



UNIVERSIDAD DE CHILE

Facultad de Ciencias Forestales y Conservación de la Naturaleza

Magíster en Áreas Silvestres y Conservación de la Naturaleza

**ATRIBUTOS DEL CULTIVO Y DEL PAISAJE AGRÍCOLA Y SU RELACIÓN CON LA
COEXISTENCIA DE COCCINÉLIDOS NATIVOS Y EXÓTICOS EN ALFALFA EN
PIRQUE, SANTIAGO**

Tesis para optar al grado de Magíster de Áreas Silvestres y Conservación de la Naturaleza

BERNARDO TOBÍAS SEGURA SILVA

Directora de Tesis:

AUDREY A. GREZ

Santiago, Chile 2014

HOJA DE APROBACION DE PROYECTO DE GRADO

Tesis presentada como parte de los requisitos para optar al grado de Magíster en Áreas Silvestres y Conservación de la Naturaleza

Profesor(a) Guía

Nombre

Nota

Firma

Profesor(a) Consejero(a)

Nombre

Nota

Firma

Profesor(a) Consejero(a)

Nombre

Nota

Firma

AGRADECIMIENTOS

Son muchas las personas que de una u otra manera me ayudaron a llegar hasta esta instancia, dentro de ellas quisiera agradecer especialmente a mi madre quien durante toda mi vida me ha apoyado incondicionalmente en todos y cada uno de mis proyectos, académicos y de otro tipo. Su cariño, paciencia, enseñanza, fortaleza, responsabilidad y humildad han sido siempre mi ejemplo a seguir y no puedo más que expresar mi inmenso amor, admiración y agradecimiento hacia ella en este importante momento.

También quisiera agradecer a los miembros de mi familia: a mis primos-hermanos quienes han sido durante toda mi vida más hermanos que primos y los quiero como tal, a mis abuelos a quienes adoro y disfruto cada oncecita con ellos como si fuera la última once de mi vida, a mis tías a quienes quiero y admiro muchísimo y son un ejemplo para todos los primos, a la Tami, a mi papá por su apoyo en todo ámbito y a mis hermanitas lindas a quienes adoro.

Mis profesores han sido también fundamentales en este proceso, y entre todos ellos quisiera agradecer especialmente y con mucho cariño a mi profesora Audrey Grez, quien ha sido un apoyo invaluable, siempre atenta a ayudarme en todo lo que fuera necesario y a quien le guardo mucho cariño, agradecimiento y admiración.

Otros profesores que marcaron mis años de universidad a quienes quisiera agradecer son a Javier Simonetti, cuyas clases quedarán marcadas para siempre en mi y admiro muchísimo, por su capacidad profesional, su excelencia como académico y su calidad y calidez humana. Otro profesor a quien quisiera destacar es a Cristián Estados, quien con su inteligencia, su pasión y su excelentes clases contribuyó muchísimo a mi formación, ¡muchas gracias por todo!. El tercer profesor a quien quiero agradecer es a Jaime Hernandez, sus enseñanzas durante los ramos que compartimos me acompañan día a día y han sido fundamentales para mi desarrollo profesional.

Estos largos años de Universidad me han servido, aparte de lo académico, para conocer a grandes personas, y quisiera agradecer a mis compañeros de pre y postgrado por hacer de estos años en la Universidad una experiencia inolvidable. Dentro de mis compañeros de pregrado quisiera agradecer a la Alicia, las Amandas, la Pamita, el Javier, la Dani, la Charleen, y tantos otros compañeros a quien guardo en mi recuerdo con mucho cariño.

También quisiera agradecer especialmente a la Javi, por todo su amor y apoyo durante este tiempo.

ÍNDICE

LISTA DE FIGURAS	5
LISTA DE TABLAS.....	5
RESUMEN	7
1. INTRODUCCIÓN	9
2. HIPÓTESIS	14
3. OBJETIVO GENERAL	14
4. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	14
5. MATERIALES Y MÉTODOS	15
5.1. Sitio de estudio.....	15
5.2. Métodos según objetivo	16
6. RESULTADOS.....	22
6.1. Objetivo específico 1.....	22
6.2. Objetivo específico 2.....	26
6.3. Objetivo específico 3.....	30
6.4. Objetivo específico 4.....	31
7. DISCUSIÓN	35
8. BIBLIOGRAFÍA	41
9. ANEXOS	48

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de los alfalfaes focales en la localidad de Pirque y su respectivo sub-paisaje.

Figura 2. Abundancia relativa de coccinélidos en alfalfa en primavera, verano, otoño y en la suma de las temporadas durante 2010-2011 en Pirque.

Figura 3. Mapas de asociación espacial entre coccinélidos nativos y exóticos.

Figura 4. Circulo de correlación entre variables del ensamble de coccinélidos (dependientes) y variables que describen el paisaje (predictoras) para la temporada de otoño.

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Coordenadas, área y edad de los 10 alfalfaes seleccionados para el estudio, Pirque, Región Metropolitana.

Tabla 2. Resumen de capturas de coccinélidos adultos por trampas amarillas.

Tabla 3. Capturas de coccinélidos adultos para cada temporada.

Tabla 4. Índice de agregación general (I_a) para el total de coccinélidos.

Tabla 5. Índice de agregación general (I_a) para los coccinélidos exóticos.

Tabla 6. Índice de agregación general (I_a) para los coccinélidos nativos.

Tabla 7. Índice de asociación espacial (X) entre coccinélidos nativos y exóticos para los 10 alfalfaes.

Tabla 8. Índice de asociación espacial (X) entre coccinélidos y áfidos para los 10 alfalfaes.

Tabla 9. Índice de asociación espacial (X) entre coccinélidos y dos variables propias de la alfalfa (altura y cobertura) para los 10 alfalfaes.

Tabla 10. Resultados de la prueba de Mantel para estimar la independencia espacial de la abundancia total de coccinélidos, exóticos y nativos.

Tabla 11. Valores de Q^2 para cada estación y para los tres primeros componentes.

Tabla 12. Pesos para las variables dependientes e independientes en los componentes con relevancia predictiva.

RESUMEN

Los sistemas agrícolas, usualmente considerados como desiertos biológicos, son reservorio de gran cantidad de especies nativas que utilizan este ambiente para obtener recursos tales como alimento o refugio. Una de las familias con una gran variedad de especies tanto nativas como exóticas en los agroecosistemas son los coccinélidos (Coleoptera: Coccinellidae), los cuales son especialmente abundantes en ciertos cultivos como la alfalfa, en donde cohabitan y comparten su principal alimento, los áfidos (Hemiptera: Aphididae).

Sin embargo los agroecosistemas son también ecosistemas frecuentemente perturbados, por ejemplo, por cosechas periódicas. Es así como el paisaje que rodea a los cultivos puede jugar un papel importante en las poblaciones de insectos que habitan los cultivos, ya que pueden ser hábitats utilizados para hibernar, estivar, como escape una vez que el cultivo es cosechado o para acceder a algún otro tipo de recurso complementario.

En el presente estudio se caracterizó, durante primavera, verano y otoño, el ensamble de coccinélidos asociados a cultivos de alfalfa en Pirque; se evaluó la coexistencia espacial de especies nativas y exóticas dentro de este cultivo; se analizó la asociación entre algunos atributos locales del cultivo y el ensamble de coccinélidos. Finalmente, se evaluó si la heterogeneidad del paisaje agrícola que rodea estos cultivos se relaciona con la abundancia de coccinélidos nativos y exóticos y su diversidad en alfalfa.

Los resultados muestran una variabilidad del ensamble a lo largo de la temporada, con algunas especies como *Adalia bipunctata* estrictamente primaverales, otras como *Eriopsis connexa* estivales, y la exótica *Hippodamia variegata* abundante en todas las temporadas, siendo la especie más abundante en todo el muestreo.

No se encontró una asociación espacial significativa entre la abundancia local de especies nativas y exóticas, ni entre los coccinélidos y otros atributos del cultivo.

El efecto de la heterogeneidad del paisaje sobre el ensamble de coccinélidos en alfalfa varía con la estación. Durante primavera, paisajes con abundancia de coberturas poco intervenidas como Bosquetes arbóreos o Cuerpos de agua favorecen la proporción de coccinélidos nativos en alfalfa. Durante el otoño, paisajes con parches pequeños y de forma irregular favorecen la abundancia de especies nativas y la diversidad de coccinélidos al interior del cultivo en tanto en verano no hubo relaciones significativas.

