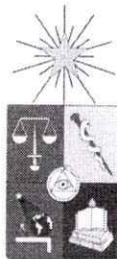


UCH-FC
MAG-B
B224
C-2



Impacto del incremento de la temperatura ambiental sobre la
desempeño metabólico y adecuación biológica en especies de
coccinélidos exóticos y nativos

Tesis entregada

En cumplimiento parcial de los requisitos para
obtener el grado académico de:

MAGISTER EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

por

Rodrigo Moisés Barahona-Segovia^{1,2}



¹ Laboratorio de Ecología de Ambientes Fragmentados (LEAF), Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias, Universidad de Chile.

² Departamento de Ecología, LINC-Global, CAPES, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago
6513677, Chile.

Universidad de Chile

Noviembre 2014

Directora de tesis: Audrey A. Grez Villarroel

Co-director de tesis: Francisco Bozinovic Kuscevic

INFORME DE APROBACIÓN

TESIS DE MAGÍSTER

Se informa a la escuela de postgrado de la Facultad de Ciencias que la tesis de Magister presentada por el candidato:

RODRIGO MOISÉS BARAHONA SEGOVIA

Ha sido aprobado por la comisión de Evaluación de tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de defensa de tesis rendido el día 12 de Septiembre de 2014.

Director de Tesis:

Mg. Audrey Grez Villarroel

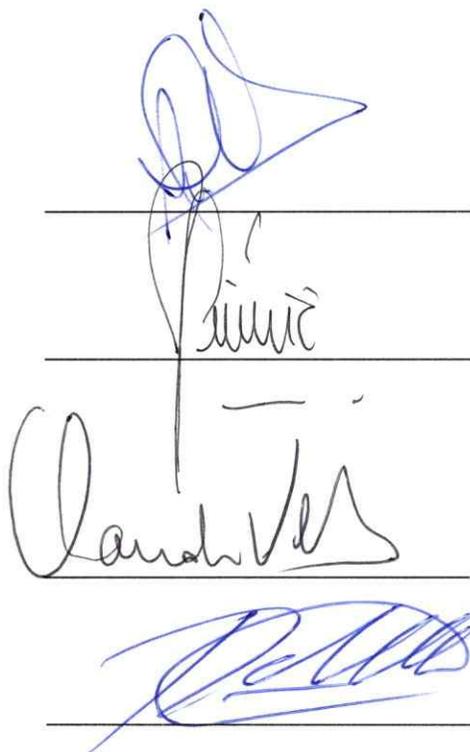
Co-Director de Tesis:

Dr. Francisco Bozinovic Kuscevic

Comisión de evaluación de la Tesis

Dr. Claudio Veloso

Dr. Pablo Sabat



1

1

1

1

1

Cuando el amor se olvida. ¿Sabes tú adonde va?... Algún día la biología y la Neurociencia dará respuesta a la pregunta que plantea la XXXVIII del genial poeta

Neruda.

BIOGRAFÍA



Soy biólogo marino de la Universidad Católica de la Ssma. Concepción y mantengo un amor incondicional por los insectos. Soy miembro de la Red Chilena de Entomología de la Conservación (RECEC). Trabajo como académico en la Universidad Iberoamericana y actualmente me dedico a estudiar aspectos relacionados con la conservación biológica especialmente en insectos e invertebrados en general, a fin de comprender los aspectos que afectan su sobrevivencia. Este trabajo, que representa el fin de una etapa, refleja tal preocupación. En los años venideros, espero dar mi mejor esfuerzo en pro de la conservación biológica de los invertebrados en Chile, la sustentabilidad ambiental y en la formación de los futuros profesionales que este país merece y necesita.

Agradecimientos

Agradezco enormemente a quienes fueron mis tutores: Audrey Grez Villarroel y Francisco Bozinovic Kuscevic, quienes me dieron su confianza y libertad para poder trabajar con ellos y que me aconsejaron en todo momento. A mis revisores, doctores Pablo Sabat y Claudio Veloso, por sus valiosas sugerencias y por hacerse el tiempo para revisar rápidamente mi trabajo

A mis compañeros del Laboratorio de Ecología de Ambientes Fragmentados de la Universidad de Chile, especialmente a Elizabeth Gazzano por todo su apoyo logístico en la captura y crianza de áfidos y coccinélidos; a Andrés Fierro por ser un compañero y amigo excepcional en todo momento y Constanza Rodríguez, quién siempre fue un mástil para subirme el ánimo.

A mis compañeros del laboratorio de Fisiología Ecológica y Evolutiva de la Pontificia Universidad Católica de Chile por su apoyo: en especial al "Cote" Rojas, quién siempre tuvo una palabra y tiempo ante mis preguntas más evidentes para él; a Francisca Boher por sus consejos; A Sebastian "Oveja" Martel, Grisel Caviedes, "Cotín" Orellana, Daniel Bastías, Simón Castillo, Tamara Catalán, Sabrina Clavijo y Matías Barceló por su ayuda y colaboración en distintos aspectos.

En lo personal, a mi familia: madre y abuela quienes me criaron; a quienes fueron mi familia secundaria por 4 largos años: los Hermosilla Campos; mis compañeros de la Universidad Iberoamericana y a mis amigas, incondicionales que siempre han estado conmigo: Pame, Marjorie, Vale, "Flaquita" y Ale Gallardo. A los nuevos y hermosos seres que he conocido: Meyling, Azucena, "Atolondrita", Javier Simonetti, Negra, Camy Véliz, Caro Flores, Mara, Nady Chan, a la gente del

laboratorio de Conservación biológica, a mis estudiantes que siempre me desean el bien y a todos los que me quieren un poquito.

Esta tesis fue financiada por los proyectos FONDECYT 1100159 y 1140662.

Índice

Leyenda de figuras.....	1
Leyenda de tablas.....	2
Lista de abreviaturas.....	3
Resumen.....	4
Abstract.....	5
Introducción.....	6
Hipótesis.....	13
Objetivos	14
Materiales y métodos.....	16
Resultados.....	22
Discusión.....	32
Bibliografía.....	39

Leyendas de Figuras

Figura 1: Vista general de las especies en estudio: a) *Harmonia axyridis*; b) *Hippodamia variegata* y c) *Eriopis chilensis*. Las imágenes no están a escala. Tomado de González (2006).

Figura 2: Fecundidad promedio (± 1 e.e.) de las tres especies de coccinélidos evaluadas, corregida por tamaño corporal. Letras iguales sobre las barras representan grupos homogéneos ($p > 0,05$).

Figura 3: Tiempo de enderezamiento (RoS) promedio (± 1 e.e.) para adultos de las tres especies de coccinélidos criados desde huevos a diferentes temperaturas estandarizado por tamaño corporal. Letras iguales sobre las barras representan grupos homogéneos ($p > 0,05$).

Figura 4: Velocidad de desplazamiento promedio (± 1 e.e.) de las tres especies de coccinélidos sometidas a diferentes temperaturas, estandarizada por tamaño corporal. Letras iguales sobre las barras representan grupos homogéneos (Tukey, $p > 0,05$).

Figura 5: Preferencias térmicas en un gradiente de temperatura ambiental ($^{\circ}\text{C}$) en las diferentes especies de coccinélidos estudiadas.

Leyendas de Tablas

Tabla 1: Resultados principales del análisis de varianza para los diferentes rasgos fisiológicos y de adecuación biológica de las tres especies de coccinélidos, estandarizados por tamaño corporal.

Tabla 2: Días de desarrollo promedio \pm e.e. y análisis de varianza para cada estado del desarrollo (L1, L2, L3, L4, Pre-Pupa y Pupa) de las tres especies de coccinélidos, estandarizados por tamaño corporal.

Tabla 3: Mortalidad porcentual (%) y mortalidad total promedio (\pm e.e.) de cada estado del ciclo de vida de las tres especies de coccinélidos a distintas temperaturas, y análisis de varianza para cada estado del desarrollo, corregido por tamaño corporal.

Tabla 4: Temperaturas en las que las diferentes especies de coccinélidos se ven beneficiadas en los diferentes rasgos de adecuación biológica y desempeño metabólico. ★ No hay tendencia en la temperatura preferencial. L1, L2, L3 y L4 representan los cuatro estados larvales de las tres especies.

Listado de Abreviaturas

1. ANDEVA = Análisis de varianza.
2. B_{Ha} = Índice de amplitud de nicho de Levin para *Harmonia axyridis*.
3. B_{Hv} = Índice de amplitud de nicho de Levin para *Hippodamia variegata*.
4. B_{Ec} = Índice de amplitud de nicho de Levin para *Eriopis chilensis*.
5. Ba_{Ha} = Corrección de Coldwell & Futuyma para *Harmonia axyridis*.
6. Ba_{Hv} = Corrección de Coldwell & Futuyma para *Hippodamia variegata*.
7. Ba_{Ec} = Corrección de Coldwell & Futuyma para *Eriopis chilensis*.
8. F2 = Generación filial 2 de coccinélidos.
9. G1 = Grupo experimental 1.
10. G2 = Grupo experimental 2.
11. MST = Margen de seguridad térmica.
12. O_{Ha-Hv} = Índice de sobreposición de nicho de Pianka entre *Harmonia axyridis* y *Hippodamia variegata*.
13. O_{Hv-Ec} = Índice de sobreposición de nicho de Pianka entre *Hippodamia variegata* y *Eriopis chilensis*.
14. O_{Ec-Ha} = Índice de sobreposición de nicho de Pianka entre *Eriopis chilensis* y *Harmonia axyridis*.
15. P_0 = Punto de liberación.
16. RoS = Roll-over speed o tiempo de enderezamiento.
17. T_a = Temperatura ambiental.
18. T_b = Temperatura corporal.

RESUMEN

El calentamiento global y las especies invasoras son dos de los factores más importantes que amenazan la biodiversidad. No obstante, poca es la información relacionada en cómo el calentamiento global influenciaría a los parámetros relevantes de historia de vida en especies exóticas invasoras y nativas. En este trabajo se evaluaron rasgos fisiológicos y de adecuación biológica ante incrementos de temperatura para dos especies de coccinélidos exóticos (*Harmonia axyridis* e *Hippodamia variegata*) y una especie nativa (*Eriopis chilensis*), poniendo a prueba la hipótesis de euritermalidad de especies invasoras. Huevos de todas las especies fueron expuestos a cuatro tratamientos de temperaturas (20, 24, 30 y 33°C). En los adultos obtenidos en la F2 se midió la fecundidad, la actividad locomotora (tiempo de enderezamiento o RoS y velocidad de desplazamiento), el tiempo de desarrollo total y por estado del ciclo y la mortalidad. Los huevos a 33°C no sobrevivieron, por lo que se prosiguió con las otras tres temperaturas. Encontramos que *H. axyridis*, en general, posee desempeños mayores a bajas temperaturas (i.e. 20°C), para todos los rasgos evaluados, mientras que los desempeños de *H. variegata* y *E. chilensis* no varían con la temperatura o incrementan a temperaturas de 30°C, rechazando la hipótesis de euritermalidad para especies invasoras. Este trabajo integra por primera vez diversos rasgos relevantes para la persistencia de especies exóticas y nativas en el tiempo y espacio, bajo condiciones de calentamiento global.

Palabras claves: adecuación biológica, desempeño locomotor, *Eriopis chilensis*, *Harmonia axyridis*, *Hippodamia variegata*, Chile central.

ABSTRACT

Global warming and biological invasions are among the most important threats to biodiversity. Nonetheless, few information exists about how these factors influence relevant life-history parameters of invasive and native species. In this paper, we evaluated the effects of temperature on physiological and fitness traits of two exotics (*Harmonia axyridis* and *Hippodamia variegata*) and one native species (*Eriopis chilensis*) of coccinellids, testing the hypothesis of euritermality in invasive species. Eggs of all species were exposed to four temperature treatments (20, 24, 30 y 33°C). In the adults obtained at F2 we measured: fecundity, locomotor performance (*RoS* and displacement velocity), total development time and per life stages, and mortality. Eggs at 33°C did not survive, therefore we proceeded with the other three temperatures. We found that *H. axyridis* in general, had a higher performance at low temperatures (i.e. 20°C), for all traits evaluated, while *H. variegata* and *E. chilensis* performance did not change with temperature or had a better performance at 30° C, opposed to what is proposed by the euritermality hypothesis for invasive species. This paper integrates for the first time relevant information of several species traits relevant for the persistence of exotic and native species in time and space, under global warming conditions.

