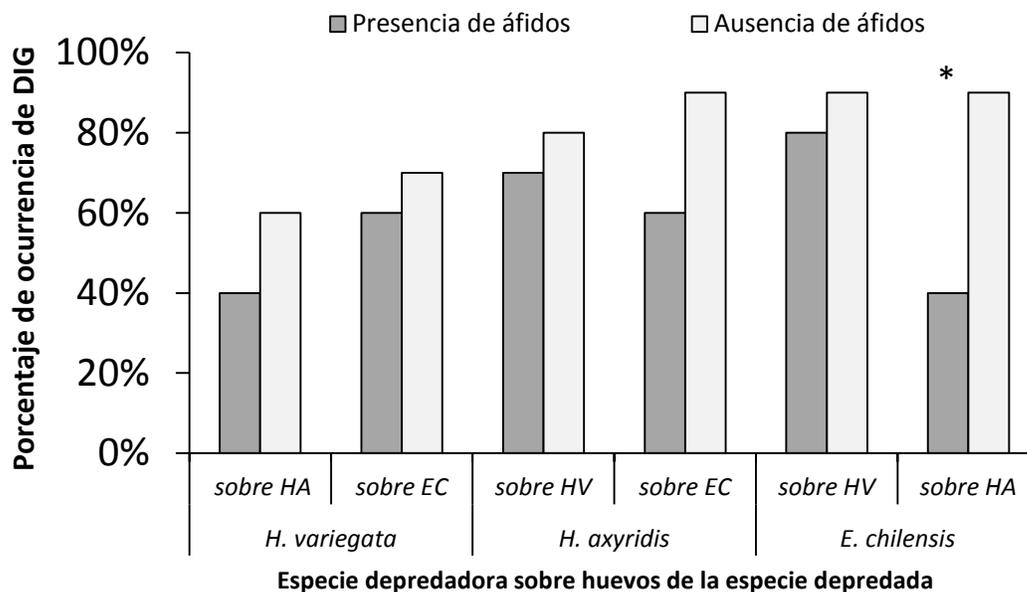


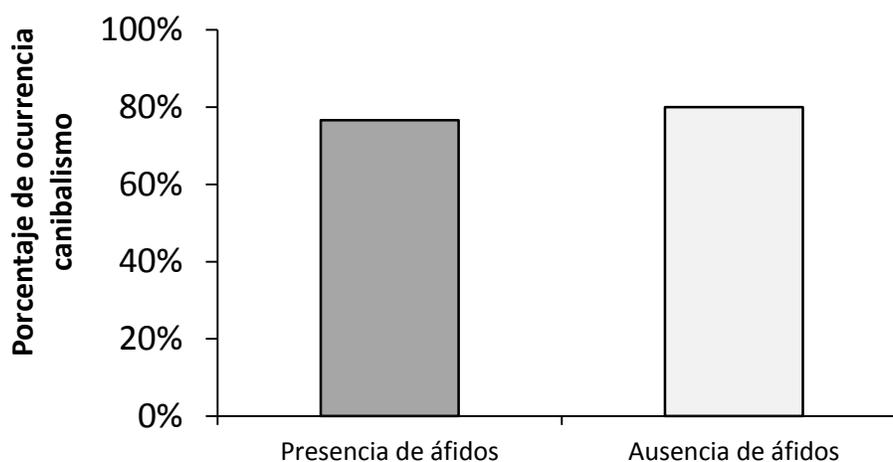
Figura 4: Intensidad de DIG entre cada par de especies, en presencia y ausencia de áfidos. HV = *H. variegata*; HA = *H. axyridis*; EC = *E. chilensis*. El asterisco sobre las barras indica diferencias significativas según análisis de MCTP ($P \leq 0,05$).

ii) Dirección y simetría de DIG: La dirección observada en todas las combinatorias de DIG es mutua, por cuanto las 3 especies fueron observadas jugando el papel tanto de depredador intragremio como de presa intragremio. El índice de simetría calculado para cada par de especies, tanto en presencia como en ausencia de presas extragremio, se muestra en la Tabla 2. En ninguna de las combinatorias se alcanzó una diferencia significativa entre el índice calculado con el índice teórico del 50%, por lo que en todos los casos se habla de una DIG de dirección mutua y simétrica.

Tabla 2: Cálculo de índice de simetría (número de repeticiones en las que el depredador juega el papel de presa, dividido por el número total de repeticiones en las que se registra DIG). HV = *H. variegata*; HA = *H. axyridis*; EC = *E. chilensis*.