En general, se ha logrado cuantificar la dinámica de las poblaciones de coccinélidos en el área de estudio y se ha detectado aquellas coberturas que al estar presentes en el paisaje favorecen la diversidad de especies nativas en el cultivo, lo cual es un primer paso para manejar el paisaje de manera de fomentar la biodiversidad al interior del cultivo, un enfoque que ha sido poco explorado y que abre un gran campo de trabajo en el cual la conservación de la biodiversidad y el manejo de plagas pueden ir de la mano.

Palabras Claves: Coccinellidae, Paisaje, Ecología, Invasoras.

1. INTRODUCCIÓN

El cambio en el uso de la tierra y la introducción de especies exóticas son consideradas entre las principales amenazas para la biodiversidad (Sala *et al.*, 2000; Didham *et al.*, 2007). A la fecha se ha estimado que un 40% de la superficie terrestre ha sido modificada por usos antrópicos, principalmente para la agricultura (May, 2007). Hoy en día, la agricultura es uno de los usos de suelo más importantes a nivel mundial, y desde el año 1700 al 2000 el uso agrícola más los asentamientos humanos aumentaron desde un 5% a un 39% de la superficie libre de hielo del planeta (Ellis *et al.*, 2010) y probablemente ello seguirá ocurriendo mientras incrementa la población y sus requerimientos de alimento (Norris, 2008). Entre 1961 y 1996 la producción de alimento se duplicó (Tilman, 1999) y se estima que la demanda por estos bienes se duplicará nuevamente para el año 2050, lo que generará una presión para tener más suelos de uso agrícola, particularmente en países en desarrollo (Tilman *et al.*, 2002). Chile no es la excepción; los sistemas productivos se han establecido a lo largo de todo el territorio, reemplazando varios tipos de cobertura original, como bosques o matorrales (Echeverría *et al.*, 2006). Así, la agricultura ha generado una simplificación y homogenización de los ecosistemas a nivel mundial (Tilman, 1999), lo cual no solo genera una pérdida de hábitat para algunas especies nativas sino que, además, se deprimen servicios ecológicos importantes como la polinización y el control biológico, aspectos funcionales de la biodiversidad (Noss, 1990, Didham *et al.*, 2007). Adicionalmente, la simplificación y homogenización de los ecosistemas genera condiciones que favorecen el establecimiento de especies dañinas para la agricultura (Tilman, 1999), entre ellas muchas especies introducidas e incluso invasoras (Grez *et al.*, 2013).

Las especies invasoras son definidas por la convención de diversidad biológica como “especies introducidas que amenazan ecosistemas, hábitats o especies” (Perrings *et al.*, 2010) y pueden perjudicar a las especies nativas al depredarlas, transmitirles enfermedades, competir con ellas por recursos y desplazarlas, entre otras (Koch, 2003; Alyokhin & Sewell, 2004; Evans, 2004; Kenis *et al.*, 2009). En Chile se han introducido intencionalmente muchas especies, para distintos fines como la investigación (Measley *et al.*, 2012), peletería (Anderson *et al.*, 2006) o el control biológico (Zúñiga *et al.*, 1986a).

Dentro de la introducción de especies para el control biológico de plagas, ha sido especialmente frecuente la introducción de coccinélidos (Coleoptera: Coccinellidae), ya que

estos coleópteros son reconocidos como los depredadores de áfidos (Hemiptera: Aphididae) más eficientes y abundantes a nivel mundial (Dixon, 2000). A partir de 1975 se han introducido varias de estas especies exóticas en Chile para planes de control biológico. De hecho, solo en dicho año el INIA crió más de 300.000 individuos de coccinélidos, en su mayoría de especies exóticas (Zúñiga *et al.*, 1986b), y de éstas más de 200.000 fueron de la especie exótica *Hippodamia variegata* (Goeze), una especie que a esa fecha estaba ausente en el país (Zúñiga *et al.*, 1986a) y hoy en día es la más abundante en agroecosistemas de Chile central, situación que se ha relacionado con el descenso en la abundancia de *Eriopis conexa* (Germar), una especie nativa (Grez *et al.*, 2012). Esta relación negativa entre las poblaciones de especies nativas y exóticas sugiere una probable coexistencia espacial negativa entre estas especies, pero ello hasta el momento no ha sido evaluado.

Otro coccinélido introducido más recientemente al país es *Harmonia axyridis* (Pallas), especie introducida por primera vez en la provincia de Quillota en 1998 como controladora biológica en invernaderos. En los últimos años se ha observado un aumento significativo en su abundancia y su distribución geográfica (Grez *et al.*, 2010b), distribuyéndose en la actualidad desde la región de Coquimbo hasta la región de los Ríos (www.chinita-arlequin.uchile.cl/maps.php). Esto constituye un caso particular y de mucha preocupación pues es una especie invasora que ha provocado numerosos problemas en otras latitudes y que, por ser muy voraz y agresiva, puede desplazar a las especies nativas y además impactar negativamente la producción de frutas y sus derivados como el vino, e ingresar en grandes cantidades a las casas para invernar (Koch & Galvan, 2008; Brown *et al.*, 2011; Roy *et al.*, 2012).

A pesar que estas introducciones son una medida de manejo muy utilizada en la agricultura a nivel mundial, la relación entre la riqueza de depredadores y el control biológico no está del todo clara (Straub & Snyder 2006) y si bien en algunos casos se ha encontrado que la mayor diversidad de depredadores puede aumentar el control biológico (Straub & Snyder, 2008) en otros se ha observado lo opuesto (Finke & Denno, 2004). Adicionalmente, se ha propuesto que una mayor riqueza de especies puede ser esencial para mantener las funciones ecosistémicas en un escenario de mayores fluctuaciones ambientales, lo cual se ha anticipado que ocurra en los próximos años (Tschamntke *et al.*, 2007). Tampoco está claro que las invasiones disminuyan la riqueza de especies, ya que si las introducciones son mayores que las extinciones en determinada área, la riqueza de especies en términos absolutos aumentará (Sax *et al.*, 2002), aunque si una especie aumenta su abundancia

relativa y domina el ensamble, la diversidad del sistema puede bajar a pesar que la riqueza de especies aumente.

Los coccinélidos presentan en los agroecosistemas de Chile central una dinámica temporal caracterizada por una variabilidad en el ensamble de especies a lo largo de la temporada. Es así como en cultivos de alfalfa (*Medicago sativa* L.), un cultivo común en la zona central de Chile que presenta gran abundancia de áfidos (Blackman & Eastop, 2000) y de coccinélidos (Zaviezo *et al.*, 2004; Zaviezo *et al.*, 2006; Rebolledo *et al.*, 2007; Grez *et al.*, 2008; Grez *et al.*, 2010a, Grez *et al.* 2013), algunas especies tienen dos picos de abundancia, en primavera y otoño, mientras otras sólo uno y -si bien la mayoría coexiste a lo largo de la temporada- ellas alcanzan diferentes abundancias relativas en el tiempo (Grez *et al.*, 2010a). Ello puede depender de cuán generalista sea cada especie en el uso de los recursos alimenticios y del hábitat. Por ejemplo, Evans & Toler (2007) observaron en Utah que los coccinélidos nativos responden solamente a variaciones en su alimento principal (áfidos), en tanto una especie exótica responde tanto a las variaciones de áfidos como a las de una presa alternativa, lo cual puede significar que las especies exóticas pueden resistir mejor los períodos en que la abundancia de áfidos es baja, a diferencia de las nativas. Algo similar podría estar ocurriendo en Chile. Experimentos en laboratorio sugieren que la especie nativa *E. connexa* es más sensible a la escasez de áfidos que la exótica *H. variegata*, disminuyendo su crecimiento corporal y reproducción (Grez *et al.*, 2012). Se ha observado, además, que en plantas de cardo (*Silybum marianum* (L.) Gaertn.), en las cuales abunda el áfido *Uroleucon aeneus* (Hille Ris Lambers) (Fuentes-Contreras *et al.*, 1997), *H. variegata* e *Hippodamia convergens* (Guérin-Méneville) se agrupan, posiblemente para alimentarse de este áfido que sería su presa alternativa. *Eriopis connexa*, en tanto, rara vez se encuentra en este cardo y, según ensayos de laboratorio, no se alimenta de *U. aeneus* (A.A. Grez, datos no publicados). Ello podría dar cuenta de por qué *H. variegata* persiste en abundancias muy altas en verano, que es cuando los áfidos prácticamente desaparecen de los cultivos de alfalfa (Grez, 1997; Grez *et al.*, 2005), pues ella podría hacer uso de recursos alternativos en el paisaje. Estos cambios temporales en las abundancias de coccinélidos podrían también modular la coexistencia de especies nativas y exóticas al interior de los cultivos.