Key words: Fitness, locomotor performance, *Eriopis chilensis*, *Harmonia axyridis*, *Hippodamia variegata*, central Chile,

INTRODUCCIÓN

El calentamiento global, como componente central del cambio climático, es uno de los principales moduladores de los cambios en biodiversidad a escala global y local (Sala *et al.* 2000, McCarty 2001, Chapin III *et al.* 2006, Parmesan 2006, IPCC 2007). Las consecuencias actuales y potenciales de este cambio han sido analizadas en diferentes organismos, en diferentes ambientes y a diferentes escalas ecológicas (Chown *et al.* 2010, Gilman *et al.* 2010, Bellard *et al.* 2012).

Bajo los diferentes escenarios de incremento de la temperatura, se espera que muchos organismos sufran cambios en su distribución (Beaumont & Hughes 2002), experimenten extinción local (Thomas *et al.* 2004) o se adapten a los cambios fenológicos producidos por este fenómeno (Chown *et al.* 2010, Bellard *et al.* 2012), como resultado de alteraciones en su adecuación biológica y dinámicas poblacionales (Byers 2000, Whitnet-Johnson *et al.* 2005, Dahlhoff *et al.* 2008, Kinsolver & Huey 2008, Huey & Berrigan 2008, Estay *et al.* 2010, Joubert & Bijlsma 2010). De esta forma, la vulnerabilidad de una especie al incremento de la temperatura depende de su sensibilidad a los cambios ambientales (e.g. aumentos de temperatura), tiempo de exposición al cambio ambiental, su habilidad de recuperarse a las perturbaciones ambientales y su adaptación al cambio en el tiempo (Williams *et al.* 2008, Huey *et al.* 2012).

Algunos de estos organismos pueden mantener su desempeño biológico a través de cambios en las respuestas fisiológicas y conductuales (Bozinovic *et al.* 2011, Huey *et al.* 2012). La capacidad de la respuesta es importante dado que permite (o limita) las capacidades de un organismo a las condiciones físicas del hábitat (Pidcock 2010, Hoffman & Todgham 2010, Seebacher & Franklin 2011).

Algunas de estas respuestas, por ejemplo, se basan en el aumento de la concentración de proteínas de shock térmico (Colson-Proch *et al.* 2010, Somero 2011, Zerebecki & Sorte 2011), proporcionando mecanismos fisiológicos celulares y genéticos explícitos de adaptación a incrementos térmicos. Otras respuestas fisiológicas, como el desempeño locomotor de los organismos, han sido consideradas como una medida de desempeño fisiológico (Lutterschmidt & Hutchinson 1997).

La habilidad de los organismos de poder escapar del cambio climático se asocia a mecanismos que pueden traer compromisos con algunos rasgos de historia de vida (Feder *et al.* 2010). Así, Herred & Bonneaud (2012) muestran que la temperatura puede afectar diferencialmente el tiempo de salto, la velocidad y la aceleración de natación de machos y hembras de *Xenopus tropicalis*, donde los machos fueron significativamente más rápidos en saltar que las hembras, lo cual podría afectar el encuentro de ambos sexos para el apareamiento.

Conductualmente, los ectotermos despliegan una serie de respuestas que podrían ser utilizadas para controlar su temperatura corporal (T_b) frente a incrementos de temperatura, como la regulación de la actividad, la postura del organismo y el abandono de los sitios de radiación (Huey *et al.* 2012). La variación de la T_b en ectotermos especialistas (e.g. insectos tropicales), producto de los incrementos de temperatura en su hábitat, podría generar fuertes impactos en la adecuación biológica de estas especies, excediendo la temperatura óptima de funcionamiento, acercándose de esta forma a la temperatura del hábitat y sus límites de tolerancia térmica, disminuyendo su margen de seguridad térmica (MST; Wilson *et al.* 2000, Navas *et al.* 2008, Deutsch *et al.* 2008). En especies de climas

templados, los incrementos de temperatura pueden favorecer la adecuación biológica, dado a que el margen de MST es mayor, generando que su T_b sea óptima, aun cuando exista estrés causado por la variación térmica (Martin & Huey 2008). Sin embargo, los costos y limitaciones asociados a la termorregulación pueden causar respuestas de evasión y hacer que ciertos organismos eviten las temperaturas extremas (Huey *et al.* 1999) y así, modifiquen su distribución (Chown *et al.* 2010).

El cambio climático, en especial el calentamiento global, puede propiciar invasiones biológicas y crear severos impactos en la biota nativa y los servicios ecosistémicos (Vitousek *et al.* 1997, Dukes & Mooney 1999, Pejchar & Mooney 2009, Dukes 2011). Ejemplo de ello es la hormiga invasora *Linepithema humile*, la cual es capaz de forrajear en menor tiempo y a las horas de mayor calor en comparación con las especies de hormigas nativas (Human & Gordon 1996). También, la polilla invasora *Thaumetopoea pityocampa* (Battisi *et al.* 2005, 2006) ha cambiado progresivamente su rango geográfico latitudinal y altitudinal debido al incremento en la temperatura invernal en Europa. A pesar de que varios autores proponen efectos negativos entre ambas amenazas (Dukes & Money 1999, Hellman *et al.* 2008), se sabe muy poco sobre los mecanismos que actúan sobre esta suposición. Zerebecki & Sorte (2011) propusieron, para especies marinas, la Hipótesis de Euritermalidad de especies invasoras que relaciona su fisiología térmica, biología y el cambio climático. Esta hipótesis propone que las especies invasoras poseen una mayor tolerancia térmica que las especies nativas, lo que conlleva a que un aumento de la temperatura por calentamiento global posea, probablemente, un impacto más negativo en las especies nativas. Este es el

ejemplo del anfibio *Rhinella marina*, especie nativa de zonas templadas e introducido a Australia, donde se ha transformado en una especie invasora (Kearney *et al.* 2008, Seebacher & Franklin 2011). Su actividad de movimiento no se ve limitada por la temperatura, ya que la actividad mitocondrial que genera el suministro de ATP a los músculos no se altera con altas temperaturas (Seebacher & Franklin 2011), lo que se suma a la plasticidad en la tolerancia térmica (Kolbe *et al.* 2010), lo que podría determinar el éxito de esta especie.

La información disponible sobre los incrementos de temperatura que se pronostican para Chile bajo condiciones de cambio climático es escasa. Se ha pronosticado que para el 2050, los cambios en la temperatura continental, en particular la faja que comprende Chile central (31°S-37°S), oscilarían entre 2 y 4 °C, con excepciones en las zonas cordilleranas (Fuenzalida *et al.* 2007). No obstante, otros autores han indicado, que a altas latitudes, estos incrementos oscilarían entre los 2 y 3°C en escenarios de alta emisión de gases de efecto invernadero (Cabré *et al.* 2010).

En Chile central, coexisten diferentes especies de coccinélidos (Coleoptera: Coccinellidae) nativos y exóticos, predominando las especies exóticas *Harmonia axyridis* (Pallas) e *Hippodamia variegata* (Goeze), y la especie nativa *Eriopis chilensis* (Germar) (Fig. 1). *Harmonia axyridis*, comúnmente conocida como chinita arlequín o multicolorada, es originaria del noreste de Asia, y en las últimas dos décadas ha sido introducida a varios países en Norteamérica, Sudamérica y Europa como control biológico de áfidos y otros insectos (Gerding & Norambuena 1991, Koch 2003, Saini 2004, Koch *et al.* 2006). Luego de su introducción, esta especie expandió rápidamente su rango geográfico (Poutsma *et al.* 2008, Michaud

2012), considerándose hoy en día uno de los coccinélidos exóticos invasores de mayor riesgo ambiental, no solamente por su exitosa capacidad invasora, sino también por crear impactos negativos en otros artrópodos, incluyendo especies nativas (Elliot *et al.* 1996, Brown & Miller 1998, Michaud 2002, Koch 2003, Brown *et al.* 2011) por la invasión domiciliaria durante la hibernación, y por la agregación en diferentes cultivos (van Lenteren *et al.* 2003, Koch *et al.* 2006, Roy & Wajnberg 2008, Osawa 2011, Michaud 2012). Las poblaciones de esta especie viven en diferentes tipos de hábitat, naturales, semi-naturales, agrícolas y urbanos, lo que ejemplifica su grado de flexibilidad (Koch 2003, Evans *et al.* 2011, Michaud 2012). De hecho, la plasticidad fenotípica de *H. axyridis* ha sido postulada como uno de los mecanismos que explican el gran éxito invasor de esta especie y la habilidad para adaptarse a amplios rangos de temperatura (Poutsma *et al.* 2008). En Chile central, poblaciones silvestres de *H. axyridis* fueron registradas por primera vez en 2008 en Pirque, al sur de Santiago (Grez *et al.* 2010), y hoy ya se les encuentra desde Ovalle (327 km al norte de Santiago), en zonas de altura por sobre 3000 m.s.n.m. (A. Lüer, M. Ramírez, com. pers.) hasta la Ciudad de Valdivia, región de Los Ríos (www.chinita-arlequin.uchile.cl). Modelos de distribución de esta especie, basados en parámetros de Bioclim (Hijmans *et al.* 2005), predicen que *H. axyridis* podría expandirse en Chile aún más allá de su distribución actual (Poutsma *et al.* 2008, Bidinger *et al.* 2012).

Hippodamia variegata (Goeze) es originaria de la zona paleártica (Gordon 1987) y se introdujo al país en la década de 1970 desde Sudáfrica, también para control biológico de áfidos (Zúñiga *et al.* 1986). Se ha documentado que esta especie posee una amplia distribución en Europa (Kontodimas & Stathas 2005),

Norteamérica (Gordon 1987), Medio Oriente (Hamedi & Moharrampour 2013) y África (Mandour 2013), y que sus poblaciones son capaces de explotar diferentes tipos de hábitats, como cultivos de tabaco, algodón, cereales y frutales (Yang *et al.* 1997). A pesar de que la ecología y biología de esta especie ha sido documentada, los trabajos relacionados a interacciones biológicas y con el medio circundante son escasos (Wu *et al.* 2010, Mandour 2013). No obstante, como es un organismo efectivo en el control biológico, sus parámetros de historia de vida como la fecundidad (Kontodimas & Stathas 2005, Bertolaccini *et al.* 2008, Sarhan *et al.* 2011), los efectos de la alimentación en el crecimiento, reproducción y/o sobrevivencia (Bertolaccini *et al.* 2008, Wu *et al.* 2010, Jafari 2011, Dehkordi & Sahragard 2013) y estudios comparativos en tablas de vida (Golizadeh & Jafari-Beni 2012) son bien conocidos. En cuanto a la relación de *H. variegata* con otros coccinélidos nativos chilenos, Molina-Montenegro *et al.* (2009) encontraron que ante ciertas variables del hábitat, *H. variegata* es capaz de desplazar espacialmente a *E. chilensis*, generando en esta última una disminución de su abundancia. Estos resultados, en parte son confirmados por Grez *et al.* (2012) quienes proponen que la abundancia de *E. chilensis* en Chile ha ido disminuyendo paulatinamente luego de la introducción de *H. variegata*.

Eriopsis chilensis es una especie nativa del cono sur de Sudamérica, que está ampliamente distribuida en Chile, desde Atacama a Puerto Montt, incluyendo Isla de Pascua, y es considerada la especie de coccinélido nativo más abundante (González 2006). Los principales aportes biológicos provienen de los bioensayos con pesticidas y el efecto en la sobrevivencia de los huevos o estados larvales (Martos *et al.* 1992, Fogel 2012). Su ciclo de vida ha sido descrito por diferentes

autores (Etchégaray & Barrios 1979, Gyenge *et al.* 1998, Yoon 2013), dando a entender que parte del desarrollo de esta especie depende del tipo de alimento. Es una especie comúnmente utilizada como agente de control biológico de áfidos y su dinámica poblacional ha sido observada ante cambios en la disponibilidad de recursos, pérdida y fragmentación del hábitat (Grez 1997, Grez *et al.* 2004, Grez *et al.* 2005, Grez *et al.* 2012).

Dado el origen de las especies aquí evaluadas, las especies exóticas podrían responder diferente que la especie nativa a los incrementos de temperaturas que podrían generarse por el calentamiento global. En esta tesis se evaluó el efecto del incremento en la temperatura que probablemente ocurrirá en un escenario de calentamiento global, sobre parámetros de historia de vida (i.e., fecundidad, tiempo de desarrollo y mortalidad) y el desempeño fisiológico (desempeño locomotor) de estas tres especies de coccinélidos comunes en Chile central.