Tratamientos	Índice de Simetría		Valor de χ^2		Valor de P	
	Presencia de áfidos	Ausencia de áfidos	Presencia de áfidos	Ausencia de áfidos	Presencia de áfidos	Ausencia de áfidos
HV + 5 huevos EC	0,43	0,44	0,14	0,13	0,71	0,72
EC + 5 huevos HV	0,57	0,56	0,14	0,13	0,71	0,72
HA + 5 huevos HV	0,64	0,57	0,41	0,14	0,52	0,71
HV + 5 huevos HA	0,36	0,43	0,41	0,14	0,52	0,71
EC + 5 huevos HA	0,40	0,50	0,20	0,00	0,65	1,00
HA + 5 huevos EC	0,60	0,50	0,20	0,00	0,65	1,00

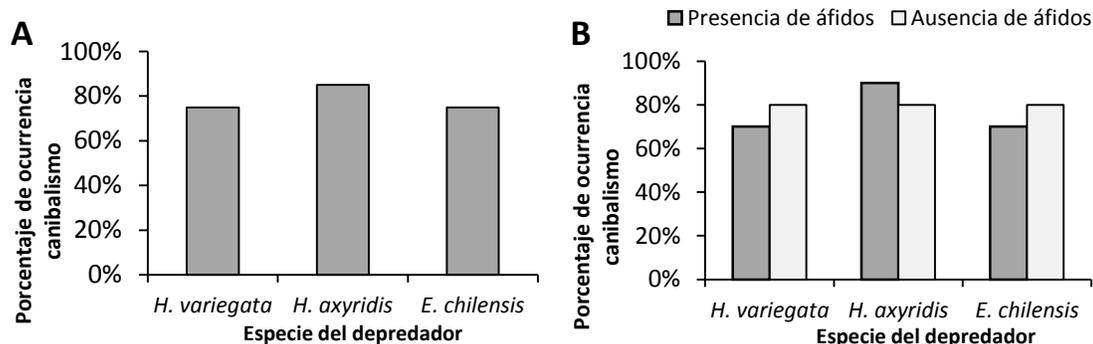
iii) Intensidad de canibalismo: El porcentaje de ocurrencia de canibalismo no difirió significativamente en presencia y ausencia áfidos (MCTP, P = 0,75), con un 76,6% en



presencia de áfidos y un 80% en su ausencia (Figura 5).

Figura 5: Intensidad de canibalismo en presencia/ausencia de áfidos.

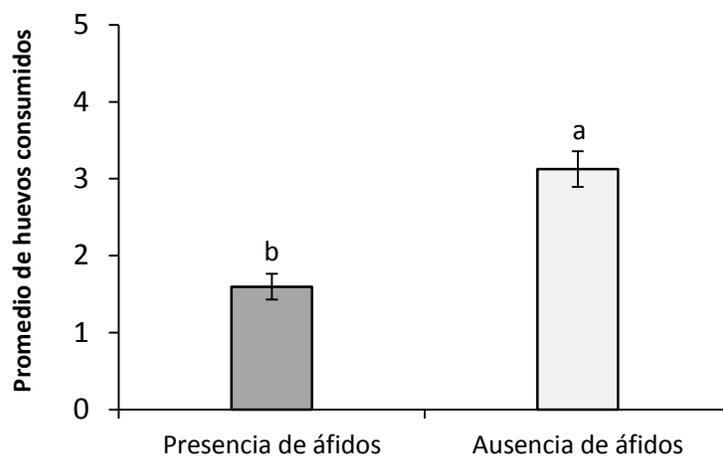
Independiente de la presencia/ausencia de áfidos, el canibalismo ocurrió en un 75% de los casos en *H. variegata* y *E. chilensis* y en un 85% en *H. axyridis*, siendo estos valores estadísticamente similares (MCTP, $P = 0,67$) (Figura 6A). Tampoco se observan diferencias significativas en la intensidad de canibalismo en presencia y ausencia de áfidos



(MCTP, $P = 0,6$ en *H. variegata* y *E. chilensis*, y $P = 0,53$ en *H. axyridis*) (Figura 6B).

Figura 6: A) Intensidad de canibalismo por especie. B) Intensidad de canibalismo por especie, diferenciando en presencia/ausencia de áfidos.

iv) Magnitud de DIG: En conjunto, las tres especies depredan significativamente menos huevos de las otras especies en presencia que en ausencia de áfidos (GLM, $P < 0,001$), con 1,6 huevos de los 5 ofrecidos depredados en presencia de áfidos, y 3,1 huevos en ausencia



(Figura 7).

Figura 7: Magnitud de DIG en presencia/ausencia de áfidos. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas según análisis de GLM ($P \leq 0,05$).

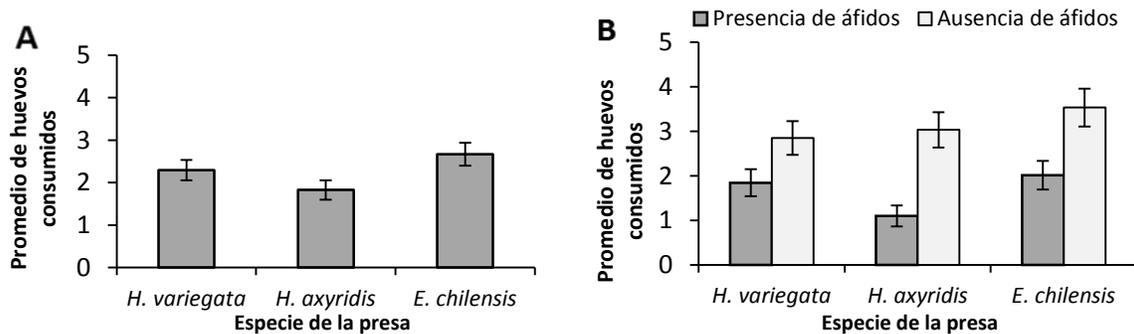
La magnitud de DIG, independiente de la presencia/ausencia de áfidos, difiere significativamente entre especies (GLM, $P = 0,05$), siendo mayor el promedio de huevos consumidos por *H. axyridis* en comparación con *H. variegata* (2,7 versus 1,8 huevos) (Bonferroni, $P = 0,02$). *Eriopsis chilensis* depreda un número intermedio de huevos (2,2 huevos), cifra que no difiere significativamente de las otras dos especies (Bonferroni, $P = 0,38$) (Figura 8A). La interacción entre los factores presencia/ausencia de áfidos y especie no fue significativa (GLM, $P = 0,79$) (Figura 8B), lo que implica que en todas las