La variabilidad temporal de las poblaciones de coccinélidos también se puede observar en la dimensión espacial. Las poblaciones de insectos depredadores pueden distribuirse de manera parchosa o agregada, con áreas de gran abundancia relativa en el campo, debido en parte a su concentración alrededor de áreas de gran abundancia de presas, las cuales

usualmente también se distribuyen de manera agregada (Hughes, 1996; Pearce & Zalucki, 2006). Otros procesos que pueden estar modulando esta distribución no azarosa de los insectos en el campo pueden ser la altura (Elliott *et al.*, 2002) o densidad de las plantas (Yamamura, 1999). Así por ejemplo, especies de insectos de mayor talla prefieren vegetación más densa para evitar ser depredadas (Brose, 2003).

La composición y estructura del ensamble de coccinélidos en un cultivo puede depender, además, del tipo de vegetación que lo rodea (Gardiner *et al.*, 2009). Por ello, al considerar variables del paisaje que rodea al cultivo se puede mejorar la capacidad de predecir la composición y abundancia del ensamble de coccinélidos al interior de éste (Elliott *et al.*, 2002). Por ejemplo, en alfalfa de la comuna de Pirque durante el otoño *H. variegata* domina en aquellos cercanos a viñas y cultivos anuales, no así en los con bordes más permanentes, como setos vivos arbóreos, donde el ensamble es más diverso, en tanto *Cycloneda sanguinea* (L.), *Psyllobora picta* (Germain) y *Adalia bipunctata* (L.) son más abundantes en alfalfa cuando este cultivo está cerca de Eucaliptus (*Eucalyptus globulus* Labill.) y Acacios (*Robinia pseudoacacia* L.) (Grez *et al.*, 2010a). Por otra parte, las distintas especies de coccinélidos usan diferencialmente los distintos tipos de cobertura encontrados en el paisaje agrícola de Chile central, siendo las especies de coccinélidos exóticos son por lo general “especialistas en hábitat perturbados”, donde se encuentran en mayor abundancia y proporción en relación a las especies nativas (Grez *et al.*, 2013), lo que significa que el cambio de uso de suelo hacia hábitats más perturbados favorece a las especies exóticas en perjuicio de las nativas. Este uso diferencial puede además ser variable en el tiempo, dependiendo por ejemplo de la variabilidad temporal en la oferta de recursos ofrecidos por cada cobertura, y generando así dinámicas metapoblacionales (Levins, 1970; Hanski, 1998) o el derrame de individuos entre distintos tipos de hábitats adyacentes (“spillover” *sensu* Rand *et al.*, 2006), incluyendo la alfalfa. Por ello, un análisis acabado debe integrar la heterogeneidad espacial a varias escalas (local y de paisaje) junto a la variabilidad temporal propia de los ecosistemas a los largo de varias temporadas, lo cual es usualmente ignorado debido a la dificultad metodológica que conlleva abarcar tantas variables.

En la literatura mundial, pocos estudios han correlacionando características que representen el paisaje y variables propias del cultivo con el ensamble de los enemigos naturales al interior éste (Gardiner *et al.*, 2009).

En la presente tesis se investigó el efecto de variables a escala local y de paisaje sobre el ensamble de coccinélidos en alfalfa, considerando además la variabilidad temporal en sus respuestas a lo largo de la temporada.

2. HIPÓTESIS

La composición y estructura del ensamble de coccinélidos nativos y exóticos en cultivos de alfalfa se relaciona con atributos propios del cultivo (altura, densidad de plantas y de áfidos) y del paisaje que lo rodea (estructura).

3. OBJETIVO GENERAL

Evaluar si existe una relación entre los atributos al interior del cultivo y del paisaje agrícola con la abundancia y distribución espacio-temporal de coccinélidos nativos y exóticos asociados a cultivos de alfalfa en la comuna de Pirque.

4. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- i. Describir, en distintas épocas del año, el ensamble de coccinélidos asociados a cultivos de alfalfa en Pirque inmersos en paisajes agrícolas.
- ii. Evaluar cuantitativamente la coexistencia espacial de especies nativas y exóticas dentro de cultivos de alfalfa en Pirque inmersos en paisajes agrícolas con diferente composición y diversidad de hábitats.
- iii. Analizar si existe una asociación entre atributos al interior del cultivo (densidad de áfidos, altura y densidad de la alfalfa) y la composición del ensamble de coccinélidos nativos y exóticos en el mismo alfalfal.
- iv. Analizar si existe una asociación entre la heterogeneidad del paisaje agrícola que rodea cultivos de alfalfa y la estructura del ensamble de coccinélidos nativos y exóticos al interior del cultivo.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. Sitio de estudio

El estudio fue realizado en la comuna de Pirque, Santiago ($33^{\circ}40'S$ $70^{\circ}34'O$), entre primavera de 2010 y otoño de 2011. En dicha comuna se eligieron 10 alfalfaes entre uno a tres años de edad, de 1 a 10 hectáreas y separados por al menos 2 kilómetros (Figura 1, Tabla 1). Estos alfalfaes están inmersos en un paisaje de uso principalmente agrícola, aunque también existen parches de matorral nativo o áreas urbanas (Figura 1).

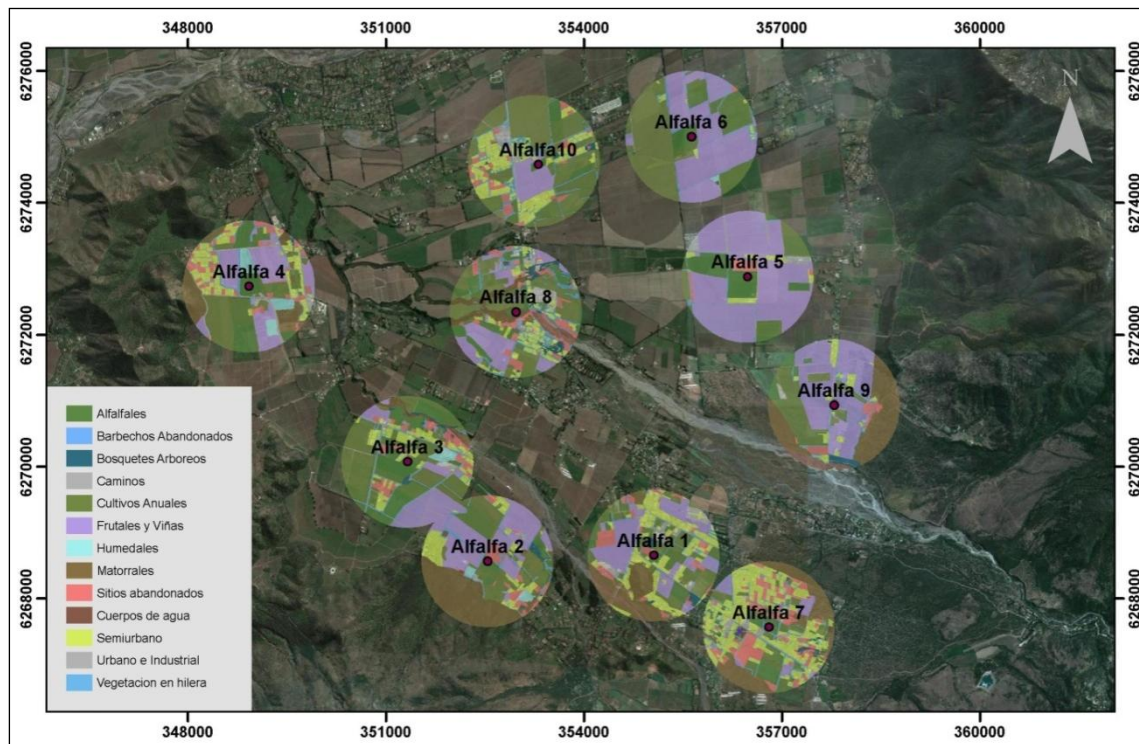


Figura 1. Ubicación de los alfalfaes focales en la localidad de Pirque y su respectivo sub-paisaje. Se indican en colores las distintas coberturas presentes en los sub-paisajes.

Tabla 1. Coordenadas (UTM WGS84, 19s), área y edad desde la siembra de los 10 alfalfaes seleccionados para el estudio, Pirque, Región Metropolitana.