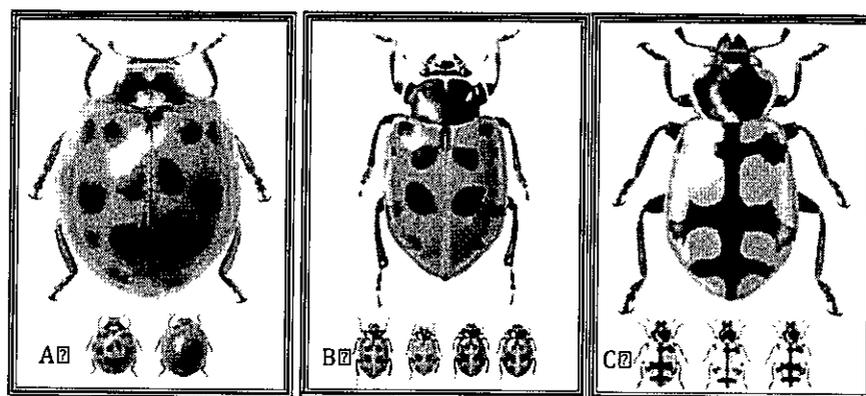


Figura 1: Vista general de las especies en estudio: a) *Harmonia axyridis*; b) *Hippodamia variegata* y c) *Eriopis chilensis*. La imágenes no están a escala. Tomado de González (2006).

Hipótesis

De cara a los cambios en la temperatura ambiental, las especies de coccinélidos exóticos invasores debiesen tener desempeños fisiológicos euritérmicos y desempeños de historia de vida mayores, mientras que en las especies nativas los desempeños fisiológicos serían estenotérmicos y los parámetros de historia de vida menores. En este contexto predecimos que, bajo condiciones de incremento de la temperatura:

1. Los parámetros de historia de vida, como la fecundidad de las especies exóticas (i.e. la cantidad de huevos luego de la postura) será mayor que la fecundidad de especies nativas. Además, la mortalidad de los diferentes estados del ciclo de vida de las especies exóticas y los tiempos de desarrollo serán menor que en las especies nativas.
2. Tanto la velocidad de desplazamiento como el tiempo de enderezamiento en las especies invasoras será menor que estos mismos rasgos para las especies nativas.
3. Las preferencias térmicas de las especies invasoras serán más amplias que aquellos nichos asociados a especies nativas.

Objetivos

General

Estudiar los desempeños fisiológicos locomotores y los parámetros de historia de vida en especies de coccinélidos exóticos invasores y nativos, ante cambios en la temperatura ambiente.

Específicos

1. Comparar los efectos de la temperatura, simulando condiciones promedio de cambio de temperatura, sobre la mortalidad, la fecundidad y el tiempo de desarrollo de los estados larvales.
2. Comparar los efectos de la temperatura, simulando condiciones promedio de cambio de temperatura, sobre el desempeño locomotor de coccinélidos nativos y exóticos.
3. Caracterizar y comparar las preferencias térmicas de las tres especies de Coccinélidos, usando un gradiente térmico para determinar las temperaturas de preferencia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Obtención y mantención de los organismos

Adultos de las tres especies fueron colectados en alfalfa de Calera de Tango y Pirque y mantenidos en cajas de acrílico (60 x 50 x 50 cm) a una temperatura estable de $24^{\circ}\text{C} \pm 1$. Los coccinélidos fueron alimentados sin régimen especial de dieta o proporción, de forma periódica con áfidos (Hemiptera: Aphididae) de las especies *Acyrtosiphon pisum* y *Aphis craccivora*. Los pulgones fueron criados en plantas de *Vicia faba* (haba) y fueron aclimatados a $24^{\circ}\text{C} \pm 1$ en una cámara climática acondicionada con termostato y fotoperiodo de 16D:8N.

Diseño experimental

Con el propósito de eliminar cualquier efecto no deseado de individuos adultos traídos directamente desde el campo, como edad, el tipo o cantidad de alimentación, aclimatación, carga parasitaria u otro, se trabajó con la F2.

Para cada especie de coccinélido evaluada, se formaron dos grupos, denominados G1 y G2, cada uno sometido a tratamientos diferentes (ver más adelante). Cada grupo estuvo compuesto por cinco parejas dispuestas en cápsulas Petri o hembras evidentemente grávidas. En cada cápsula (3,5 cm de diámetro x 0,5 cm de altura), debidamente identificada, se dejó que las hembras depositasen sus huevos durante 3 a 5 días. Los insectos fueron alimentados *ad libitum* con áfidos para evitar el canibalismo de los huevos. Posteriormente, los

huevos de todos los grupos experimentales fueron sometidos a diferentes tratamientos de temperatura fijas. Estas temperaturas fueron: 20°C, 24°C, 30°C y 33°C y se mantuvieron hasta que emergieron los adultos (F2). Todos los tratamientos se realizaron en cámaras de aclimatación con foto constante de L:D = 12:12 y una humedad relativa del 70%.

G1: Fecundidad y actividad locomotora

Fecundidad: la fecundidad en este trabajo fue definida como la cantidad de huevos ovipositados luego de 14 días post eclosión de los adultos. Este período de tiempo fue utilizado para que las hembras alcanzaran la madurez sexual (entendida como el primer apareo) siguiendo el protocolo establecido por Yoon (2013). Luego de la emergencia de los adultos sometidos a las distintas temperaturas experimentales, estos fueron separados en cinco parejas en cápsula Petri de mayores dimensiones (9 cm de diámetro x 1 cm de alto), manteniéndolos en la respectiva temperatura. Luego del apareo, se esperó por 5 días que la hembra ovipositará. Específicamente, para cada pareja se anotó el día de oviposición y la cantidad de huevos totales dejados por cada hembra. Luego de la ovipostura, los adultos fueron separados de los huevos para evitar el canibalismo.

Actividad locomotora: Los adultos que sobrevivieron la primera etapa del experimento fueron sometidos a 2 pruebas distintas de desempeño locomotor siguiendo un protocolo similar al de Castañeda *et al.* (2004) y Folguera *et al.* (2009). Primero, se midió el tiempo de enderezamiento o *roll-over speed* (RoS), definida como el tiempo en que un organismo vuelve a su posición normal

después de ser colocado en posición invertida. Un número de 20 individuos fueron colocados en posición invertida en una superficie lisa y con un cronómetro se tomó el tiempo que se demoró cada individuo en volver a su posición normal bajo temperatura control (i.e. 24°C), luego de ser sometidos a las temperaturas de tratamiento, con el objeto de observar el efecto de esta última. El tiempo máximo de observación fue de 10 minutos.

Adicionalmente, para evaluar la actividad locomotora, se midió la velocidad de desplazamiento en tierra (i.e. distancia/tiempo en seg.), en un tiempo de máxima observación de 10 minutos desde un punto determinado de liberación (P_0) a temperatura control (i.e. 24°C), post tratamiento. Para ello, se utilizó una arena experimental con superficie lisa, en la cual se insertó una lámina de mica de 10 cm de alto y que estaba distribuida alrededor de P_0 con un radio estandarizado de 30 cm desde este punto, donde se evaluó, cuanto se demoró individualmente cada organismo en recorrer esta distancia estandar y se obtuvo la velocidad individual para cada especie de coccinélido.

G2: Duración de las etapas del ciclo de vida y mortalidad.

El grupo G2 fue ocupado para estimar el tiempo de desarrollo de las diferentes etapas del ciclo de vida de las tres especies de coccinélidos en diferentes escenarios de temperatura y la mortalidad. Posterior a la eclosión, las larvas fueron separadas de aquellos huevos no eclosionados y ubicadas individualmente en una cápsula Petri (de 3,5 cm de diámetro x 0,5 de altura) con espuma interna para evitar su fuga, mantenidas a las diferentes condiciones de temperatura mencionadas anteriormente. Se midió el tiempo de desarrollo para alcanzar las

etapas larvales (I-IV), pre-pupal, pupal y adulto, medido como días en que permanece el organismo en un estado determinado de su ciclo de vida. La verificación de cambio de estado larval se llevó a cabo por inspección visual de las mudas de forma diaria. La sobrevivencia parcial de los estados fue medida como % de sobrevivencia de individuos en una etapa particular desde su nacimiento, y como sobrevivencia total, medida como % de sobrevivencia al estado adulto. Las larvas fueron alimentadas diariamente con áfidos hasta el período de pre-pupa.

Preferencias térmicas

Para evaluar las preferencias térmicas se usaron 30 especímenes de cada especie de coccinélido. Se utilizó un dispositivo rectangular de fondo negro, de 80 cm de largo, 5 cm de alto y 21 cm de ancho. En él, para aumentar la temperatura, se conectó en un extremo un potenciómetro, mientras que en el otro extremo, para disminuir la temperatura, se utilizó un refrigerante. El rango de temperaturas se estandarizó desde 4°C hasta 50°C. El dispositivo contaba con 7 canales, cada uno de 3 cm de ancho, en donde eran depositados, individualmente, los adultos de las tres especies en forma intercalada en la zona media del mismo, siguiendo el protocolo de Alfaro et al. (2013). Para evitar la fuga al ser depositados, se cubrió el dispositivo con una mica transparente que permitía observar a los individuos. Cada serie individual de exposición al gradiente térmico duró 25 minutos, para luego proceder con la lectura de temperatura individual, mediante un termómetro infrarrojo marca EXTECH instruments, modelo 42509, de rango entre -20°C y 510°C.

Análisis estadístico

Las diferencias en los distintos parámetros de historia de vida medidos (fecundidad, tiempo de desarrollo total y por cada estado del desarrollo ontogénico, mortalidad por cada estado, RoS y velocidad de desplazamiento) fue probado con análisis de varianza (ANDEVA) de dos vías, usando para ello Ta y especies como factores fijos y las variables respuestas corregidas por el tamaño corporal como *proxy* de masa, ello por cuanto el tamaño corporal de las tres especies varía (6,7 mm para *H. axyridis*; 5,34 mm para *H. variegata* y 5,39 mm para *E. chilensis*). La normalidad y homocedasticidad de los datos fueron analizados mediante las pruebas de Kolgomorov-Smirnov y Cochran C, respectivamente. Cuando fue necesario, los datos se transformaron a $\log_{10}X + 1$ para cumplir con los supuestos estadísticos. Cuando las diferencias fueron significativas ($P < 0,05$), se usó una prueba a posteriori de Tukey para comparaciones múltiples.

Con los datos de preferencias térmicas, se realizó una distribución de frecuencias para cada especie usando un protocolo similar al establecido por Blanford et al. (2009) y Alfaro et al. (2013) y con el objetivo de poder comparar las curvas obtenidas. La amplitud de nicho térmico fue evaluada para cada especie con el índice de Levin (Ecuación 1; Jaksic & Marone 2007):

$$B = (1 / \sum p_i^2)$$

(Ecuación 1)

Donde p_i es la proporción de cada dato de temperatura para cada especie. Para comparar entre amplitudes de nicho de las diferentes especies, este índice

fue estandarizado con la modificación de Coldwell & Futuyma (1971) para poder predecir euri o estenotermalidad (ecuación 2):

$$Ba = (1/\sum p_i^2) - 1 / n - 1$$

(Ecuación 2)

Donde n, es el número de temperaturas utilizadas a intervalos de 1°C. Los valores de este índice de Levin estandarizado fluctúan entre 0 y 1, donde los valores menores a 0,6 representan preferencias dominadas por pocas temperaturas y se denominan organismos estenotérmicos, mientras que los valores por sobre 0,6 indican organismos con preferencias térmicas amplias y se denominan euritérmicos.

Para comparar las preferencias térmicas entre las especies y saber si existe sobreposición de nicho térmico, se utilizó el índice de Pianka (Pianka 1973) (ecuación 3):

$$O_{pq} = \sum p_i * q_i / \sqrt{\sum p_i^2 * q_i^2}$$

(Ecuación 3)

Donde "p" es la especie 1 y "q" es la especie dos, mientras que "i" es el rango de temperatura de los individuos. Los valores del índice oscilan entre 0 y 1, donde 0 indica que no existe sobreposición de nicho térmico y 1 indica completa sobreposición de nicho (Alfaro et al. 2013). Adicionalmente, se realizó un prueba de F que permite comparar cada curva de nicho térmico de cada especie con un modelo generalizado de distribución normal y diagnosticar si estas curvas se ajustan al modelo o son distintas entre ellas, utilizando el programa Prisma.

Para ver las diferencias que pudiesen existir en la variabilidad de la temperatura preferencial entre especies, se utilizó una ANDEVA de una vía, utilizando como

factor fijo la especie. Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el software Statistica 6.0 (Statsoft Inc., Tulsa, OK).

RESULTADOS

G1: Fecundidad y Actividad Locomotora

Fecundidad: El ANDEVA arrojó efectos significativos de los factores Temperatura y de la interacción Especie*Temperatura en la oviposición de los coccinélidos (Tabla 1, Fig. 2). Las tres especies tuvieron las mayores oviposiciones a distintas temperaturas. En *H. axyridis*, la mayor ovipostura ocurrió a 24°C ($8 \pm 1,34$ huevos/hembra/14 días), en tanto en *H. variegata* y *E. chilensis* la mayor ovipostura ocurrió a 30°C ($8,05 \pm 0,94$ y $6,86 \pm 1,37$ huevos/hembra/14 días respectivamente (Tabla 1, Fig. 2).