combinatorias hubo mayor DIG en ausencia que en presencia de áfidos.

Figura 8: A) Magnitud de DIG por especie depredadora. B) Magnitud de DIG por especie depredadora, en presencia/ausencia de áfidos. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas según análisis de Bonferroni ($P \leq 0,05$).

El promedio de huevos consumidos de cada especie no difiere significativamente (GLM, $P = 0,07$), con 2,2 huevos de *H. variegata*, 1,8 huevos de *H. axyridis*, y 2,6 huevos de *E. chilensis* depredados (Figura 9). La interacción entre los factores presencia/ausencia de áfidos y especie no fue significativa (GLM, $P = 0,22$) (Figura 9B), lo que significa que en



todas las combinatorias hubo mayor DIG en ausencia que en presencia de áfidos.

Figura 9: A) Magnitud de DIG sobre huevos por especie. B) Magnitud de DIG sobre huevos por especie, en presencia/ausencia de áfidos.

La interacción entre los tres factores, especie depredadora, especie de presa y presencia/ausencia áfidos, no fue significativa (GLM, $P = 0,25$), lo que implica que en todas las combinatorias hubo mayor DIG en ausencia que en presencia de áfidos (Figura 10).

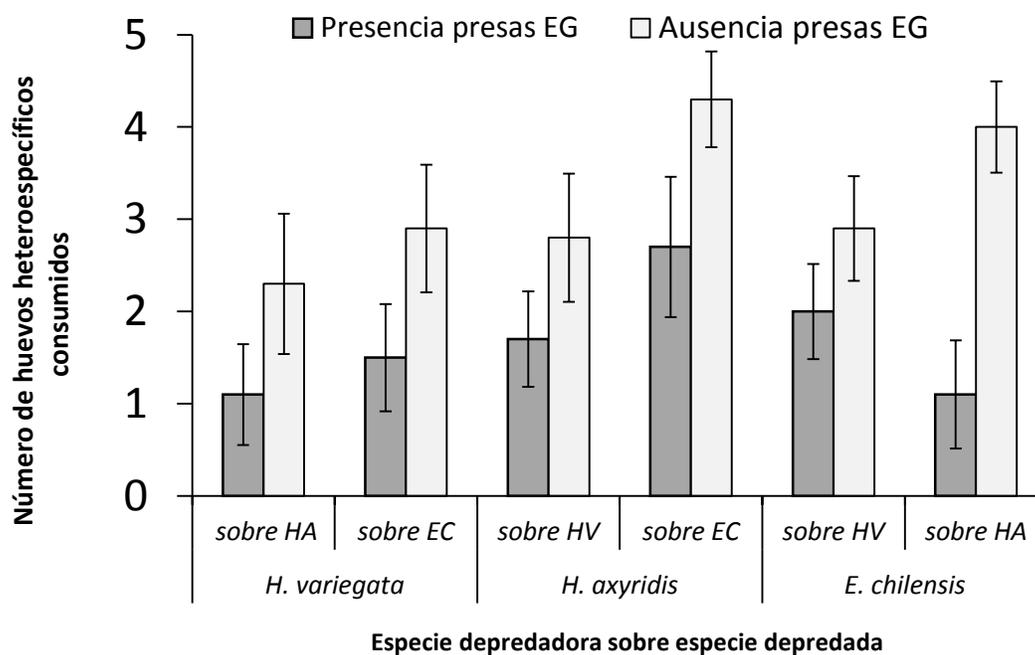


Figura 10: Magnitud de DIG entre cada par de especies, en presencia y ausencia de áfidos. HV = *H. variegata*; HA = *H. axyridis*; EC = *E. chilensis*.

v) **Magnitud de canibalismo:** la magnitud del canibalismo no difirió significativamente en presencia y ausencia de áfidos (GLM, $P = 0,26$), con 2,5 huevos y 3 huevos depredados en promedio, respectivamente (Figura 11).