Alfalfal	X	Y	Área (Ha)	Edad (Años)
1	355056	6268654	2	3
2	352539	6268567	3,5	2
3	351327	6270073	1,8	2
4	348925	6272732	9,8	1
5	356481	6272879	6	2
6	355629	6275003	5	1,5
7	356800	6267565	3	2,5
8	352971	6272348	5	2
9	357789	6270934	1	1
10	353314	6274579	2,8	1

5.2. Métodos según objetivo

5.2.1. Objetivo específico 1: *Describir, en primavera, verano y otoño, el ensamble de coccinélidos asociados a cultivos de alfalfa en Pirque inmersos en paisajes agrícolas.*

Para cumplir con este objetivo, se instalaron 20 trampas amarillas pegajosas en el centro de cada uno de los 10 alfalfaes. Dichas trampas consistían en láminas de cartulina de 15 x 25 cm recubiertas de un plástico amarillo untado con el adhesivo Tangle-Trap® (The Tanglefoot Company®, Grands Rapids USA) por ambos lados. Estas fueron emplazadas sobre un tubo de PVC a 1 m de altura, cada una separada por 10 m en el centro del alfalfal. Las trampas pegajosas principalmente capturan coccinélidos adultos y no larvas, ya que éstas al no ser voladoras difícilmente son atrapadas. Sin embargo, es un buen método para caracterizar la fauna debido a que las trampas permanecen por largo tiempo en el campo, capturando individuos que están activos a distintas horas del día, lo que no se logra con otros métodos como las redes entomológicas. Estas trampas se colocaron en primavera (14 septiembre al 8 octubre), en verano (13 diciembre al 17 enero) y en otoño (11 abril al 16 mayo) para ser revisadas a los 7 y 14 días desde la fecha de su instalación, luego de lo cual se retiraron del campo. En laboratorio, los coccinélidos capturados se identificaron a nivel de especies

(González, 2008) y se contaron. Con esta información, se calculó la abundancia de coccinélidos nativos y exóticos, por cada especie y para el total de coccinélidos en cada estación y para todo el período de estudio. Además se calculó la abundancia relativa de especies nativas y exóticas, la riqueza de especies y la diversidad del ensamble, calculado como el índice de Simpson cuyo cálculo es $D = 1/\sum(n/N)^2$, donde n es el número de individuos de una especie y N es el total de individuos en los 10 alfalfales para cada temporada. Un mayor valor del índice indica una mayor diversidad en el ensamble. Se calculó también el índice de equitabilidad de Pielou's (J), el cual se calcula como $J = H/\ln(S)$, donde H es el índice de Shannon-Wiener y S es el número total de especies en el ensamble. Cuando J es cercano a 0 la distribución es muy dispareja, es decir con pocas especies muy abundantes y muchas raras, por el contrario cuando este índice es cercano a 1 la distribución es pareja, y todas las especies tienen abundancias más similares.

5.2.2. *Objetivo específico 2: Evaluar la coexistencia espacial de especies nativas y exóticas dentro de cultivos de alfalfa en Pirque inmersos en paisajes agrícolas con diferente heterogeneidad.*

Para evaluar la coexistencia espacial de las especies de coccinélidos nativos y exóticos de manera espacialmente explícita, en el centro de cada alfalfal se estableció una grilla de 60 x 60 m, con la ayuda de huinchas de 60 m y brújulas. Dicha grilla estuvo compuesta por puntos de muestreos homogéneamente separados cada 10 m, totalizando 49 puntos de muestreo por alfalfal. Alrededor de cada punto de muestreo se pasó ocho veces una red entomológica de 25 cm de diámetro, cubriendo un área aproximada de 4 m². Luego, se contaron e identificaron todos los coccinélidos capturados y posteriormente fueron devueltos al campo. La red entomológica ha sido indicada como uno de los métodos más eficientes para estimar la densidad de coccinélidos en alfalfa (Elliott & Michels, 1997) y es un método que colecta los individuos que están posados en la planta en un mismo momento, por lo que fue elegido para este objetivo (coexistencia espacio-temporal de especies). Debido a que este método permite capturar tanto adultos como larvas, ambos fueron considerados en el presente objetivo. Esta actividad se repitió dos veces en primavera (14 al 24 de septiembre y 14 de octubre al 5 de noviembre), dos veces en verano (13 diciembre al 3 de enero y desde el 17 al 31 de enero) y una vez en otoño (18 marzo al 11 abril). Cada muestreo se realizó desde las 11 hasta las 17 horas, que es el periodo del día en que los coccinélidos están activos en el follaje (Ximenez-Embun *et al.*, 2014).

Para cada muestreo, la distribución espacial de las especies nativas y exóticas se analizó con el Análisis Espacial por Índices de Distancia, incluido en el software SADIE, el cual fue desarrollado para el análisis estadístico de datos ecológicos en forma de conteos espacialmente explícitos (Perry *et al.*, 1999).

El programa calcula una serie de índices para cuantificar la distribución de los datos. Uno de éstos es el índice de agregación general (I_a), el cual se calculó para cada grilla, que caracteriza el patrón espacial de los datos ingresados (distribución agregada, aleatoria ó regular) para solo un grupo de datos (e.g.: Coccinélidos nativos). Si los datos son agregados espacialmente (y por ende la población), el índice I_a será superior a la unidad (>1) (Thomson & Hoffmann 2013) y su probabilidad asociada (P_a) será significativa cuando sea menor a 0,05, por el contrario, si los datos se distribuyen regularmente en el espacio este índice será menor a la unidad ($I_a < 1$) y su probabilidad será superior a 0,95. Si la probabilidad es entre 0,05 y 0,95 la distribución de la población es aleatoria.

Con el mismo programa se calculó el índice de agrupación local (V_x), el cual indica el grado en que cada punto de muestreo contribuye al I_a general de la grilla. El valor de V_x , puede indicar un parche (agrupación de valores elevados o V_i) o un claro (agrupación de valores bajos o V_j) de valores (Thomson & Hoffmann 2013).

Para analizar la correlación entre dos grupos de datos (i.e., coccinélidos nativos y exóticos), SADIE utiliza el índice de asociación espacial (X). Perry (1998) señala que dos poblaciones pueden estar espacialmente asociadas de manera positiva, disociadas negativamente, o distribuidas de forma independiente (Perry, 1998) y éste índice identifica cuál de estas interacciones se está dando.

El índice de asociación X compara los valores de V_x para dos set de datos que comparten la misma posición en el espacio. Cuando existe una gran coincidencia de valores elevados (parches) o valores bajos (claros) X toma un valor positivo, el que indica agrupación espacial; por el contrario, coincidencias de V_x con V_i (claros de una población con parches de otro o viceversa) indican una disociación espacial de los dos sets de datos y el valor de X será negativo (Perry & Dixon, 2002).

Con el software SADIE también se calculó el índice X_p que indica el grado en que cada punto de muestreo contribuye al valor del índice de asociación X. Este índice X_p , al ser mapeado en un gráfico en dos dimensiones con el software SURFER (Golden Software Inc.,

Colorado), genera mapas de contornos que indican en los sectores de la grilla en que las dos poblaciones a comparar están asociadas de manera positiva y otros sectores en que están asociadas de manera negativa.

5.2.3. Objetivo específico 3: *Analizar si existe una asociación entre atributos al interior del cultivo (densidad de áfidos, altura y densidad de la alfalfa) y la composición del ensamble de coccinélidos nativos y exóticos.*

En las grillas descritas anteriormente, previo a pasar las redes entomológicas para coleccionar los coccinélidos, en cada punto de muestreo se cortaron tres ramillas de alfalfa de 15 cm cada una, las que se guardaron en bolsas de papel para luego determinar mediante conteo directo en laboratorio la cantidad de áfidos punto a punto. En cada punto también se midió, para las temporadas de verano y otoño, la altura de la alfalfa y el porcentaje de cobertura de la misma en un radio de 1 metro.

Estos datos (abundancia de áfidos, altura y cobertura de alfalfa en cada punto de la grilla) fueron analizados de la misma manera que en el objetivo 2, pero en vez de obtener el índice de asociación (X) entre coccinélidos nativos y exóticos se calculó dicho índice entre variables propias del ensamble de coccinélidos (la abundancia total, la de exóticas y de nativas punto a punto) contra variables que describan el cultivo, como son su altura, cobertura o la cantidad de áfidos que alberga en cada punto de muestreo dentro de la grilla.