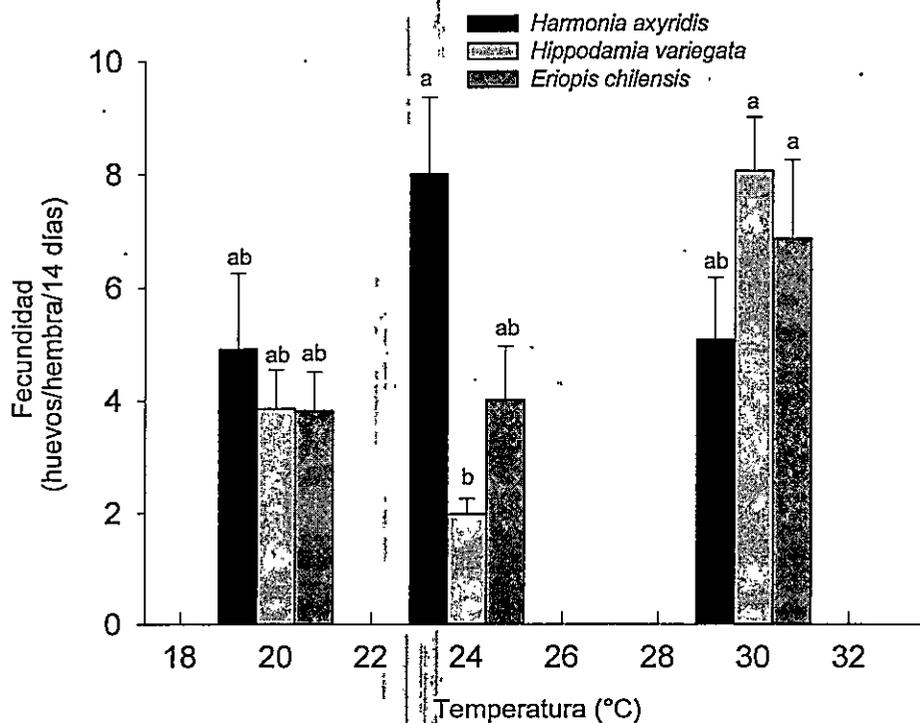


Figura 2: Fecundidad promedio (± 1 e.e.) de las tres especies de coccinélidos evaluados corregidos por tamaño corporal. Letras iguales sobre las barras representan grupos homogéneos ($p > 0,05$).

Tabla 1: Resultados principales del análisis de varianza (ANDEVA) para los diferentes rasgos fisiológicos y de adecuación biológica de las diferentes especies de coccinélidos estandarizados por tamaño corporal.

Rasgos de adecuación/fisiológicos	SS.	DF	MS	F	p
Fecundidad					
Especies	15,71	2	7,86	1,49	0,239
Temperatura	51,32	2	25,66	4,87	0,013
Especies X Temperatura	104,63	4	26,16	4,97	0,003
Tiempo de enderezamiento					
Especies	13,97	2	6,99	24,21	<0,0001
Temperatura	2,24	2	1,12	3,87	0,0226
Especies X Temperatura	10,54	4	2,64	9,13	<0,0001
Velocidad de Desplazamiento					
Especies	0,98	2	0,49	24,90	<0,0001
Temperatura	0,26	2	0,13	6,59	0,0017
Especies X Temperatura	0,39	4	0,10	4,92	0,0009
Tiempo de desarrollo					
Especies	0,02	2	0,01	2,59	0,089
Temperatura	0,84	2	0,42	89,38	<0,001
Especies X Temperatura	0,04	4	0,01	2,33	0,075
Gradiente térmico					
Especie	1193,54	2	596,77	16,082	<0,0001

Actividad Locomotora: Con respecto al tiempo de enderezamiento (RoS) (Fig. 3), se encontraron efectos estadísticamente significativos de los factores Especie, Temperatura e interacción Especie*Temperatura (Tabla 1). En general, *H. axyridis* fue la especie que más demoró en volver a su posición normal a medida que aumentaba la temperatura (i.e. a partir de los 24°C), mientras que *H. variegata* y *E. chilensis* tuvieron igual velocidad de enderezamiento a las tres temperaturas (Fig. 3).

En relación al tiempo de traslado de un punto a otro (Fig. 4), se encontraron efectos significativos de los factores Especie, Temperatura e interacción Especie*Temperatura (Tabla 1). Los adultos de *H. axyridis* presentaron una

disminución significativa en su tiempo de traslado al aumentar la temperatura, observándose que estos permanecieron un tiempo inmóviles en el punto inicial (P_0). El máximo tiempo de traslación para esta especie fue a 20°C, disminuyendo significativamente a los 30°C, mientras que *H. variegata* y *E. chilensis*, mantuvieron su velocidad de desplazamiento ante los incrementos de temperatura (Fig. 4).

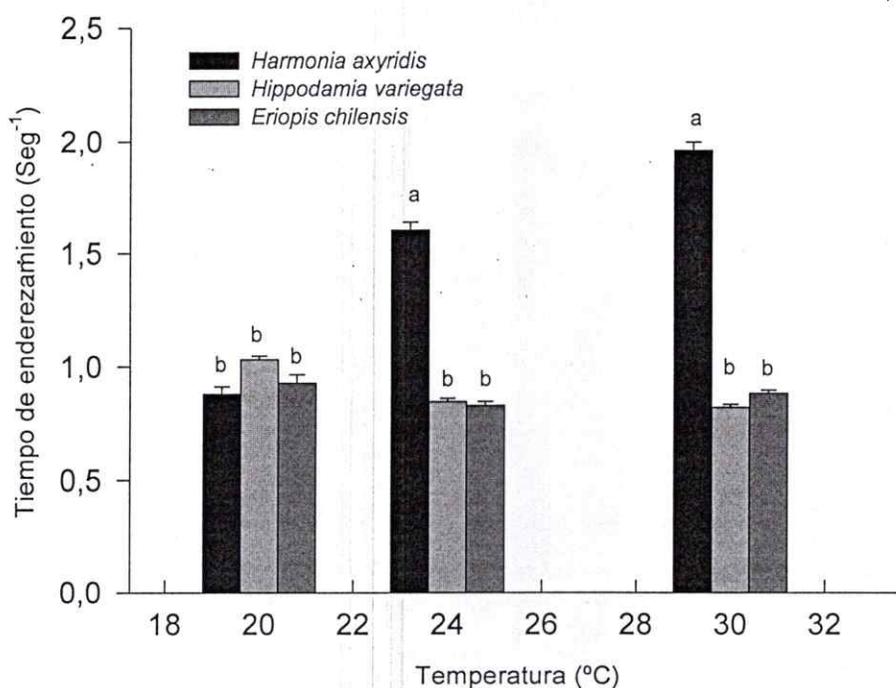


Figura 3: Tiempo de enderezamiento (RoS) promedio (± 1 e.e.) para adultos de las tres especies de coccinélidos criados desde huevos a diferentes temperaturas estandarizado por tamaño corporal. Letras iguales sobre las barras representan grupos homogéneos ($p > 0,05$)

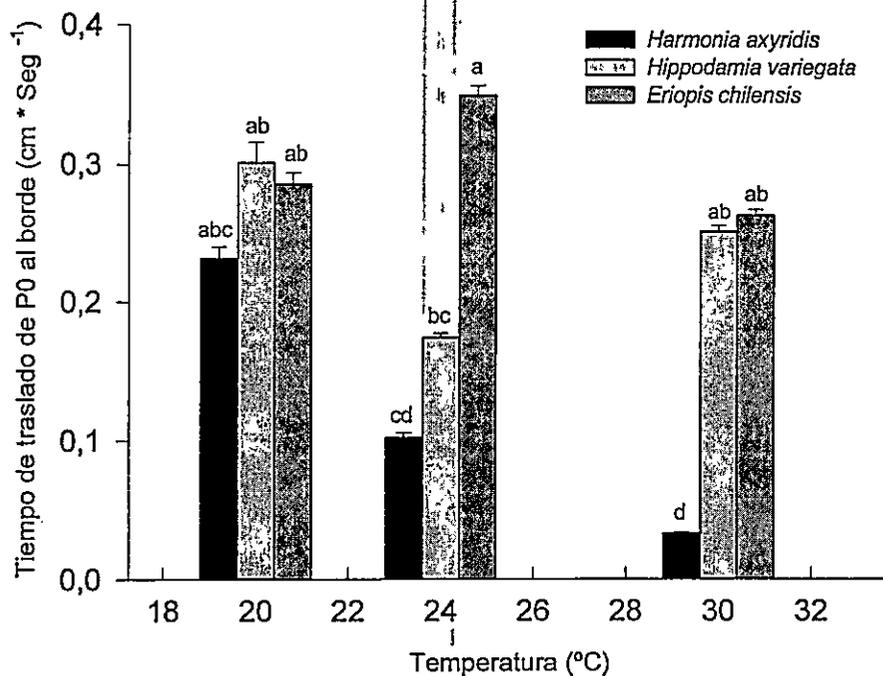


Figura 4: Velocidad de desplazamiento promedio (± 1 e.e.) de las tres especies de coccinélidos sometidas a diferentes temperaturas estandarizado por tamaño corporal. Letras iguales sobre las barras representan grupos homogéneos (Tukey, $p > 0,05$).

G2: Tiempos de desarrollo y mortalidad

Tiempos de desarrollo: Para el tiempo de desarrollo total (i.e. huevo a adulto) se encontraron efectos significativos solo del factor Temperatura, pero no de la interacción entre ambos (Tabla 1). Por otra parte, el tiempo de desarrollo corregido por el tamaño corporal de las tres especies fue mayor a 20°C ($1,62 \pm 0,007$ días) y menor a 30°C ($1,20 \pm 0,03$ días).

Para todas las especies, el tiempo de desarrollo por estado de ciclo de vida fue en promedio mayor a 20°C, disminuyendo a mayores temperaturas (Tabla 2). Para los estados L1, la temperatura fue el único factor que afectó significativamente el tiempo de desarrollo, siendo mayor para cada estado para las tres especies a 20°C y cerca de la mitad a 30°C. La prueba a posteriori mostró que el estado larval L1 de las tres especies tuvieron un tiempo de desarrollo significativamente menor a 30°C que a 20 y 24°C. L2 por su parte, presentó efectos estadísticamente significativos tanto en el factor Especie como Temperatura, siendo *H. axyridis* la especie con mayor tiempo de desarrollo, mientras que la temperatura de 20°C en las tres especies, tuvo un mayor tiempo de desarrollo (Tabla 2). El estado L3, L4, pre-pupa y pupa presentaron diferencias significativas en cada factor y en la interacción temperatura*especie. En general desde L3, a 20 y 24°C, *H. axyridis* es la especie que más demoró en desarrollarse en los diferentes estados, mientras que a mayor temperatura *H. axyridis* y *H. variegata* poseen menores tiempos de desarrollo que la especie nativa (Tabla 2).

Mortalidad: Para todas las especies, la mayor mortalidad se dió en la etapa de huevo, siendo la especie *E. chilensis* la más afectada (Tabla 3). Para el estado de huevos, la mortalidad sólo fue afectada significativamente por la temperatura, siendo mayor a 30°C para todas las especies y menor a 20°C (Tabla 3).