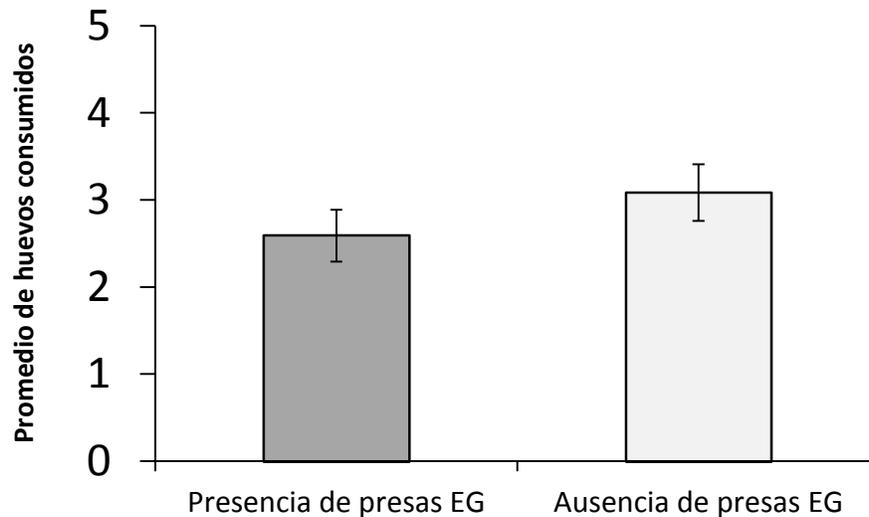
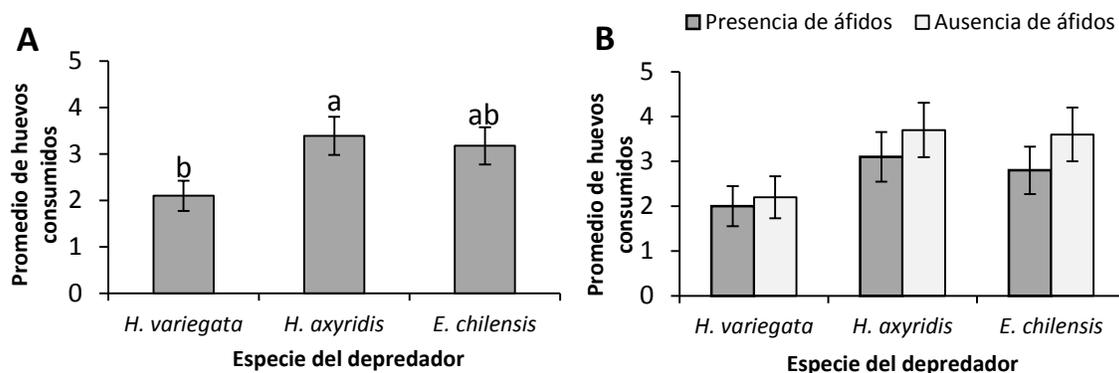


Figura 11: Magnitud del canibalismo en presencia/ausencia de áfidos.

La magnitud de canibalismo varió según especie depredadora (GLM, $P = 0,03$), siendo la de *H. axyridis* significativamente mayor que la de *H. variegata*, con 3,3 y 2 huevos en promedio, respectivamente. *Eriopsis chilensis* tuvo una magnitud de canibalismo intermedia, con 3,1 huevos en promedio, que no difirió de ninguna de las otras dos especies (Bonferroni, $P > 0,1$) (Figura 12A). La interacción entre los factores presencia/ausencia de áfidos y especie no fue significativa (GLM, $P = 0,92$) (Figura 12B) lo que significa que el



canibalismo en todas las especies no varió en función de la presencia/ausencia de áfidos.

Figura 12: A) Magnitud de canibalismo según especie. B) Magnitud de canibalismo según especie, considerando presencia/ausencia de áfidos.

10. DISCUSIÓN

Numerosas evidencias muestran que tras la llegada y establecimiento de *H. axyridis* en distintas partes del mundo han ocurrido cambios en la composición del ensamble de coccinélidos, y especialmente una disminución de la riqueza y abundancia de las especies nativas, lo que ocurriría principalmente por el desplazamiento competitivo y DIG altamente asimétrica en favor de *H. axyridis* sobre el resto de los coccinélidos (Michaud, 2002; Staverlokk *et al.*, 2007; Nóia *et al.*, 2008; Brown *et al.*, 2011; Roy *et al.*, 2012; Smith y Gardiner, 2013; Vandereycken *et al.*, 2013; Grez *et al.*, 2016). Por ello, en este trabajo se esperaba que *H. axyridis* ejerciera una mayor intensidad de DIG y que esta fuera altamente asimétrica sobre *H. variegata* y *E. chilensis*, especialmente en ausencia de áfidos, que es cuando las interacciones antagónicas se manifiestan con más fuerza (Lucas, 2005; Gardiner y Landis 2007; Nóia *et al.*, 2008; Grez *et al.*, 2012).

Contrario a lo esperado, en el presente estudio la DIG fue igualmente intensa, mutua y simétrica en todas las combinatorias de especies, al evaluarla a través de la frecuencia de eventos en que ocurrió DIG (Fig. 2A y 3A), que es el método utilizado usualmente (Lucas, 2005). Sin embargo, al evaluar la magnitud de la DIG sí se observó un mayor promedio de huevos consumidos por parte de *H. axyridis* que de *H. variegata*, con valores intermedios en *E. chilensis* (Fig. 8). Esto implica que la observación de sólo la frecuencia de eventos de depredación entrega una idea incompleta del fenómeno: No es lo mismo que un depredador se encuentre con un grupo de huevos y deprede sólo uno que todos los individuos. Lo primero implica que algunos de los individuos pueden sobrevivir, llegar a adultos y dejar descendencia, en cambio en el segundo caso la mortalidad es total, con evidentes consecuencias poblacionales. Por ello, una primera conclusión que se desprende de este trabajo es que es necesario medir la magnitud con la que ocurre la DIG para tener una idea más real del fenómeno.