5.2.4. Objetivo específico 4: *Analizar si existe una asociación entre la heterogeneidad del paisaje agrícola que rodea cultivos de alfalfa y la composición del ensamble de coccinélidos nativos y exóticos.*

Se realizó preliminarmente una prueba de Mantel (Mantel 1967, Mantel & Valand 1970) de 10.000 iteraciones con el programa de libre acceso R, la cual nos indica si la composición de los coccinélidos está determinada por la distancia geográfica entre los alfalfaes.

Esta tesis se enmarca dentro del proyecto FONDECYT 1100159 en el que se analizó la heterogeneidad del paisaje agrícola que rodea cada uno de los alfalfaes seleccionados (Hernández y Acuña, 2010¹). Para ello, desde el centro de cada alfalfal se estableció un área

¹ Hernández J & Acuña P (2010). Análisis y caracterización de la estructura del paisaje en los agrosistemas de la comuna de Pirque, Región Metropolitana, Chile. Laboratorio de Geomática y Ecología del Paisaje, Facultad de Ciencias Forestales y de Conservación de la Naturaleza, Universidad de Chile. Informe para Proyecto FONDECYT 1100159.

circular o sub-paisaje de 1 km de radio (314 hectáreas) (Figura 1) ya que esta distancia ha resultado generalmente la que mejor predice las abundancias locales de insectos (Rand & Tscharrntke 2007). Dentro de dicha área, para caracterizar la heterogeneidad composicional del paisaje se categorizó toda la cobertura existente en alguna de las siguientes clases: cultivos anuales, caminos, cuerpos de agua, urbano e industrial, semiurbano, alfalfaes, bosquetes arbóreos, frutales y viñas, humedales, matorrales, sitios abandonados y vegetación en hilera, y se calculó el índice modificado de diversidad de Simpson.

Para realizar esta clasificación se recopilaron las coberturas digitales vectoriales necesarias para construir la cartografía base del área de estudio. Todas las capas de datos fueron georeferenciadas a WGS84 UTM 19s e integradas en ambiente SIG (ArcGIS 9.3 ESRI, Redlands, CA, USA).

Además, para diferenciar en detalle las diferentes clases se utilizaron imágenes satelitales del año 2010, disponibles en la plataforma Google Earth (SPOT 5) y con la ayuda de puntos de control de terreno tomados mediante un navegador GPS Garmin etrex vista Cx se definieron las 13 clases antes mencionadas.

Con esta información, se calcularon algunas métricas del paisaje utilizando la extensión *Patch Analyst* de ArcGIS®, extensión desarrollada por Rempel *et al.* (2008) que facilita el análisis espacial y permite modelar las relaciones espaciales entre los elementos que componen el paisaje.

Las métricas de heterogeneidad configuracional calculadas fueron la forma promedio de parches (en el cual un valor superior indica parches más irregulares), densidad de borde y tamaño promedio de parches. Se calculó también el Índice modificado de diversidad de Simpson para caracterizar la heterogeneidad composicional.

Con las métricas del paisaje calculadas por Hernández & Acuña (2010) se evaluó la asociación entre la composición del ensamble de coccinélidos y la heterogeneidad composicional y configuracional del paisaje. Para ello se utilizó PLS (*Partial least squares regression*), el cual fue desarrollado en la década de los 60's para estudios económicos (Wold, 1975), pero en los últimos años ha sido muy utilizada en estudios ecológicos (Carrascal *et al.*, 2009) debido a que es un método que permite construir modelos predictivos incluso cuando los factores son muchos y están relacionados (Tobias, 2003). Esta técnica

calcula un modelo predictivo utilizando una serie de componentes, los cuales son elegidos con el criterio de mínimo PRESS (*Predicted Residual sum of squares*).

Las variables dependientes utilizadas fueron atributos de ensamble de coccinélidos al interior de cada alfalfal focal, como el índice de diversidad de Simpson, la abundancia total, abundancia de especies nativas, abundancia de especies exóticas y la proporción de especies nativas en el ensamble para cada estación (calculados en el objetivo 1). Dentro de las variables independientes se consideraron los atributos de la heterogeneidad composicional y configuracional antes mencionados y el tamaño del alfalfal central (Tabla 1).

Tres medidas de validez de los modelos son entregadas: R^2X que es la proporción de la varianza en la matriz que las variables predictoras utilizan en el modelo; R^2Y es la proporción en la variable respuesta que es explicada por el modelo y Q^2 , un índice que si es mayor que cero, implica que el modelo tiene relevancia predictiva y un valor negativo implica la falta de relevancia predictiva (Johansson & Nilsson, 2002; Chin, 2010).

Los resultados del análisis PLS se graficaron en un “círculo de correlación” en cuyos ejes están los dos primeros componentes del PLS, representados por los pesos de cada variable (Tenenhaus *et al.*, 2005), el signo de los pesos indica el sentido en que las variables están relacionadas entre sí; así dos variables de igual signo están relacionadas positivamente y dos variables de signo opuesto están relacionadas negativamente. El R^2Y , R^2X y Q^2 entregados en el círculo de correlación corresponden a los valores de dichos índices sólo para los componentes graficados.

El programa genera un índice llamado VIP (*Variable Importance in the Projection*) el cual indica la influencia relativa de cada variable predictora en el modelo. Las variables con el VIP superior a 0,8 son consideradas las más relevantes para explicar variaciones en la variable respuesta (Tenenhaus, 1998), y fueron las variables que cumplen con esta condición, junto con un peso mayor a 0,6 y con un Q^2 positivo al segundo componente, aquellas que fueron consideradas significativas para los efectos del presente objetivo.

Los análisis PLS fueron realizados utilizando el módulo PLS disponible en XLSTAT^{MR}.

6. RESULTADOS

6.1. **Objetivo específico 1:** Describir en primavera, verano y otoño, el ensamble de coccinélidos asociados a cultivos de alfalfa en Pirque inmersos en paisajes agrícolas.

Sumando todas las temporadas de captura por las trampas amarillas, se capturaron 8991 coccinélidos, distribuidos en 19 especies de las cuales 6 corresponden a especies exóticas y 13 a especies nativas (Tabla 2).

La riqueza de especies en la muestra fue mayor en verano (17 especies), seguido por la primavera (14 especies) y otoño (13 especies), en tanto la abundancia total de coccinélidos fue mayor en verano, seguido por otoño y primavera. En todas las temporadas la abundancia de especies nativas fue menor que la de las exóticas, con un 15,1% en primavera, un 24,1% en verano y solo un 3,6% en otoño. De acuerdo al índice de diversidad de Simpson, el ensamble fue más diverso en primavera, seguido por otoño y luego por verano y de acuerdo al índice de equitabilidad el ensamble fue más homogéneo en primavera, seguido por otoño y verano (Tabla 2).

Tabla 2. Resumen de capturas de coccinélidos adultos por trampas amarillas. La riqueza de especies exóticas (E) y nativas (N) se indica entre paréntesis.

Estación	Diversidad (Simpson)	Equitabilidad (J)	Riqueza especies	Abundancia nativas	Abundancia exóticas	Abundancia total
Primavera	4,53	0,7	14 (5E + 9N)	332 (15,1%)	1864 (84,9%)	2196
Verano	1,81	0,33	17 (6E + 11N)	1055 (24,1%)	3318 (75,9%)	4373
Otoño	2,28	0,43	13 (6E + 7N)	87 (3,6%)	2335 (96,4%)	2422
Total	2,97	0,53	19 (6E + 13N)	1474 (16,4%)	7517 (83,6)	8991

Las especies dominantes, al sumar las tres estaciones de muestreo, fueron en orden descendente de abundancia: *H. variegata*, *H. axyridis*, *E. connexa* y *A. bipunctata*, las cuales representan el 86,7% de todos los coccinélidos capturados (Tabla 3). De ellas, solo *E. connexa* es una especie nativa.

Al analizar las abundancias por estación se observa que durante primavera las especies más abundantes fueron las exóticas *A. bipunctata*, seguida por *H. axyridis* e *H. variegata*. La primera fue encontrada en gran abundancia y representó casi un 40% del ensamble para esta estación, no obstante en primavera y otoño fue muy escasa, representando sólo un 0,7% y un 0,2%, respectivamente (Tabla 3, Figura 2).

En verano, las especies dominantes fueron *H. variegata* y *E. connexa*, alcanzando esta última durante el verano la mayor abundancia de todo el período de estudio, con un 20,1% del ensamble, mientras que en primavera y otoño representó tan solo un 1 y un 1,7% respectivamente. Las otras especies fueron poco abundantes durante este período y la suma de todas ellas representa menos del 9% del ensamble estival (Tabla 3, Figura 2).