Tabla 2: Días de desarrollo promedio + e. e. y análisis de varianza para cada estado del desarrollo (L1, L2, L3, L4, Pre-Pupa y Pupa) de las tres especies de coccinélidos estandarizados por tamaño corporal

Estado de desarrollo/ Especie	Días de desarrollo promedio \pm e.e.				
L1	20°C	24°C	30°C		
<i>Hamonia axyridis</i>	6,2 \pm 0,32	5,4 \pm 0,17	2,4 \pm 0,10		
<i>Hippodamia variegata</i>	6,0 \pm 0,28	3,8 \pm 0,16	3,2 \pm 0,08		
<i>Eriopis chilensis</i>	4,2 \pm 0,26	4,4 \pm 0,36	2,7 \pm 0,19		
ANDEVA L1	SM	GL	CM	F	P
Factores					
Especie	0,96	2	0,48	1,28	0,292
Temperatura	13,57	2	6,79	18,08	<0,001
Especie*Temperatura	3,49	4	0,87	2,33	0,076
L2	20°C	24°C	30°C		
<i>Hamonia axyridis</i>	6,2 \pm 0,08	4,6 \pm 0,17	3,2 \pm 0,16		
<i>Hippodamia variegata</i>	5,5 \pm 0,52	3 \pm 0,0	3 \pm 0,2		
<i>Eriopis chilensis</i>	4,8 \pm 0,32	4,4 \pm 0,30	2,75 \pm 0,19		
ANDEVA L2	SM	GL	CM	F	P
Factores					
Especie	2,88	2	1,44	7,55	0,002
Temperatura	5,79	2	2,90	15,19	<0,001
Especie*Temperatura	1,04	4	0,26	1,37	0,266
L3	20°C	24°C	30°C		
<i>Hamonia axyridis</i>	6,8 \pm 0,16	6,6 \pm 0,46	2,8 \pm 0,08		
<i>Hippodamia variegata</i>	5,75 \pm 0,3	3,2 \pm 0,26	2,6 \pm 0,10		
<i>Eriopis chilensis</i>	5,8 \pm 0,26	4,2 \pm 0,29	4 \pm 0,23		
ANDEVA L3	SM	GL	CM	F	P
Factores					
Especie	11,92	2	5,96	31,25	<0,001
Temperatura	6,84	2	3,42	17,93	<0,001
Especie*Temperatura	3,76	4	0,94	4,92	0,003
L4	20°C	24°C	30°C		
<i>Hamonia axyridis</i>	9,8 \pm 0,47	9,8 \pm 0,38	3,8 \pm 0,08		
<i>Hippodamia variegata</i>	6 \pm 0,32	3,4 \pm 0,41	3,6 \pm 0,17		
<i>Eriopis chilensis</i>	9,2 \pm 0,47	5,2 \pm 0,08	6 \pm 0,46		
ANDEVA L4	SM	GL	CM	F	P
Factores					
Especie	1,56	2	0,78	6,32	0,005
Temperatura	3,96	2	1,98	16,02	<0,001
Especie*Temperatura	2,49	4	0,62	5,05	0,003

Tabla 2: Continuación

Pre-Pupa	20°C	24°C	30°C		
<i>Hamonía axyridis</i>	6,2 ± 0,08	6,4 ± 0,3	3,6 ± 0,10		
<i>Hippodamia variegata</i>	3,5 ± 0,11	1,6 ± 0,10	2,6 ± 0,22		
<i>Eriopis chilensis</i>	3,8 ± 0,26	2,8 ± 0,26	3,75 ± 0,3		
ANDEVA Pre-Pupa	SM	GL	CM	F	P
Factores					
Especie	62,33	2	31,16	56,29	<0,001
Temperatura	6,55	2	3,28	5,92	0,006
Especie*Temperatura	15,66	4	3,91	7,07	<0,001
Pupa	20°C	24°C	30°C		
<i>Hamonía axyridis</i>	11 ± 0,31	8,4 ± 0,3	3 ± 0,14		
<i>Hippodamia variegata</i>	6 ± 0	4,2 ± 0,21	4,4 ± 0,17		
<i>Eriopis chilensis</i>	6,6 ± 0,30	4 ± 0,28	6 ± 0,32		
ANDEVA Pupa	SM	GL	CM	F	P
Factores					
Especie	0,347	2	0,17	5,49	0,009
Temperatura	1,619	2	0,81	25,63	<0,001
Especie*Temperatura	1,640	4	0,41	12,98	<0,001

Para larvas L1, la mortalidad fue significativamente afectada por el factor Especie y por la interacción Especie*Temperatura. Independiente de la temperatura, *H. axyridis* posee la mayor mortalidad ($2,93\% \pm 0,77$), seguida de *H. variegata* ($0,93\% \pm 0,43$) y *E. chilensis* ($0,33\% \pm 0,15$). Las larvas L1 de *H. axyridis* presentan la mayor mortalidad de las tres especies a temperaturas de 24°C, mientras que *H. variegata* y *E. chilensis* tuvieron la menor mortalidad a la misma temperatura (Tabla 3). Para larvas L3, hubo efectos significativos en la interacción Especie*Temperatura, donde las más altas mortalidades se dieron en *E. chilensis*, particularmente a 30°C, y la menor en *H. axyridis* y *H. variegata* (Tabla 3). La mortalidad del resto de los estados no fue afectada significativamente por ningún factor o interacción (Tabla 3).

Tabla 3: Mortalidad porcentual (%) y mortalidad total promedio (\pm e.e.) de cada estado del ciclo de vida de las tres especies de coccinélidos a distintas temperaturas y análisis de varianza (ANDEVA) para cada estado del desarrollo corregido por tamaño corporal

Etapas/especies/análisis	Mortalidad porcentual y total				
	Mortalidad porcentual (%)			Promedio	
	20°C	24°C	30°C	Total \pm e.e.	
Huevos					
<i>Harmonia axyridis</i>	11,2	17,7	62,5	47,8 \pm 10,3	
<i>Hippodamia variegata</i>	55,4	63,3	46,4	66,2 \pm 5,8	
<i>Eriopis chilensis</i>	64,7	55,2	64,4	71,1 \pm 4,9	
Factores					
	SC	GL	CM	F	p
Especie	8,01	2	4,01	1,41	0,258
Temperatura	34,81	2	17,41	6,12	0,005
Especie*Temperatura	6,07	4	1,52	0,53	0,712
L1					
	Mortalidad porcentual (%)			Promedio	
	20°C	24°C	30°C	Total \pm e.e.	
<i>Harmonia axyridis</i>	9,4	16,2	4,0	7,4 \pm 1,7	
<i>Hippodamia variegata</i>	12,1	0,0	3,9	3,9 \pm 1,4	
<i>Eriopis chilensis</i>	4,9	0,0	3,6	2,1 \pm 0,6	
Factores					
	SC	GL	CM	F	p
Especie	1,13	2	0,56	7,19	0,002
Temperatura	0,03	2	0,02	0,22	0,803
Especie*Temperatura	1,54	4	0,39	4,92	0,003
L2					
	Mortalidad porcentual (%)			Promedio	
	20°C	24°C	30°C	Total \pm e.e.	
<i>Harmonia axyridis</i>	0,0	3,5	4,9	2,0 \pm 0,6	
<i>Hippodamia variegata</i>	3,4	0,0	4,0	1,8 \pm 0,5	
<i>Eriopis chilensis</i>	5,6	1,7	3,0	2,5 \pm 0,5	
Factores					
	SC	GL	CM	F	p
Especie	0,05	2	0,02	0,58	0,564
Temperatura	0,09	2	0,04	1,14	0,330
Especie*Temperatura	0,17	4	0,04	1,10	0,373

Tabla 3: Continuación

	20°C			24°C			30°C			Promedio	
	(%)									Total ± e.e.	
L3											
<i>Harmonia axyridis</i>	0,0	3,2	4,2							1,8 ± 0,5	
<i>Hippodamia variegata</i>	3,6	7,2	0,5							2,8 ± 0,8	
<i>Eriopsis chilensis</i>	2,5	0,0	30,7							8,3 ± 3,7	
Factores											
Especie	SC	GL	CM	F	p						
Temperatura	0,05	2	0,02	1,47	0,243						
Especie*Temperatura	0,08	2	0,04	2,53	0,094						
	0,22	4	0,05	3,49	0,016						
	20°C			24°C			30°C			Promedio	
	(%)									Total ± e.e.	
L4											
<i>Harmonia axyridis</i>	1,1	2,1	3,8							1,7 ± 0,4	
<i>Hippodamia variegata</i>	3,7	16,6	3,4							5,9 ± 1,8	
<i>Eriopsis chilensis</i>	0,0	2,9	0,0							0,7 ± 0,3	
Factores											
Especie	SC	GL	CM	F	p						
Temperatura	0,02	2	0,01	1,42	0,255						
Especie*Temperatura	0,01	2	0,00	0,69	0,507						
	0,04	4	0,01	1,39	0,256						
	20°C			24°C			30°C			Promedio	
	(%)									Total ± e.e.	
Pre-pupa											
<i>Harmonia axyridis</i>	0,0	0,0	4,3							1,0 ± 0,5	
<i>Hippodamia variegata</i>	0,0	0,0	0,0							0	
<i>Eriopsis chilensis</i>	0,0	5,2	5,6							2,6 ± 0,7	
Factores											
Especie	SC	GL	CM	F	p						
Temperatura	0,01	2	0,01	1,84	0,173						
Especie*Temperatura	0,01	2	0,01	1,79	0,182						
	0,01	4	0,00	0,91	0,470						

Tabla 3: Continuación

	H _c (%)			Promedio	
	20°C	24°C	30°C	Total ± e.e.	
Pupa					
<i>Harmonia axyridis</i>	0,0	0,0	0,0	0	
<i>Hippodamia variegata</i>	0,0	0,0	0,0	0	
<i>Eriopsis chilensis</i>	0,0	2,2	8,5	2,6 ± 0,9	
Factores					
	SC	GL	CM	F	p
Especie	0,08	2	0,04	1,89	0,166
Temperatura	0,06	2	0,03	1,40	0,261
Especie*Temperatura	0,15	4	0,04	1,81	0,147

Preferencias térmicas

Harmonia axyridis prefirió temperaturas entre los 15 y 19,9°C, con rango de amplitud de nicho térmico entre los 8,6-27,2°C y promedio de 17,48. Por su parte, *H. variegata* y *E. chilensis* prefirieron temperaturas entre 20 y 29,9°C, con rangos de nicho térmico entre los 16,8-36,2°C, con promedio de 25,82 para *H. variegata*, y de 11,6-39,2°C, con promedio de 24,38 para *E. chilensis* (Fig. 5). Las amplitudes de nicho térmico son similares entre las tres especies para el Índice de Levin: $B_{Ha} = 27,67$; $B_{Hv} = 29,04$; $B_{Ec} = 27,38$ y su estandarización $Ba_{Ha} = 0,59$; $Ba_{Hv} = 0,62$ y $Ba_{Ec} = 0,58$. La sobreposición de nicho térmico entre las tres especies fue de: $O_{Ha-Hv} = 0,47$; $O_{Hv-Ec} = 0,67$ y $O_{Ec-Ha} = 0,88$. La prueba de F encontró que las curvas de distribución de cada especie de coccinélidos fueron significativamente diferentes entre sí y al modelo de distribución normal propuesto como hipótesis nula ($F_{(6,12)} = 4,83$; $p = 0,009$, Fig. 6).

Se encontraron diferencias significativas en las temperaturas preferenciales ocupadas por las diferentes especies (Tabla 1). La prueba de Tukey ($p < 0,05$)

reveló que *H. axyridis* prefiere temperaturas menores que las otras dos especies, en tanto *H. variegata* y *E. chilensis* no difieren entre sí.

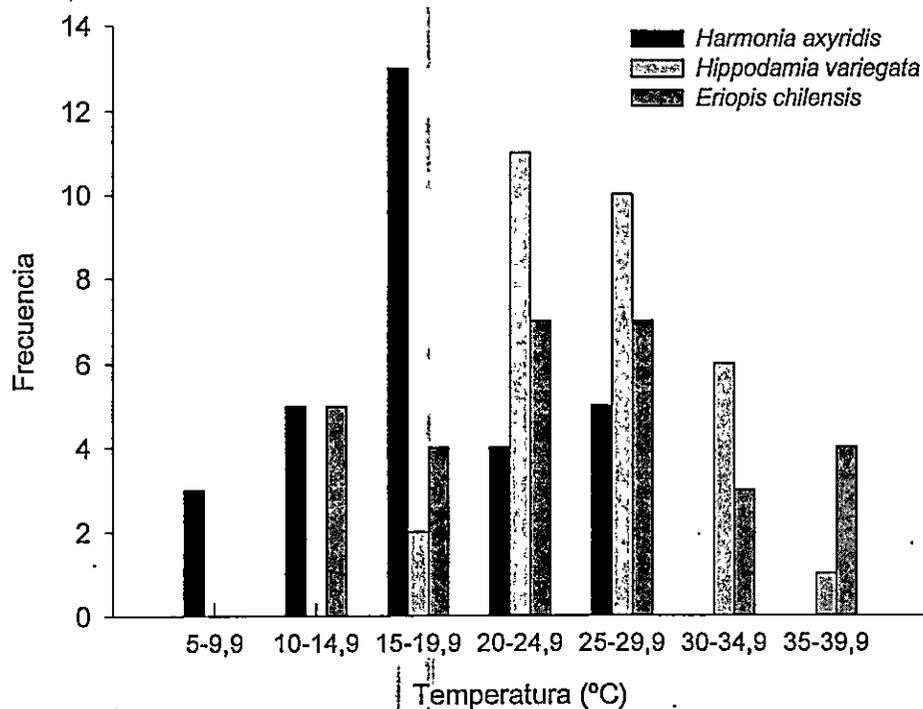


Figura 5: Preferencias térmicas en un gradiente de temperatura ambiental (°C) en las diferentes especies de coccinélidos evaluados.