La evidencia del decrecimiento en la abundancia de especies nativas luego del establecimiento de especies exóticas como *H. variegata* y *H. axyridis* (Grez *et al.*, 2012; Grez *et al.*, 2016) hacía esperar que los huevos más frecuentemente depredados fuesen los de la especie nativa *E. chilensis*, a la vez que los menos depredados fueran los de la especie invasora *H. axyridis* (Grez *et al.*, 2015). Sin embargo, la intensidad y la magnitud (Fig. 3A

y 9A) con la que los huevos fueron consumidos en los experimentos no varió entre las tres especies. Esto puede explicarse porque en el laboratorio los individuos, confinados a una arena experimental pequeña, estuvieron enfrentados sólo a huevos con o sin áfidos como recursos alimenticios, pudiendo haberse visto forzados a la depredación sobre huevos en todas las combinatorias de especies. Sin embargo, en condiciones de campo la depredación sobre los huevos de las distintas especies podría estar modulada por otros factores, tales como la disponibilidad de huevos, o de otros recursos alimenticios (e.g., polen) o también de refugios para los huevos, lo que podría resultar en una depredación diferencial según especie. En cualquier caso, los resultados de los experimentos de laboratorio demuestran que potencialmente todos los huevos son igualmente depredables.

Una de las manifestaciones de competencia intraespecífica por interferencia es el canibalismo. En este trabajo, la intensidad con que ocurrió canibalismo no difirió entre especies. Sin embargo, la magnitud de canibalismo en *H. axyridis* fue mayor que en *H. variegata* y similar que *E. chilensis*. Es decir, interesantemente, las dos especies con mayor DIG también tuvieron mayor canibalismo. El alto canibalismo en *H. axyridis* también había sido observado en trabajos anteriores (Burgio *et al.*, 2005; Rijn *et al.*, 2005; Nóia *et al.*, 2008) y puede explicarse por su gran tamaño corporal y voracidad que implica un alto requerimiento alimenticio que puede ser aplacada por sus propios huevos.

El canibalismo en coccinélidos suele ser más común que la DIG (Agarwala, 1991; Agarwala y Dixon, 1992; Hemptinne *et al.*, 2000; Pettersson, 2012), siendo el canibalismo un mecanismo de regulación de competencia intraespecífica en tanto la DIG lo es de competencia interespecífica (Smith y Smith, 2007; Hodek y Evans, 2012). En este trabajo se observó también este patrón, con un canibalismo, sumando las tres especies, mayor que la DIG (69,16% versus 78,33%). Lo mismo ocurre a nivel de dos de las tres especies (*H. variegata*: 57,5% versus 75%; *H. axyridis*: 75% versus 85%), con la excepción de *E. chilensis*, donde tanto la DIG y el canibalismo ocurrieron en el 75% de los casos. En una comunidad, las especies pueden coexistir cuando la competencia intraespecífica es mayor para cada especie que la competencia interespecífica, esto es, cada especie se regula más a sí misma que a las otras especies de la comunidad (Smith y Smith, 2007; Hodek y Evans,

2012), de manera que este mayor canibalismo podría estar facilitando la coexistencia de estas especies de coccinélidos.

Tanto la DIG como el canibalismo pueden ser moduladas por la abundancia de presas extragremio (Lucas, 2005; Gardiner y Landis, 2007; Nóia *et al.*, 2008; Grez *et al.*, 2012). Así, ante escenarios de baja abundancia de presas extragremio la intensidad de DIG y canibalismo generalmente aumentan, y viceversa (Lucas y Brodeur, 2001; Lucas, 2005; Nóia *et al.*, 2008; Grez *et al.*, 2012; Hodek y Evans, 2012; Lucas, 2012). Por estas razones, en este trabajo se esperaba que la intensidad y magnitud de la DIG y del canibalismo fueran mayores en ausencia que en presencia de áfidos. Los resultados apoyan esta predicción sólo parcialmente dado que únicamente ocurrió en la DIG, medida tanto en intensidad como en magnitud, y no en el canibalismo. Además, en el caso de la intensidad de la DIG, el mayor consumo en ausencia de áfidos sólo se observó en *E. chilensis* depredando sobre huevos de *H. axyridis* (Fig. 4). En el caso de la DIG, en presencia de áfidos los coccinélidos preferirían consumir esa presa que huevos de otras especies que muchas veces están provistos de defensas químicas compuestas en su mayoría por alcaloides tóxicos ubicados en su cutícula (Rieder *et al.*, 2008; Hemptinne *et al.*, 2012). El consumo de estos huevos químicamente defendidos pueden resultar en consecuencias negativas para el depredador interespecífico. En el caso del canibalismo, la ausencia de diferencias de depredación de huevos en ausencia y presencia de áfidos sugiere que esta interacción, destinada a asegurar la nutrición de las larvas recientemente emergidas (Hodek y Evans, 2012), no depende de la abundancia de presas extragremio. Además, se sabe que las defensas químicas de los huevos tienen efectos limitados contra el canibalismo (Agarwala *et al.*, 1998; Hemptinne *et al.*, 2000; Pettersson, 2012)