Durante otoño, las tres especies más abundantes fueron *H. variegata*, *H. axyridis* e *H. convergens*, tres especies exóticas entre las cuales abarcan más del 95% de todas las capturas de esta estación (Tabla 3, Figura 2).

Los resultados mostrados aquí corresponden a la suma de los 10 alfalfaes, no obstante existieron diferencias entre los distintos alfalfaes tanto en abundancia como en la composición del ensamble de coccinélidos (Anexo 1). En los siguientes resultados se describirá la relación que hay entre la composición del ensamble y cada alfalfal de manera individual.

Tabla 3. Capturas de coccinélidos adultos para cada temporada. Se indica si las especies son nativas (N) o exóticas (E).

Especies	Primavera	Verano	Otoño	Total	%
<i>Adalia bipunctata</i> (E)	856	31	5	892	9,9
<i>Harmonia axyridis</i> (E)	402	33	612	1047	11,6
<i>Hippodamia convergens</i> (E)	117	112	252	481	5,4
<i>Hippodamia variegata</i> (E)	327	3128	1459	4914	54,7
<i>Olla v-nigrum</i> (E)	162	4	4	170	1,9
<i>Scymnus loewii</i> (E)	0	10	3	13	0,1
<i>Adalia angulifera</i> (N)	69	31	0	100	1,1
<i>Adalia deficiens</i> (N)	73	6	10	89	1
<i>Cicloneda fulvipennis</i> (N)	63	2	0	65	0,7
<i>Cicloneda sanguinea</i> (N)	100	27	14	141	1,6
<i>Coleomegilla quadrifasciata</i> (N)	1	0	0	1	0
<i>Cycloneda eryngii</i> (N)	0	0	1	1	0
<i>Eriopis connexa</i> (N)	21	879	40	940	10,5
<i>Eriopis eschscholtzi</i> (N)	0	37	0	37	0,4
<i>Hyperaspis funesta</i> (N)	0	9	1	10	0,1
<i>Hyperaspis sphaeridioides</i> (N)	2	59	14	75	0,8
<i>Parasidis porteri</i> (N)	0	1	0	1	0
<i>Psyllobora picta</i> (N)	1	1	0	2	0
<i>Scymnus bicolor</i> (N)	2	3	7	12	0,1

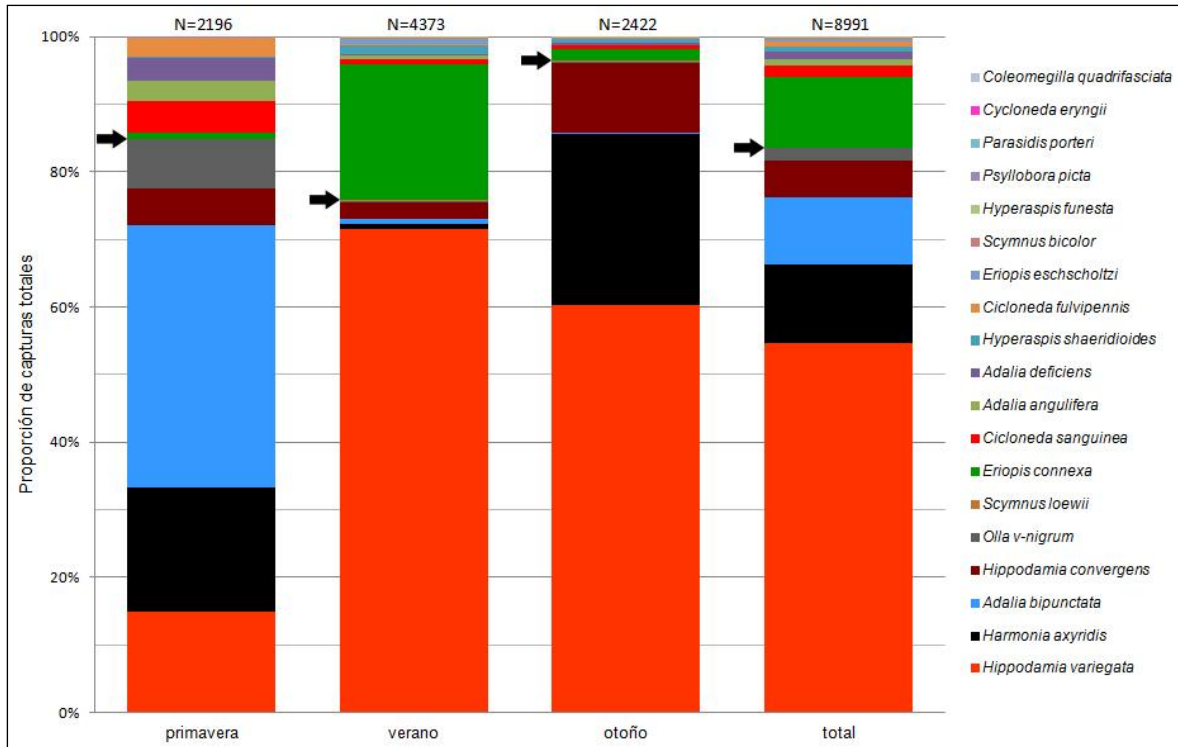


Figura 2. Abundancia relativa de coccinélidos en alfalfa en primavera, verano, otoño y en la suma de las temporadas durante 2010-2011 en Pirque. La flecha indica que de ese punto hacia abajo la columna está compuesta únicamente por especies exóticas.

6.2. Objetivo específico 2: Evaluar cuantitativamente la coexistencia espacial de especies nativas y exóticas dentro de cultivos de alfalfa en Pirque inmersos en paisajes agrícolas con diferente composición y diversidad de hábitats.

Con respecto al muestreo en las grillas, al sumar todos los muestreos de la temporada se capturaron 14 especies de coccinélidos de las cuales 6 son especies exóticas –las mismas encontradas en el objetivo anterior- y 8 son especies nativas. El número total de individuos capturados fueron 6878 coccinélidos adultos y 4199 larvas, encontrándose las mayores abundancias de adultos como de larvas durante el segundo muestreo de primavera (Anexo 2).

Para el ensamble total de coccinélidos, en 16 de 50 grillas el índice de agregación general (I_a) fue significativo y mayor a 1 (Tabla 4). Algo similar ocurrió con los coccinélidos exóticos, donde en 17 de 50 grillas ocurrió una agrupación significativa, 16 de las cuales fueron mayor a 1 (Tabla 5). En los coccinélidos nativos, en 9 de 50 grillas el I_a fue significativo, de las que 8 tuvieron un I_a mayor a 1 (Tabla 6).

Tabla 4. Índice de agregación general (I_a) para el total de coccinélidos. Entre paréntesis se muestra la probabilidad y con asteriscos se indican las asociaciones significativas ($0,95 < p < 0,05$).

Alfalfal	Primavera 1	Primavera 2	Verano 1	Verano 2	Otoño
1	1,25(0,074)	1,77(0,001)*	0,94(0,56)	1,36(0,032)*	1,11(0,23)
2	1,08(0,263)	1,22(0,101)	0,96(0,537)	0,92(0,652)	0,96(0,55)
3	0,94(0,579)	1,41(0,014)*	1,71(0,001)*	1,41(0,024)*	1,08(0,247)
4	1,38(0,033)*	0,99(0,461)	0,93(0,653)	1,05(0,307)	1(0,438)
5	1,24(0,094)	1,33(0,039)*	1,03(0,345)	0,89(0,732)	0,86(0,798)
6	0,81(0,919)	1,16(0,164)	1,37(0,024)*	1,06(0,297)	1,2(0,121)
7	0,1(0,441)	1(0,419)	1,28(0,061)	1,36(0,038)*	1,04(0,355)
8	0,93(0,603)	1,34(0,031)*	1,08(0,235)	0,8(0,937)	0,86(0,925)
9	1,32(0,044)*	1,69(0,001)*	1,24(0,083)	1,26(0,081)	1,45(0,017)*
10	1,35(0,03)*	1,26(0,074)	1,28(0,06)	1,83(0,001)*	1,92(0,001)*

Tabla 5. Índice de agregación general (I_a) para los coccinélidos exóticos. Entre paréntesis se muestra la probabilidad y con asteriscos se indican las asociaciones significativas ($0,95 < p < 0,05$). ND: no hay datos suficientes para el análisis.