DISCUSION

En este trabajo se pudo demostrar, bajo condiciones de laboratorio, que las tres especies de coccinélidos varían sus respuestas fisiológicas y sus parámetros de historia de vida en función de la temperatura ambiente.

Las variables de la adecuación biológica de los diferentes estados del ciclo de vida de los coccinélidos están fuertemente influenciadas por la temperatura (Omkar & Pervez 2004, Berger *et al.* 2008, Nedvěd & Honěk 2012). Los resultados de este trabajo apoyan lo anterior. Por una parte, la fecundidad promedio de *H. axyridis* fue mayor a 24 °C, en cambio la de *H. variegata* y *E. chilensis* fue mayor a 30°C. Estos resultados de laboratorio se corresponden con la época de mayor reproducción (i.e., mayor abundancia de larvas) de *H. axyridis*, *H. variegata* y *E. chilensis* en zonas agrícolas de Chile central, donde *H. axyridis* tiene su mayor reproducción en primavera y otoño, épocas más templadas, en cambio *H. variegata* y *E. chilensis* se reproducen más hacia el verano (A.A. Grez, com. pers.).

Por otra parte, a partir de L3 los tiempos de desarrollo de cada estado, independiente de la especie, se acortan a altas temperaturas (i.e. 30°C), pasando de cerca de 24 a 12 días. Además, a nivel de especie, desde L3, a altas temperaturas (30°C) ambas especies exóticas poseen menores tiempos de desarrollo que la especie nativa. El rápido desarrollo podría ser ventajoso dado a que los individuos que alcanzan la madurez rápidamente, pueden colonizar prontamente los cultivos y parches de presas, así como aumentar la actividad depredatoria de las larvas L4 contra estados larvarios más vulnerables de otros coccinélidos (Yasuda *et al.* 2001, Labrie *et al.* 2006, Lucas 2012). Esto, puede producir que los estados más vulnerables a la depredación (huevos, larvas y

pupas) (Omkar & Pervez 2004, Lucas 2012) están por menos tiempo expuestas a sus propios depredadores, como crisópidos, arañas o pentatómidos (Lucas 2012) y por lo tanto aumentaría el número de individuos que llega al estado adulto. Yoon (2013) sugiere que *H. variegata* al acortar su tiempo de desarrollo, aventaja a otras especies en términos competitivos, ya que las larvas L4 aumentan su actividad depredatoria cuando el alimento es abundante, incluyendo estados juveniles de coccinélidos (Lucas 2012). Sin embargo, también un rápido crecimiento puede ser desventajoso debido a que ello usualmente resulta en individuos más pequeños y con menor capacidad reproductiva (Yasuda *et al.* 2001, Nedvěd & Honěk 2013, Zuo *et al.* 2012).

La mortalidad también incrementó a medida que aumentó la temperatura. Prueba de esta sensibilidad es la mortalidad de los huevos de todas las especies a 33°C, patrón que también ha sido encontrado en huevos de *H. axyridis* (Nedvěd & Honěk 2012) a 30°C. En particular, los huevos tuvieron una menor mortalidad a 20 y 24 que a 30°C. En otros trabajos, se ha documentado que aumentos significativos de la temperatura también afectan negativamente la sobrevivencia de larvas y adultos de coccinélidos y de otros insectos (Huang *et al.* 2008, Radchuk *et al.* 2013, Zhang *et al.* 2013). Sin embargo, en este trabajo, a medida que avanzó el ciclo de desarrollo, la temperatura ambiental tuvo un menor efecto en la mortalidad. Estos resultados sugieren que, para las especies de coccinélidos estudiadas, la etapa de huevos es la más sensible a incrementos en la temperatura ambiental, corroborando lo encontrado por Nedvěd & Honěk (2012). Además, *H. axyridis* tendría ventaja sobre las otras dos especies al tener una menor mortalidad a menores temperaturas.

Coincidente con lo observado en la fecundidad, tiempos de desarrollo y mortalidad, en *H. axyridis* otros rasgos evaluados muestran un mejor desempeño a menores T_a . En ectotermos, la fisiología de la actividad locomotora ha sido un parámetro relevante para evaluar el efecto de los cambios de la temperatura ambiental sobre la actividad biológica, la cuál está controlada por expresión genética (Clusella-Trullas *et al.* 2011, Feder *et al.* 2010, Somero 2011) y plasticidad en la expresión de proteínas de shock térmico (Leroi *et al.* 1994, Angilletta 2009, Somero 2011, Zerebecki & Sorte 2011). Los resultados muestran que en *H. axyridis* el tiempo de enderezamiento (RoS) fue menor y tiempo de traslación mayor a menores temperaturas (i.e 20°C), lo que implicaría un gasto metabólico menor y una menor pérdida de agua a mayores temperaturas (Hertz *et al.* 1988, Weinstein 1998), mientras que a mayores temperaturas, *H. axyridis* se demoró más en recuperar su posición normal, lo que podría implicar un compromiso, ya que una mayor inversión en energía para recuperar la posición normal a altas temperaturas podría incrementar la susceptibilidad del animal a *shock* térmico o deshidratación

Los patrones de preferencias térmicas difirieron entre las especies, con *H. axyridis* prefiriendo temperaturas más bajas que las otras dos especies. Sin embargo, todas las especies presentaron un comportamiento euritérmico (valor por sobre los 0,6 en el índice de Levín corregido), descartando que las especies nativas sean estenotérmicas en relación a la exóticas, como predicen Zerebecki & Sorte (2011). A pesar de que la diferencia entre la temperatura mínima y la máxima es mayor en *E. chilensis* ($\Delta = 27,6$ °C) que en *H. variegata* ($\Delta = 19,4$ °C) y *H. axyridis* ($\Delta = 18,6$ °C), las sobreposiciones de nicho térmico respaldan la idea

de que *E. chilensis* es la especie con mayor amplitud de nicho (88% entre *H. axyridis* e *E. chilensis* y 67% entre *H. variegata* y *E. chilensis*). Este hecho hace suponer que la especie nativa no se vería afectada importantemente por el incremento de la temperatura, pero sí, podría verse impactada negativamente por un incremento de la interacción biótica (e.g. competencia o depredación intragremio), dado a la migración a zonas más frías de *H. axyridis*, aumentando en este aspecto, la presión sobre la especie nativa.

El modelo propuesto por Zerebecki & Sorte (2011) que habla de la euritermalidad de especies exóticas invasoras y nativas, fue generado para especies de invertebrados marinos del submareal de California, con ambientes térmicos bastante más homogéneos que los terrestres particularmente variables como el ecosistema mediterráneo, donde habitan las especies de coccinélidos estudiadas en esta tesis. El modelo de Zerebecki & Sorte (2011) podría ser adecuado para especies nativas e invasoras terrestres en climas tropicales, donde las especies nativas tienen rangos de nicho térmico más especializado, por lo que serían más sensibles a los cambios producidos por el calentamiento global (Deutscher *et al.* 2008, Huey *et al.* 2012).

La literatura actual está concentrada en supuestos efectos interactivos entre especies invasoras y cambio climático (comúnmente referido a calentamiento global) y en los efectos de la temperatura promedio (Dukes & Mooney 1999, Hellman *et al.* 2008, Rahel & Olden 2008). Sin embargo, más recientemente se ha enfatizado que los cambios en la variabilidad diaria de la temperatura pueden crear mayores efectos negativos que la temperatura promedio en especies de ambientes templados (Vasseur *et al.* 2013). Ello sugiere que es necesario avanzar

en modelos predictivos para un rango más amplio de especies en ambientes variables como el terrestre.

Tabla 4: Temperaturas en las que las diferentes especies de coccinélidos se ven beneficiadas en los diferentes rasgos de adecuación biológica y desempeño metabólico. ★ No hay tendencia en la temperatura preferencial. L1, L2, L3 y L4 representan los cuatro estados larvales de las tres especies.

Rasgos de adecuación	Ha	Hv	Ec
Fecundidad	24°C	30°C	30°C
Tiempo de enderezamiento	20°C	★	★
Velocidad de desplazamiento	20°C	★	★
Tiempo de desarrollo	30°C	30°C	30°C
Mortalidad			
Huevos	20-24°C	20-24°C	20-24°C
L1	30°C	24°C	24°C
L2	20°C	24°C	24°C
L3	20°C	30°C	24°C
L4	20°C	30°C	30°C
Pre-Pupa	20-24°C	★	20°C
Pupa	★	★	20°C

Dentro del cambio climático, el calentamiento global es una de las mayores fuerzas de cambio sobre la biodiversidad (Sala *et al.* 2000, Rockström *et al.* 2009). No obstante, la influencia de los cambios de temperatura sobre los rasgos de historia de vida han sido escasamente estudiados (Chown *et al.* 2010), lo cual afectaría la sobrevivencia y reproducción de los individuos, afectando de esta manera parámetros ecológicos como la abundancia y distribución (Huey &

Stevenson 1979, Chown & Gaston 1999, Brown *et al.* 2004, Chown *et al.* 2010) y, por tanto, en la colonización de nuevos ambientes (Vermeij & Dudley 2000), así como en la riqueza específica (Allenet *et al.* 2002). Por lo tanto, los desempeños fisiológicos o de adecuación sirven como un *proxy* para determinar el éxito ecológico de una especie en un hábitat determinado (Calsbeek & Irschick 2007, Huey *et al.* 2012). Los resultados de esta tesis son un aporte en este sentido.

En el caso de los coccinélidos analizados en este estudio, *H. axyridis* fue la especie que en la mayoría de las variables estudiadas tuvo un mejor desempeño a bajas temperaturas y contrario a lo esperado. Esto es, la fecundidad fue mayor a 24 °C, el RoS fue menor y la velocidad de desplazamiento mayor a 20°C, y la mortalidad de huevos menor a 20 y 24°C. De conservarse el nicho térmico, (i.e. de mantener la tendencia de ocupar los nichos ecológicos ancestrales; Wiens & Graham 2005) y dado al origen templado de *H. axyridis*, esta especie sería la más afectada en sus parámetros de adecuación biológica y fisiológicos con un incremento de la temperatura por calentamiento global, ya que solo sería capaz de invadir aquellos lugares con las condiciones ambientales similares a las existentes en su rango nativo, lo que implica cambiar geográficamente su distribución más al sur de Chile o a mayores altitudes (Wiens & Graham 2005), como ha sido descrito para otras especies de insectos como la polilla *Thaumatopoea pityocampa* (Lepidoptera: Thaumetopoeidae) en el norte de Francia (Battisi *et al.* 2005, Battisi *et al.* 2006, Netherer & Schopf 2010), mariposas (Beaumont & Hughes 2002), el escarabajo *Chrysomela aeneicollis* (Coleoptera: Chrysomelidae) (Dalhoff *et al.* 2008) y otras especies exóticas invasoras (Neuvonen *et al.* 1999, Ward & Masters 2007). Esta predicción para *H. axyridis* tiene sustento en cómo esta

especie ha avanzado en su distribución en el país. Sus primeras poblaciones silvestres fueron encontradas en las cercanías de Santiago (Grez et al. 2010), pero en los últimos cinco años sus poblaciones han avanzado hacia el sur, alcanzando hoy hasta Valdivia (www.chinita-arlequín.uchile.cl). Por otra parte, ella es muy abundante en cultivos de alfalfa en primavera y otoño, pero en verano desaparece, aparentemente migrando hacia mayores altitudes. De hecho, en verano se le ha encontrado en zonas cordilleranas sobre 3000 m.s.n.m. (M. Ramírez, com. pers.). Por su parte, las otras dos especies, *H. variegata* y *E. chilensis*, en la mayoría de las variables estudiadas no mostraron cambios en su desempeño con aumentos en la temperatura o incrementaron su desempeño a altas temperaturas. Más aún, los límites de tolerancia térmica superiores en estas especies fueron de 36 y 39°C, respectivamente, en cambio para *H. axyridis* este fue sólo de 27°C, lo que sugiere que estas especies podrían tener una mayor tolerancia que *H. axyridis* al incremento de la temperatura en Chile central.

En conclusión, las especies nativas no responden a la predicciones propuestas, ya que *E. chilensis*, se comporta euritéricamente, para los rasgos evaluados, mientras que *H. axyridis* posee mejor adecuación biológica y desempeño a bajas temperaturas (Tabla 4). Por otra parte, *H. variegata* y *E. chilensis*, en general, no varían importantemente sus rasgos fisiológicos o de adecuación biológica con los incrementos de temperatura. Este trabajo integra por primera vez diversos rasgos relevantes para la persistencia de especies exóticas y nativas en el tiempo y espacio, bajo condiciones de calentamiento global. Sin embargo, estudios a futuro, deberían ser capaces de integrar nuevas variables que nos permitan una mejor

comprensión del éxito ecológico de las especies en ciertos hábitats que están en constante cambio.