Los experimentos de laboratorio son convenientes para controlar el efecto de una o unas pocas variables independientes o explicativas. Proporcionan las conclusiones más confiables de las relaciones causa-efecto. Sin embargo, el inconveniente de estos experimentos es que estas relaciones se ponen a prueba en entornos biológicamente poco realistas y muchas veces restringidos en el tiempo, tendiendo a utilizar una sola o pocas especies, en lugar de examinar la respuestas a múltiples variables, como es lo que ocurre en condiciones naturales (Samways *et al.*, 2010). Los resultados de esta memoria de título, si

bien ayudan a entender el rol de la identidad de las especies depredadoras y de la abundancia de las presas extragremio, no necesariamente refleja lo que puede ocurrir en el campo, con la acción de múltiples otras variables. Por ejemplo, la abundancia en el campo de las tres especies estudiadas varía considerablemente, siendo en alfalfaes *E. chilensis* mucho menos abundante (aprox. 0,4% del total) que *H. variegata* o *H. axyridis*, las que dominan en estos cultivos, con sobre el 70-80% de los individuos (Grez et al., 2016). Por ello, es muy posible que en el campo la probabilidad de encuentro entre *E. chilensis* y las otras dos especies sea muy baja. Sin embargo, una vez encontrada y depredada, ello puede representar un significativo efecto poblacional sobre esta especie escasa, en tanto en el sentido contrario (i.e., si *E. chilensis* depreda sobre alguna de las otras dos especies) no tendría una significancia poblacional importante. Esto refleja que el fenómeno puede ser mucho más complejo que lo que se observa en el laboratorio. Así, los resultados obtenidos en el laboratorio más bien sugieren la potencialidad de ejercer DIG y canibalismo, y no necesariamente lo que puede ocurrir en condiciones naturales. Ello indica que estudios como el realizado en esta memoria deberían repetirse en el campo, considerando la variabilidad natural tanto de especies depredadoras como de presas extragremio.

11. CONCLUSIONES

La DIG en las tres combinatorias de especies de coccinélidos fue simétrica y mutua, contrario a lo esperado.

La intensidad de la DIG no varió entre especies, sin embargo, la magnitud fue mayor en *H. axyridis* que en *H. variegata*, con *E. chilensis* mostrando valores intermedios. Por ello, es necesario medir la magnitud con la que ocurre la DIG para tener una idea más real del fenómeno.

La intensidad y la magnitud con la que los huevos fueron consumidos no variaron entre especies, lo que sugiere que en condiciones de laboratorio todos los huevos son igualmente depreciables.

La intensidad del canibalismo no difirió entre especies, sin embargo, la magnitud fue mayor en *H. axyridis* que en *H. variegata* y similar a *E. chilensis*.

El canibalismo en *H. axyridis* y *H. variegata*, las dos especies más abundantes en el campo, fue mayor que la DIG, lo que puede explicar su coexistencia.

La presencia o ausencia de presas extragremio afectó tanto la intensidad como la magnitud de la DIG pero no del canibalismo, lo que sugiere que es un importante factor para modular las interacciones interespecíficas y no las intraespecíficas.

Los resultados obtenidos en el laboratorio en DIG y canibalismo deben ser estudiados bajo condiciones naturales en el campo para tener una visión más realista del fenómeno.

12. BIBLIOGRAFÍA

ANDRADE, M. 2013. Depredación intragremio y canibalismo sobre huevos de un coccinéido nativo y uno exótico en alfalfa en Chile central. Tesis Magister en Ciencias Vegetales. Pontificia Universidad Católica de Chile, Fac. de Agronomía e Ingeniería Forestal. Santiago, Chile. 108 p.

AGARWALA, B. 1991. Why do ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) cannibalize?. *J Biosci.* 16:103-109.

AGARWALA, B.; BHATTACHARYA, S.; BARDHANROY. 1998. Who eats whose eggs? Intra- versus inter-specific interactions in starving ladybird beetles predaceous on aphids. *Ethol. Ecol. Evol.* 10: 361-368.

AGARWALA, B.; DIXON, A. 1992. Laboratory study of cannibalism and interspecific predation in ladybirds. *Ecol. Entomol.* 17: 303-309.

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

BURGIO, G., SANTI, F.; MAINI, S. 2005. Intra-guild predation and cannibalism between *Harmonia axyridis* and *Adalia bipunctata* adults and larvae: laboratory experiments. *Bull. Insectology* 58: 135-140.

CARBONELL, R.; SESMA, J. 2013. Confirmada la presencia de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) en la Península Ibérica – primeras citas para Cataluña e Islas Baleares (Coleoptera: Coccinellidae). *BV News* 16: 12-17.

FÉLIX, S.; SOARES, A. 2004. Intraguild predation between the aphidophagous ladybird beetles *Harmonia axyridis* and *Coccinella undecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) the role of body weight. *Eur. J. Entomol* 101: 237-242.