Alfalfal	Primavera 1	Primavera 2	Verano 1	Verano 2	Otoño
1	1,27(0,084)	1,43(0,021)*	1,09(0,256)	1,07(0,264)	1,10(0,236)
2	1,27(0,066)	1,22(0,097)	0,92(0,675)	0,95(0,541)	1,00(0,429)
3	0,87(0,783)	1,34(0,032)*	1,43(0,017)*	1,54(0,005)*	1,06(0,302)
4	1,58(0,003)*	1,07(0,282)	ND	1,54(0,004)*	1,11(0,233)
5	1,40(0,022)*	1,04(0,337)	1,08(0,25)	0,94(0,581)	0,74(0,993)*
7	1,07(0,288)	0,93(0,621)	ND	1,19(0,14)	1,37(0,02)*
7	1,05(0,325)	1,03(0,369)	1,94(0,001)*	1,32(0,049)*	1,04(0,349)
8	0,88(0,756)	1,39(0,026)*	1,15(0,16)	1,12(0,21)	0,86(0,831)
9	1,17(0,154)	0,18(0,001)*	1,13(0,18)	1,18(0,14)	1,40(0,027)*
10	1,31(0,063)	1,24(0,078)	1,53(0,005)*	1,71(0,002)*	1,89(0,001)*

Tabla 6. Índice de agregación general (I_a) para los coccinélidos nativos. Entre paréntesis se muestra la probabilidad y con asteriscos se indican las asociaciones significativas ($0,95 < p < 0,05$).

Alfalfal	Primavera 1	Primavera 2	Verano 1	Verano 2	Otoño
1	1,03(0,367)	1,69(0,001)*	0,82(0,905)	1,64(0,002)*	0,95(0,57)
2	0,94(0,598)	1,07(0,284)	1,24(0,084)	1,05(0,329)	0,90(0,687)
3	1,29(0,047)*	1,10(0,231)	1,19(0,118)	0,89(0,731)	1,01(0,425)
4	1,10(0,212)	0,91(0,660)	0,93(0,653)	0,90(0,656)	0,97(0,507)
5	0,85(0,857)	1,45(0,013)*	0,81(0,945)	1,06(0,303)	1,18(0,127)
6	0,88(0,741)	1,38(0,021)*	1,44(0,014)*	1,47(0,011)*	1,01(0,395)
7	0,88(0,764)	0,77(0,981)*	1,07(0,28)	0,96(0,545)	0,87(0,816)
8	0,96(0,525)	1,43(0,015)*	1,17(0,145)	1,10(0,233)	0,88(0,766)
9	1,21(0,108)	0,79(0,944)	0,92(0,663)	1,11(0,233)	1,01(0,384)
10	1,01(0,431)	1,09(0,248)	0,83(0,874)	1,07(0,284)	0,98(0,461)

El índice de asociación espacial (X) señala que sólo en 3 de las 50 grillas hubo una asociación significativa entre los coccinélidos nativos y exóticos y en estas tres la asociación fue positiva (Tabla 7). Algunos mapas de contornos obtenidos con el software SURFER se muestran en la Figura 3.

Tabla 7. Índice de asociación espacial (X) entre coccinélidos nativos y exóticos para los 10 alfalfales. Entre paréntesis se indica la probabilidad y los asteriscos indican las asociaciones significativas. ND: no hay datos suficientes para el análisis.

Alfalfal	Primavera 1	Primavera 2	Verano 1	Verano 2	Otoño
1	0,744 (0,312)	-0,724 (0,668)	0,052 (0,386)	0,004 (0,48)	ND
2	0,104 (0,25)	0,399 (0,006)*	0,043 (0,399)	-0,026 (0,53)	-0,162 (0,643)
3	0,12 (0,214)	0,215 (0,079)	0,055 (0,421)	0,002 (0,461)	-0,05 (0,118)
4	-1,886 (0,894)	0,042 (0,407)	ND	-0,129 (0,737)	0,079 (0,306)
5	0,491 (0,345)	0,145 (0,174)	0,046 (0,391)	0,245 (0,046)*	0,113 (0,281)
6	-0,053 (0,57)	0,065 (0,329)	0,167 (0,24)	-0,099 (0,73)	0,081 (0,316)
7	0,327 (0,025)*	0,14 (0,196)	-0,073 (0,677)	0,027 (0,422)	-0,019 (0,265)
8	-0,031 (0,528)	-0,201 (0,898)	0,105 (0,277)	-0,195 (0,905)	-0,009 (0,284)
9	0,197 (0,133)	0,112 (0,239)	0,008 (0,53)	0,243 (0,069)	0,04 (0,416)
10	-0,037 (0,538)	0,081 (0,269)	-0,114 (0,758)	-0,102 (0,719)	0,083 (0,305)

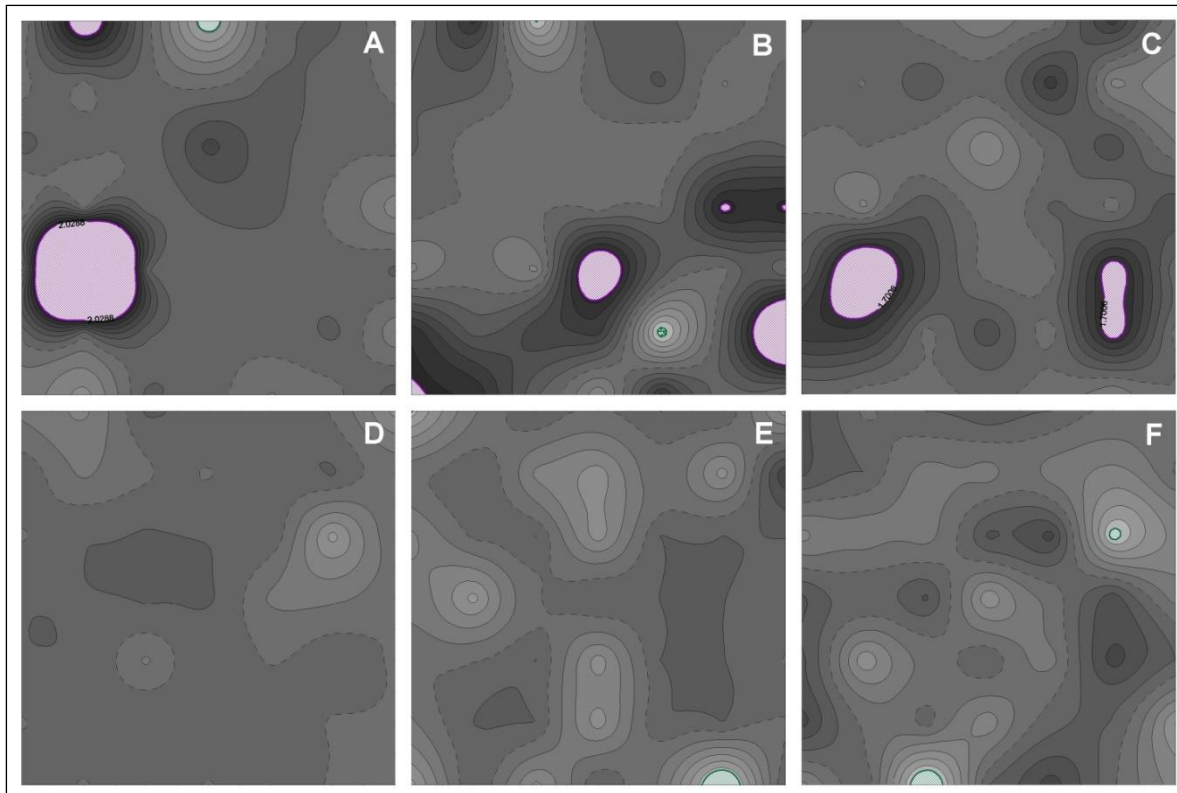


Figura 3. Mapas de asociación espacial entre coccinélidos nativos y exóticos. A: alfalfal 7, primer muestreo de primavera; B: alfalfal 2 segundo muestreo primavera; C: alfalfal 5 segundo muestreo verano; D: alfalfal 9 en otoño; E: alfalfal 4 en el primer muestreo de primavera; F: alfalfal 1 en el segundo muestreo de primavera. Las zonas rosadas indican sectores de la grilla con asociación positiva y significativa entre coccinélidos nativos y exóticos, zonas verdes indican una asociación negativa significativa. La línea punteada marca el borde entre una asociación espacial positiva y negativa. Los mapas A, B y C son los que dieron una asociación espacial significativa, D, E y F son ejemplos de asociaciones no significativas y el índice de asociación de estas grillas puede verse en la tabla 7.