Bibliografía

ALFARO CA, C VELOSO A, H TORRES-CONTRERAS B, R SOLIS C & M. CANALS (2013) Thermal niche overlap of the corner recluse spider *Loxosceles laeta* (Araneae; Sicariidae) and its possible predator, the spitting spider *Scytodes globula* (Scytodidae). *Journal of Thermal Biology* 38: 502-507.

ALLEN AP, BROWN JH & GILLOOLY JF (2002) Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic equivalence rule. *Science* 297, 1545–1548.

ANGILLETA MJ Jr (2010) *Thermal Adaptation: A theoretical and Empirical synthesis*. Oxford University Press, USA, 304 p.

BATTISI A, M STASTNY, S NETHERER, C ROBINET, A SCHOPF, A ROCKES & S LARSON (2005). Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications* 15: 2084-2096.

BATTISI A, M STASTNY, E BUFFO & S LARSSON (2006) A rapid altitudinal range expansion in the pine processionary moth produced by the 2003 climatic anomaly. *Global Change Biology* 12: 662-671.

BEAUMONT LJ & L HUGHES (2002). Potential changes in the distributions of latitudinally restricted Australian butterfly in response to climate change. *Global Change Biology* 8: 954-971.

BELLARD C, C BERTELSMEIER, P LEADLEY, W THUILLER & F COURCHAMP (2012) Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters* 15: 365-367.

BERGER D, R WALTERS & K GOTTARD (2008) What limits insect fecundity? Body size and temperature-dependent egg maturation and oviposition in a butterfly. *Functional Ecology* 22:523–529.

BERTOLACCINI I, E NUÑEZ-PEREZ & EJ TIZALDO (2008) Effects of wild flower in oviposition of *Hippodamia variegata* (Coleoptera: Coccinellidae) in the laboratory. *Journal of the Economic Entomology* 101: 1792-1797.

BIDINGER K, S LÖTNER, D RÖDER & M VEITH (2012) Species distribution models for the alien invasive Asian Harlequin ladybird (*Harmonia axyridis*). *Journal of Applied Entomology* 136: 109-123.

BLANFORD S, AF READ & MB THOMAS (2009) Thermal behaviour of *Anopheles stephensi* in response to infection with malaria and fungal entomopathogens. *Malarian Journal* 8: 1-9.

BOZINOVIC F, DA BASTIAS, FE BOHER, S CLAVIJO-BAQUET, SA ESTAY & MJ JR (2011) The mean and variance of environmental temperature interact to determinate physiological tolerance and fitness. *Physiological & Biochemical Zoology* 84: 543-552.

BROWN MW & SS MILLER (1998) Coccinellidae (Coleoptera) in apple orchards of eastern West Virginia and the impact of invasion of *Harmonia axyridis*. *Entomological News* 109: 136-142.

BROWN JH, JF GIGOLLY, AP ALLEN, VM SAVAGE & GB WEST (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85: 1771-1789.

BYERS JE (2000) Competition between two estuarine snails: implications for invasion of exotic species. *Ecology* 81: 1225-1239.

CABRE MF, SA SOLMAN & MN NUÑEZ (2010) Creating regional climate change scenarios over southern South America for the 2020's and 2050's using the pattern scaling technique: validity and limitations. *Climatic Change* 98: 449-469.

CALSBEEK, R & DJ IRSCHIK (2007) The quick and the dead: correlational selection on morphology, performance, and habitat use in island lizards. *Evolution* 61: 2493-2503.

CASTAÑEDA LE, LARDIES MA & F BOZINOVIC (2004). Adaptative latitudinal shift in the thermal physiology of a terrestrial isopod. *Evolutionary Ecology Research* 6: 579-593.

CHAPIN III FS, ES ZAVALA, VT EVINER, RL NAYLOR, PM VITOUSEK, HL REYNOLDS, DU HOOPER, S LAVOREL, OE SALA, SE HOBBIE, MC MACK & S DIAZ (2006) Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.

CHOWN SL & KJ GASTON (1999) Exploring links between physiology and ecology at macro-scales: the role of respiratory metabolism in insects. *Biological Reviews* 74: 87-120.

CHOWN SL, AA HOFFMAN, TN CHRISTENSEN, MJ ANGILLETA JR, NS STENSETH & C PERSOLTI (2010) Adapting to climate change: a perspective from evolutionary physiology. *Climate Research* 43: 3-15.

CLUSELLA-TRULLAS S, TM BLACKBURN & SL CHOWN (2011) Climatic predictors of temperature performance curve parameters in ectotherms imply complex responses to climatic change. *The American Naturalist* 177: 739-751.

COLWELL RK & FUTUYMA DJ (1971) On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52, 567-576.

COLSON-PROCH C, A MORALES, F HERVANT, L KONECNY, C MOULIN & CJ DOUADY (2010) First cellular approach of the effects of global warming on groundwater organisms: a study of the HSP70 gene expression. *Cell Stress & Chaperones* 15: 259-270.

DAHLHOFF EP, SL FEARNLEY, DA BROUCE, AG GIBBS, R STONEKING, DM McMILLAN, K DEINER, JT SMILEY & NE RANK (2008) Effect of the temperature on physiology and reproductive success of a Montana leaf beetle: implications for persistence of native populations enduring climate change. *Physiological and Biochemical Zoology* 81: 718-732.

DEHKORDI SD & A SAHRAGARD (2013) Afunctional response of *Hippodamia variegata* (Coleoptera: Coccinellidae) to different densities of *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae) in an open patch design. *Journal of Agricultural Science and Technology* 15: 651-659.

DEUTSCH CA, JJ TEWKSBURY, RB HUEY, KS SHELDON, CK GHALAMBOR, DC HAAK & PR MARTIN (2008) Impact of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceeding of Natural Academing of Sciences* 105: 6668-6672.

DUKES JS & HA MOONEY (1999) Does global changes increases the success of biological invaders? *Trends in Ecology and Evolution* 14: 135-139.

DUKES JS (2011) Responses of invasive species to climate change and atmosphere. En: Fifty years of invasion Ecology: The legacy of Charles Elton. Eds: DM RICHARSON. Jhon Wiley & Sons Ltda, UK.

ELLIOT N, KIECKHEFER R & W KAUFFMAN (1996) Effects of invading coccinellids on native coccinellids in an agricultural landscape. *Oecologia* 105: 537-544.

ESTAY SA, M LIMA & FA LABRA (2010) Predicting insect pest status under climate change scenarios: combining experimental data and population dynamic modelling. *Journey of Applied Entomology* 133: 491-499.

ETCHÉGARAY J & S BARRIOS (1979) Ciclo de vida de *Eriopsis chilensis* (Germar, 1824) (Coleoptera: Coccinellidae). *Anales del Museo de Historia Natural* 12: 185-194.

EVANS EW, AO SOARES & H YASUDA (2011) Invasion of ladybugs, ladybirds, and other predatory beetles. *BioControl* 56: 597-611.

FEDER ME, T GARLAND Jr, JH MARDEN & AJ ZERA (2010) Locomotion in response to shifting climate zones: not so fast. *Annual Review of Physiology* 72: 167-190.

FOGEL MN (2012) Selectividad de insecticidas utilizados en cultivos hortícolas del cinturón hortícola Platense sobre el depredador *Eriopis chilensis* en el marco del manejo integrado de plagas. Centro de Investigaciones del Medio Ambiente (CIMA). 146 p. <http://hdl.handle.net/10915/18096>

FUENZALIDA H, P ACEITUNO, M FALVEY, R GARREAUD, M ROJAS & R SANCHEZ (2007) Estudio de la variabilidad climática para Chile durante el siglo 21. Reporte técnico preparado para el comite Nacional de medio ambiente. Disponible en Línea:<http://www.dgf.uchile.cl/PRECIS> (Agosto 2007). Consultado el 16 de Enero 2014.

GERDING P, M & H NORAMBUENA M (1991) Posible rol de los enemigos naturales de áfidos presentes en Chile sobre el áfido ruso del trigo *Diuraphis noxia* (Mordvilko) (Homoptera: Aphidae). Agricultura Técnica (Chile) 51: 69-71.

GILMAN SE, MC URBAN, J TEWSKBURY, GW GILCHRIST & RD HOLT (2010) A framework for community interactions under climate change. Trends in Ecology and Evolution 25: 325-331.

GONZÁLEZ G (2006) Los Coccinellidae de Chile. Disponible en www.coccinellidae.cl. Consultado el 10 de Mayo del 2013.

GONZÁLEZ G (2014) Especies nuevas del género *Eriopis* Mulsant (Coleoptera: Coccinellidae) del Norte de Chile. Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa 54: 61-72.

GOLIZADEH A & V JAFARI-BEHI (2012) Biological traits and life table parameters of variegated lady beetle, *Hippodamia variegata* (Coleoptera:Coccinellidae) on three aphid species. Applied Entomology and Zoology 47: 199-205.

GORDON R (1987) The first North American records of *Hippodamia variegata* (Goeze) (Coleoptera: Coccinellidae). Journal of the New York Entomological Society 95: 307-309.

GREZ AA (1997) Effect of habitat subdivision on the population dynamics of herbivorous and predatory insects in central Chile. Revista Chilena de Historia Natural 70: 481- 490.

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

GREZ AA, T ZAVIEZO & M RIOS (2005) Ladybird (Coleoptera: Coccinellidae) dispersal in fragmented alfalfa landscapes. European Journal of Entomology 102: 209-216.

GREZ A, ZAVIEZO T, GONZALEZ G & S ROITHMANN (2010) *Harmonia axyridis* in Chile: A new threat. *Ciencia e Investigación Agraria* 37: 145-149.

GREZ AA, VIERA B & SOARES A (2012) Biotic interactions between *Eriopis connexa* and *Hippodamia variegata*, a native and an exotic coccinellid species associated with alfalfa fields in Chile. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 142: 36-44.

GYENGE JE, JD EDELSTEIN & CE SALTO (1998). Efectos de la temperatura y la dieta en la biología de *Eriopis connexa* (Germar) (Coleoptera: Coccinellidae). *Annals of the Society of Entomology of Brasil* 27: 345-356.

HAMEDI N & S MOHARRAMIPOUR (2013) Long-term cold response in overwintering adults of ladybird *Hippodamia variegata*. *Journal of Crop Protection* 2: 119-126.

HELLMANN JJ, JE BYERS, BG BIERWAGEN & JS DUKES (2008) Five Potential Consequences of Climate Change for Invasive Species. *Conservation Biology* 22: 534-543.

HERRED A & C BONNEAUD (2012) Temperature dependence of locomotor performance in the tropical clawed frog, *Xenopus tropicalis*. *The Journal of Experimental Biology* 215: 2465-2470.

HERTZ PE, RB HUEY & T GARLAND Jr (1988) Time Budgets, Thermoregulation and maximal locomotor performance: Are reptiles Olympians or Boys Scouts? *American Zoologist* 28: 927-938

HIJMANS RJ, SE CAMERON, JL PARRA, PG JONES & A JARVIS (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.

HOFFMAN GE & AE TODGHAM (2010) Living in the now: Physiological mechanism to tolerate a rapidly changing environment. *Annual Review of Physiology* 72: 127-145.

HUANG Z, S REN & PD MUSA (2008) Effects of temperature on development, survival, longevity, and fecundity of the *Bemisia tabaci* Gennadius (Homoptera: Aleyrodidae) predator, *Axinoscymnus cardilobus* (Coleoptera: Coccinellidae). *Biological Control* 46: 209-215.

HUEY RB, D BERRIGAN, GW GILCHRIST & JC HERRON (1999) Testing the adaptative significance of Acclimatation: a strong inference approach. *American Zoologist* 39:323-336.

HUEY RB & D BERRIGAN (2008) Temperature, demography, and ectotherms fitness. *The American Naturalist* 158: 2004-2010.

HUEY RB, MR KEARNEY, A KROKENBERGER, JAM HOLTUM, M JESS & SE WILLIAMS (2012) Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 367: 1665-1679.

HUMAN KG & DM GORDON (1996) Exploitation and interference competition between the invasive argentine ant, *Linepithema humile*, and native ant species. *Oecologia* 105: 405-412.

IPCC (2007) Cambio Climático 2007: Informe de síntesis. Contribución de los grupos de trabajos I, II y III al cuarto informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. [(Equipo de redacción principal: Pachauri RK. y A Reisinger, Directores de la publicación)]. IPCC, Ginebra, Suiza, 104 pp.