GARDINER, M.; LANDIS, D. 2007. Impact of intraguild predation by adult *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) on *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae) biological control in cage studies. *Biol. Control.* 40: 386-395.

GARDINER, M.; O'NEAL, M.; LANDIS, D. 2011. Intraguild predation and native lady beetle decline. PLoS ONE 6: e23576. doi:10.1371/journal.pone.0023576.

GREZ, A.; ZAVIEZO, T.; GONZÁLEZ, G.; ROTHMANN, S. 2010a. *Harmonia axyridis* in Chile: a new threat. Cien. Inv. Agr. 37(3): 145-149.

GREZ, A.; TORRES, C.; ZAVIEZO, T.; LAVANDERO, B.; RAMÍREZ, M. 2010b. Migration of coccinellids to alfalfa fields with varying adjacent vegetation in Central Chile. Cien. Inv. Agr 37: 111-121.

GREZ, A.; VIERA, B.; SOARES, A. 2012. Biotic interactions between *Eriopsis connexa* and *Hippodamia variegata*, a native and an exotic coccinellid species associated with alfalfa fields in Chile. Entomol. Exp. Appl. 142: 36-44.

GREZ, A.; RAND, T.; ZAVIEZO, T.; CASTILLO, F. 2013. Land use intensification differentially benefits alien over native predators in agricultural landscape mosaics. Diversity Distrib. 19: 749-759.

GREZ, A.; ZAVIEZO, T. 2015. *Harmonia axyridis* en Chile. [en línea]. <<http://www.chinita-arlequin.uchile.cl>> [consulta: 20-06-2015].

GREZ, A.; ZAVIEZO, T.; BARAHONA-SEGOVIA, R. 2015. Depredación de huevos de *Eriopsis chilensis*, *Harmonia axyridis* e *Hippodamia variegata* (Coleoptera: Coccinellidae) en alfalfa de Chile central. **In:** XXXVII Congreso Nacional de Entomología & II Congreso Sudamericano de Entomología, Facultad de Ciencias Agropecuarias y Forestales, Universidad de La Frontera, Temuco, Chile. 25 – 27 de Noviembre, 2015.

GREZ, A.; ZAVIEZO, T.; ROY, H.; BROWN, P.; BIZAMA, G. 2016. Rapid spread of *Harmonia axyridis* in Chile and its effects on local coccinellid biodiversity. Diversity Distrib. vol: 1- 13.

GONZÁLEZ, G. 2014. Lista actualizada de Coccinellidae de Chile. [en línea] <<http://www.coccinellidae.cl>> [consulta: 17-02-2016].

HEMPTINNE, J.; LOGNAY, G, GAUTHIER, C.; DIXON, A. 2000. Role of surface chemical signals in egg cannibalism and intraguild predation in ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae). *Chemoecology* 10: 123-128.

HEMPTINNE, J.; MAGRO, A.; SALADIN, C.; DIXON, A. 2012. Role of intraguild predation in aphidophagous guilds. *J. Applied Entomol.* 136: 161-170.

HODEK, I.; EVANS, E. 2012. Food relationships. **In:** Hodek, I.; van Emden, H.; Honek, A. *Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae)*. Blackwell Publishing Ltd. West Sussex, England, United Kingdom. pp: 141-274.

HOLLOWAY, G.; De JONG, P.; BRAKEFIELD, P.; De VOS, H. 1991. Chemical defence in ladybird beetles (Coccinellidae). I. Distribution of Coccinelline and individual variation in defence in 7-spot ladybirds (*Coccinella septempunctata*). *Chemoecology* 2: 7-14

KOCH, R.; BURKNESS, E.; BURKNESS, S.; HUTCHISON, W. 2004. Phytophagous preferences of the multicolored Asian Lady Beetle (Coleoptera: Coccinellidae) for Autumn-Ripening Fruit. *J. Econ. Entomol.* 97 (2): 539-544.

KOCH, R.; VENETTE, R.; HUTCHISON, W. 2006. Invasions by *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) in the Western Hemisphere: implications for South America. *Neotrop. Entomol.* 35: 421-434.

KONDO, T.; GONZÁLEZ, G. 2013. The multicolored asian lady beetle, *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae), a not so new invasive insect in Colombia and South America. *Insecta Mundi* 0283: 1-7.

LOMBAERT, E.; GUILLEMAUD, T.; LUNDGREN, J.; KOCH, R.; BENOIT, F.; GREZ, A.; LOOMANS, A.; MALAUSA, T.; NEDVED, O.; RHULE, E.; STAVERLOKK, A.; STEENBERG, T.; ESTOUP, A. 2014. Complementarity of statistical treatments to reconstruct worldwide routes of invasion: the case of the Asian ladybird *Harmonia axyridis*. *Mol. Ecol.* 23 (24): 5979-5997.

LUCAS, E. 2005. Intraguild predation among aphidophagous predators. *Eur. J. Entomol.* 102: 351-364.

LUCAS, E. 2012. Intraguild Interactions. **In:** Hodek, I.; van Emden, H.; Honek, A. Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae). Blackwell Publishing Ltd. West Sussex, England, United Kingdom. pp: 343-374.

LUCAS, E.; BRODEUR, J. 2001. A fox in a sheep-clothing: dilution effect for a furtive predator living inside prey aggregation. *Ecology* 82: 3246-3250.

MICHAUD, J. 2002. Invasion of the Florida citrus ecosystem by *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) and asymmetric competition with a native species, *Cycloneda sanguinea*. *Environ. Entomol.* 31 (5): 827-835.

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

NÓIA, M.; BORGES, I.; SOARES, A. 2008. Intraguild predation between the aphidophagous ladybird beetles *Harmonia axyridis* and *Coccinella undecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae): the role of intra and extraguild prey densities. *Biological Control* 46 (2): 140-146.

PANIGAJ, L.; ZACH, P.; HONEK, A.; NEDVED, O.; KULFAN, J.; MARTINVOVA, Z.; SELYEMOVÁ, D.; VIGLASOVA, S.; ROY, H. 2014. The invasion history, distribution and colour pattern forms of the harlequin ladybird beetle *Harmonia axyridis* (Pall.) (Coleoptera, Coccinellidae) in Slovakia, Central Europe. *Zookeys* 412: 89-112.

PETTERSSON, J. 2012. Coccinellids and semiochemicals. **In:** Hodek, I.; van Emden, H.; Honek, A. Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae). Blackwell Publishing Ltd. West Sussex, England, United Kingdom. pp: 444-464.

PICKERING, G.; KER, K.; SOLEAS, G. 2007. Determination of the critical stages of processing and tolerance limits for *Harmonia axyridis* for 'ladybug taint' in wine. *Vitis* 46: 85-90.

RIEDER, J.; NEWBOLD, T.; SATO, S.; YASUDA, H.; EVANS, E. 2008. Intra-guild predation and variation in egg defence between sympatric and allopatric populations of two species of ladybird beetles. *Ecol. Entomol.* 33: 53-58.

RIVERA, N. 2015. Abundancia y diversidad de coccinélidos (Coleoptera: Coccinellidae) presentes en primavera en coberturas del paisaje agrícola de la zona sur-poniente de la Región Metropolitana: relación con la abundancia de la especie de coccinélido invasor, *Harmonia axyridis*. Memoria Título Médico Veterinario. Santiago, Chile. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias. 43 p.

RIJN, P.; BURGIO, G.; THOMAS, M. 2005. Impact of intraspecific and intraguild predation on predator invasion and coexistence: can exotic ladybeetles displace native species? **In:** Second International Symposium on Biological Control of Arthropods. Davos, Suiza. 12-16 de septiembre, 2005. pp: 38-47.

RONDONI, G.; ATHEY, K.; HARWOOD, J.; CONTI, E.; RICCI, C.; OBRYCKI, J. 2014. Development and application of molecular gut-content analysis to detect aphid and coccinellid predation by *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in Italy. 22: 719–730.

ROY, H.; ADRIAENS, T.; ISAAC, N.; KENIS, M.; ONKELINX, T.; SAN MARTIN, G.; BROWN, P.; HAUTIER, L.; POLAND, R.; ROY, D.; COMONT, R.; ESCHEN, R.; FROST, R.; ZINDEL, R.; VAN VLAENDEREN, J.; NEDVED, O.; PETER, H.; GREGOIRE, J.; DE BISEAU, J.; MAES, D. 2012. Invasive alien predator causes rapid declines of native European ladybirds. *Diversity Distrib.* 18: 717-725.

SAINI, E. 2004. Presencia de *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) en la provincia de Buenos Aires. Aspectos biológicos y morfológicos. *RIA* 33: 151-160.

SAMWAYS, M.; McGEOCH, M.; NEW, T. 2010. *Insect Conservation: A handbook of approaches and methods (Techniques in Ecology & Conservation)*. Oxford University Press Inc. New York, USA. 432 p.

SMITH, C.; GARDINER, M. 2013 Biodiversity loss following the introduction of exotic competitors: Does intraguild predation explain the decline of native lady beetles? *PLoS ONE* 8: e84448. doi:10.1371/journal.pone.0084448

SMITH, T.M.; SMITH, R.L. 2007. *Ecología*. Sexta edición. Pearson Educación S.A. Madrid, España. 776 p.

STAVERLOKK, A.; SAETHRE, M.; HAGVAR, E. 2007. A review of the biology of the invasive harlequin ladybird *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera, Coccinellidae). Norw. J. Entomol. 54: 97-104.

VANDEREYCKEN, A.; DURIEUX, D.; JOIE, E.; SLOGGETT, J.; HAUBRUGE, E.; VERHEGGEN, F. 2013. Is the multicolored Asian ladybeetle, *Harmonia axyridis*, the most abundant natural enemy to aphids in agroecosystems? J Insect Sci 13:158. [en línea] <<http://www.insectscience.org/13.158>> [consulta: 22-02-2015]

WARE, R.; YGUEL, B.; MAJERUS, M. 2009. Effects of competition, cannibalism and intra-guild predation on larval development of the European coccinellid *Adalia bipunctata* and the invasive species *Harmonia axyridis*. Ecol. Entomol. 34: 12-19.

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