JAFARI R (2011) Biology of *Hippodamia variegata* (Goeze) (Coleoptera: Coccinellidae) on *Aphis fabae scopoli* (Hemiptera:Aphididae). *Journal of Plant Protection Research* 51: 190-194.

JAKSIC F & MARONE L(2007) *Ecología de comunidades*.2 Ed. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.

JOUBERT D & R BIJLSMA (2010) Interplay between habitat fragmentation and climate change: inbreeding affects the response to thermal stress in *Drosophila melanogaster*. *Climate Research* 43: 57-70.

KEARNEY M, BL PHILLIPS, CR TRACY, KA CHRISTIAN, G BETTS & WB PORTER (2008) Modelling species distribution without using species distributions: the cane toad in Australia under current and future climates. *Ecography* 31: 423-434.

KINSOLVER JG & RB HUEY (2008) Size, temperature and fitness: three rules. *Evolutionary Ecology Research* 10: 251-268.

KOCH RL (2003) The multicolored Asian lady beetle *Harmonia axyridis*: A review of its biology, uses in biological control, and non-target impacts. *Journal of Insect Science* 3: 32, 16pp. Disponible en línea: insectscience.org/3.32. Consultado el 18 de Mayo de 2012.

KOCH RL, RC VENETTE & WD HUTCHINSON (2006) Invasion by *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) in the western hemisphere: Implications for South America. *Neotropical Entomology* 35: 421-434.

KOLBE JJ, M KEARNEY & R SHINE (2010). Modelling the consequences of thermal trait variation for the cane toad invasion of Australia. *Ecological Applications* 20: 2273-2285.

KONTODIMAS DC & GJ STATHAS (2005) Phenology, fecundity and life table parameters of the predator *Hippodamia variegata* reared on *Dysaphiscrataegi*. *BioControl*50: 223–233.

LABRIE G, E LUCAS & D CODERRE (2006) Can developmental and behavioral characteristics of the multicolored Asian lady beetle *Harmonia axyridis* explain its invasive success? *Biological Invasions* 8:743-754.

LEROI AM, AF BENNETT & RE LENSKI (1994) Temperature acclimation and competitive fitness: an experimental test of the beneficial acclimation assumption. *Proceeding of Natural Academy of Sciences* 91: 1917-1921.

LUCAS É (2012) Intraguild interactions. In: *Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae)*. Eds. I. Hodek, HF Van Emden and A. Honěk. Wiley & Sons Ltds Publications.

LUTTERSCHMIDT WI & VH HUTCHINSON (1997a). The critical thermal maximum: data to support the onset of spasms as the definitive end point. *Canadian Journal of Zoology* 75:1553–1560.

MANDOUR NS (2013) Effect of five aphid species on life history species attributed of the variegated lady beetle *Hippodamia variegata* (Goeze) (Coleoptera: Coccinellidae). *Egyptian Journal of Biological Pest Control* 23: 151-157.

MARTIN TL & TB HUEY (2008) Why suboptimal is optimal: Jensen's inequality and ectotherm thermal preferences. *The American Naturalist* 171: 102-118.

MARTOS A, A GIVOVICH & MH NIEMEYER (1992) Effect of Dimboa, and aphid resistance factor in wheat, on the aphid predator *Eriopsis chilensis* Germar (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of Chemical Ecology* 18: 469-479.

McCARTY JP (2001) Ecological consequences of recent climate change. *Conservation Biology* 15: 320-331.

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

MICHAUD JP (2012). Coccinellids in biological control. In: Ecology and behaviour of the ladybirds beetles. Ed. Honek I, HF Van Emden & A. Honěk. John Wiley & Sons, Ltda, publications. 599 p.

MOLINA-MONTENEGRO MA, R BRIONES & LA CAVIERES (2009) Does global warming induces segregation into alien and native beetles in a mountain-top? *Ecological Research* 24: 31-36.

NAVAS CA, FR GOMES & JE CARVALHO(2008) Thermal relationships and exercise physiology in anuran amphibians: integration and evolutionary

implications. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*. 151: 344-362.

NEDVĚD O & A HONĚK (2012) Life history and development. In: *Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae)*. Eds. I. Hodek, HF Van Emden and A. Honěk. Wiley & Son Ltds Publications.

NETHERER S & A SCHOPF (2010) Potential effects of climatic change on insect herbivores in European forest: General aspects and the pine processionary moth as specific example. *Forest Ecology and Management* 259: 831-838.

NEUVONEN S, P NIEMELÄ & T VIRTANEN (1999) Climatic change and insects outbreak in boreal forest: the role of the winter temperatures. *Ecological Bulletin* 47: 63-67.

OMKAR N & A PERVEZ (2004) Temperature-dependent development and immature survival of an aphidophagous ladybeetle, *Propylea dissecta* (Mulsant). *Journal of Applied Entomology* 128: 510-514.

OSAWA N (2011) Ecology of *Harmonia axyridis* in natural habitats within its native ranges. *BioControl* 56: 613-621.

PARMESAN C (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 37: 637-669.

PEJCHAR L & HA MOONEY (2009) Invasive species, ecosystem services and human well-being. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 497-504.

PIANKA E(1973) The structure of lizard communities. *Annual Review in Ecology and Systematics* 4: 53-74.

PIDCOCK R (2010) The role of adaptative physiology in a changing climate. *Society for Experimental Biology Bulletin* 34-35. Disponible en linea en: http://www.sebiology.org/education/docs/Adaptive_physiology.pdf .

POUSTMA J, AJM LOOMANS, B AUKEMA & T HEIJERMAN (2008) Predicting the potential geographical distribution of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*, using the CLIMEX model. *BioControl* 53: 103-125.

RADCHUK V, C TURLURE & N SHTICKZELLE (2013). Each life stage matter: the importance of assessing the response to climate change over the complete life cycle in butterflies. *Journal of Animal Ecology* 82: 275-285.

RAHELFJ& JD OLDEN (2008) Assessing the Effects of Climate Change on Aquatic Invasive Species. *Conservation Biology* 22: 521-533.

ROCKSTRÖM J, W STEFFEN, K NOONE, Å. PERSSON, FS CHAPIN III, EF LAMBIN, TM LENTON, M SCHEFFER, C FOLKE, HJ SCHELLNHUBER, B NYKVIST, CA de WIT, T HUGHES, S VAN DER LEEUW, H RODHE, S SORLIN, PK SNYDER, R CONSTANZA, U SVEDIN, M FALKENMAR, L KARLBERG, RW CORELL, VJ FABRY, J HANSEN, B WALKER, D LIVERMAN, K RICHARDSON, P CRUTZEN & JA FOLEY (2009). A safe operating space for humanity. *Nature* 461: 472-475.

ROY H & E WAJNBERG (2008) From biological control to invasion: the ladybird *Harmonia axyridis* as model species. *BioControl* 53: 1-4.

SAINI ED (2004) Presencia de *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) en la provincial de Buenos Aires. *Aspectos Biológicos y Morfológicos*. RIA 33: 151-160.

SALA OE, FS CHAPIN III, JJ ARMESTO E BERLOW, J BLOOMFIELDS, R DIRZO, E HUBER-SANWALD, LF HUENNEKE, RB JACKSON, A KINZIG, R LEEMANS, DM LODGE, HA MOONEY, M RHELD, NL POFF, MT SYKES, BH WALKER, M WALKER & DH WALL (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1170-1174.

SARHAN AA, NS MANDOUR, NA EL-BASHA & DS ABDEL-MOTAAL (2011) Effects of different preys on immature and adults of *Hippodamia variegata* (Goeze) (Coleoptera: Coccinellidae). *Egyptian Journal of Biological Pest Control* 21: 297-

SEEBACHER F & CE FRANKLIN (2011) Physiology of invasion: cane toad are constrained by thermal effects on physiological mechanism that support locomotor performance. *The Journal of Experimental Biology* 214: 1437-1444.

SOMERO GN (2011). Comparative physiology: a "crystal ball" for predicting consequences of global change. *American Journal of Physiology, Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 301: 1-14.

THOMAS CD, A CAMERON, RE GREEN, M BAKKENES, LJ BEAMOUNT, YC COLLINGHAM, BFN ERASMUS, MF DE SIQUEIRA, A GRAINGER, L HANNAH, L HUGHES, L HUNTLEY, AS VAN JAARVELD, GF MIDGLEY, L MILES, MA ORTEGA-HUERTA, A TOWNSEND PETERSON, OL PHILLIPS & SE WILLIAMS (2004) Extinction risk from climate change. *Nature* 427: 145-148.

VAN LENTEREN JC, D BABENDREIER, F BIGLER, G BURGIO, HMT HOKKANEN, S KUSKE, AJM LOOMANS, I MENZEN-HOKKANEN, PCJ VAN RIJN, MB THOMAS, MG TOMMASINI & QQ ZENG (2003) Environmental risk assessment of exotic natural enemies used in inundative biological control. *BioControl* 48: 3-38.

VASSEUR DA, JP DELONG, B GILBERT, HS GREIG, CDG HARLEY, KS MCCANN, V SAVAGE, TD TUNNEY & MI O'CONNOR(2014) Increased

temperature variation poses a greater risk to species than climate warming.
Proceeding of the Royal Society B 281: 2013-2612.
<http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.2612>

VERMEIJ GJ & R DUDLEY (2000) Why are there so few evolutionary transitions between aquatic and terrestrial ecosystems? *Biological Journal of the Linnean Society* 70: 541-554.

VITOUSEK PM, CM D'ANTONIO, LL LOOPE, M REJMÁNEK & R WESTBROOKS (1997) Introduced species: A significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21: 1-16.

WARD NL & GJ MASTERS (2007) Linking climate change and species invasion: an illustration using insect herbivores. *Global Change Biology* 13: 1605-1615.

WEINSTEIN RB (1998) Effects of temperature and water loss on terrestrial locomotor performance in the land crabs: integrating laboratory and fields studies. *American Zoologist* 38: 518-527.

WILSON RS, RS JAMES & IA JOHNSTON(2000) Thermal acclimation of locomotor performance in tadpoles and adults of the aquatic frog *Xenopus laevis*. *Journal of Comparative Physiology B170*: 117-124.

WIENS JJ & CH GRAHAM (2005) Niche conservatism: Integrating Evolution,

Ecology, and Conservation Biology. Annual Review in Ecology, Evolution and Systematic 36: 519-539.

WHITNET-JOHNSON A, M THOMPSON & E HON (2005) Responses to predicting global warming en *Pieris rapae* L. (Lepidoptera): consequences of nocturnal versus diurnal temperature changes in fitness component. Environmental Entomology 34: 535-540.

WU XH, XR ZHOU & BP PANG (2010) Influence of five host plants of *Aphis gossypii* Glover on some population parameters of *Hippodamia variegata* (Goeze). Journal of pest Science 83:77-83.

WILLIAMS SE, SHOO LP, ISAAC JL, HOFFMANN AA & LANGHAM G (2008) Towards an integrated framework for assessing the vulnerability of species to climate change. PLoS Biol. 6, 2621–2626. (doi:10. 1371/journal.pbio.0060325)

YANG CJ, YUAN F, HUA BZ, SUN JJ, LEI YX, ZHAO SF (1997) Spatial distribution patterns and sampling techniques of *Hippodarnia variegata* (Goeze) on the tobacco fields in northern Shaanx. Entomological Knowl 34:283–288

YASUDA H, T KIKUCHI, P KINDLMANN & S SATO (2001) Relationship between attacks and escape rate, cannibalism, and intraguild predation in larvae of two predatory ladybirds. Journal of Insect Behaviour 14:373-384.

YOON V (2013) Ciclo de vida de tres especies de coccinélidos de Chile central; *Hippodamia variegata*, *Eriopis chilensis* y *Harmonia axyridis* en condiciones de laboratorio. Memoria de título, Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias, Universidad de Chile, 34 p.

ZEREBECKI RA & CJB SORTE (2011) Temperature tolerance and stress proteins as mechanism of invasive species success. Plos one 6: 1-7.

ZHANG S, Z CAO, Q WANG, F ZHANG & L TONG-XIAN (2013) Exposing eggs to high temperatures affects the development, survival and reproduction of *Harmonia axyridis*. Journal of Thermal Biology, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jtherbio.2013.11.007>.

ZUO W, ME MOSES, GB WEST, C HOU & JH BROWN (2012) A general model for effects of temperature on ectotherm ontogenetic growth and development. Proceeding of the Royal Society B 279: 1840-1846.

ZUÑIGA SE, R VAN DER BOSCH, JJ DREA & F GRUBER (1986) Control biológico de los áfidos (HOM.; APHIDIDAE) de los cereales en Chile II. Obtención, introducción y cuarentena de depredadores y parasitoides. Agricultura Técnica (Chile) 46: 479-487.