6.3. Objetivo específico 3: Analizar si existe una asociación entre atributos al interior del cultivo (densidad de áfidos, altura y densidad de la alfalfa) y la composición del ensamble de coccinélidos nativos y exóticos en el mismo alfalfal.

La asociación espacial (X) entre coccinélidos y áfidos dentro del cultivo dio como resultado que para las 50 grillas analizadas, en 8 se encontró una asociación espacial positiva significativa, y en 2 una asociación negativa significativa (Tabla 8). Otros resultados de la asociación espacial, no graficados, fueron entre los coccinélidos nativos y pulgones, en cuyo caso se observó una asociación significativa en 2 grillas, ambas positivas, y la asociación entre los coccinélidos exóticos con los áfidos, donde 9 grillas tuvieron una asociación significativa, de las cuales 6 fueron positivas.

Tabla 8. Índice de asociación espacial (X) entre coccinélidos y áfidos para los 10 alfalfaes. Entre paréntesis se indica la probabilidad asociada y con asteriscos se indican las asociaciones significativas.

Alfalfal	Primavera 1	Primavera 2	Verano 1	Verano 2	Otoño
1	0,077 (0,305)	0,425 (0,004)*	0,128 (0,217)	-0,072 (0,666)	-0,024 (0,524)
2	-0,321 (0,985)*	0,271 (0,045)*	-0,074 (0,674)	0,127 (0,202)	-0,187 (0,889)
3	0,039 (0,393)	0,001 (0,497)	-0,073 (0,613)	0,037 (0,402)	-0,025 (0,599)
4	-0,111 (0,756)	-0,017 (0,501)	-0,006 (0,357)	0,132 (0,186)	0,06 (0,329)
5	-0,102 (0,75)	0,287 (0,039)*	0,041 (0,397)	-0,188 (0,896)	0,009 (0,47)
6	0,064 (0,341)	-0,011 (0,491)	0,134 (0,214)	-0,093 (0,719)	-0,04 (0,57)
7	0,155 (0,159)	0,294 (0,028)*	0,166 (0,163)	-0,105 (0,755)	-0,26 (0,968)*
8	0,323 (0,029)*	0,444 (0,003)*	0,106 (0,234)	0,31 (0,019)*	-0,009 (0,459)
9	0,333 (0,017)*	-0,03 (0,564)	0,172 (0,124)	0,025 (0,412)	-0,214 (0,945)
10	0,1 (0,234)	-0,181 (0,949)	0,002 (0,424)	0,167 (0,167)	0,198 (0,103)

Al realizar este mismo análisis entre los coccinélidos y la altura de la alfalfa hay cuatro grillas con resultados significativos de las cuales dos son asociaciones positivas y dos negativas. Entre los coccinélidos y el porcentaje de cobertura hay dos grillas en que se asociaron positiva y significativamente y una con asociación significativa y negativa (Tabla 9).

Tabla 9. Índice de asociación espacial (X) entre coccinélidos y dos variables propias de la alfalfa (altura y cobertura) para los 10 alfalfaes. Entre paréntesis se indica la probabilidad asociada y con asteriscos se indican las asociaciones significativas.

Alfalfal	Altura alfalfa * Coccinélidos			Cobertura alfalfa * Coccinélidos		
	Verano 1	Verano 2	Otoño	Verano 1	Verano 2	Otoño
1	0,17 (0,12)	-0,16 (0,86)	-0,15 (0,83)	0,15 (0,16)	0,19 (0,1)	0,19 (0,1)
2	-1 (0,76)	0,13 (0,19)	-0,05 (0,64)	-0,27 (0,96)*	0,14 (0,19)	0,016 (0,46)
3	0,3 (0,02)*	-0,21 (0,92)	-0,01 (0,51)	0,15 (0,16)	0,17 (0,11)	0,15 (0,19)
4	0,06 (0,37)	-0,23 (0,93)	-0,16 (0,87)	-0,18 (0,86)	0,12 (0,24)	-0,05 (0,65)
5	0,14 (0,18)	-0,27 (0,96)*	-0,04 (0,59)	-0,04 (0,6)	-0,15 (0,84)	-0,08 (0,71)
6	0,15 (0,16)	0,23 (0,08)	-0,1 (0,75)	-0,12 (0,8)	0,22 (0,07)	-0,11 (0,76)
7	0,1 (0,26)	0,14 (0,2)	-0,34 (0,99)*	0,02 (0,48)	0,1 (0,29)	0,08 (0,35)
8	0,17 (0,14)	0,03 (0,43)	-0,16 (0,86)	-0,1 (0,75)	0,25 (0,04)	0,02 (0,44)
9	0,3 (0,02)*	0,15 (0,16)	0,1 (0,28)	0,5 (0,00)*	0,12 (0,09)	0,12 (0,24)
10	0,16 (0,14)	0,2 (0,09)	0,04 (0,4)	0,24 (0,05)*	-0,04 (0,61)	-0,2 (0,91)

6.4. Objetivo específico 4: Analizar si existe una asociación entre la heterogeneidad del paisaje agrícola que rodea cultivos de alfalfa y la estructura del ensamble de coccinélidos nativos y exóticos al interior del cultivo.

El resultado de la prueba de Mantel indica que la abundancia de coccinélidos en los alfalfaes de Pirque, tanto exóticos, nativos y el total, no están relacionados con la distancia entre los alfalfaes (Tabla 10). Con ello es posible considerar a los alfalfaes como réplicas independientes.

Tabla 10. Resultados de la prueba de Mantel para estimar la independencia espacial de la abundancia total de coccinélidos, exóticos y nativos.

Variables	Correlación observada	P
Coccinélidos/distancia	0,136	0,198
Exóticas/distancia	0,072	0,324
Nativas/distancia	0,196	0,16

Con respecto al resultado de los análisis PLS, en la temporada de primavera el único componente cuyo Q^2 resultó positivo es el 3 (Tabla 11), y en dicho componente las únicas variables que presentan un VIP mayor a 0,8 y un peso superior a 0,6 fueron proporción de especies nativas, bosquetes arbóreos y cuerpos de agua. Todas estas variables presentan un peso de valor negativo: es decir que a mayor cantidad de bosquetes arbóreos y cuerpos de agua en el paisaje, mayor proporción de especies nativas (Tabla 12).

El círculo de correlación en esta temporada no presenta relevancia predictiva al ser el Q^2 negativo para ambos componentes graficados.

Tabla 11. Valores de Q^2 para cada estación y para los tres primeros componentes. El asterisco señala aquellos que indican un componente con relevancia predictiva.

Estación	Q^2		
	Componente 1	Componente 2	Componente 3
Primavera	-0.098	-0.141	* 0.331
Verano	-0.351	-0.289	-0.174
Otoño	* 0.085	-0.255	-0.052

Tabla 12. Pesos para las variables dependientes e independientes en los componentes con relevancia predictiva. El asterisco indica aquellos con un peso superior a 0,6 en valor absoluto.

Variable	Otoño Componente 1	Primavera Componente 3
Alfalfaes	0.082	-0.256
Bosquetes arbóreos	-0.692*	-0.712*
Caminos	-0.239	0.359
Cultivos anuales	0.168	-0.217
Frutales y Viñas	0.829*	-0.067
Humedales	0.095	0.207
Matorrales	-0.293	0.167
Sitios Abandonados	-0.893*	0.230
Cuerpos Agua	-0.422	-0.686*
Semiurbano	-0.804*	0.504
Urbano e Industrial	-0.627*	-0.116
Vegetación en hilera	-0.683*	-0.326
Diversidad Paisaje	-0.795*	-0.095
Densidad Borde	-0.959*	-0.097
Forma Promedio	-0.761*	-0.141
Tamaño Parche Promedio	0.893*	-0.005
Tamaño Alfalfal central	-0.485	0.115
Total Coccinélidos	0.587	0.442
Total Exóticas	0.603*	0.531
Total Nativas	-0.235	-0.425
Proporción nativas	-0.771*	-0.795*
Diversidad Coccinélidos	-0.779*	-0.563

Los resultados para el análisis PLS durante la temporada de verano muestran un Q^2 negativo los tres primeros componentes (Tabla 11), por lo cual el círculo de correlación no tiene relevancia predictiva.

En la temporada de otoño, los resultados del análisis PLS indican que el componente 1 presenta un Q^2 positivo (Tabla 11), por lo cual este componente tiene relevancia predictiva.

En dicho componente hay 13 variables que presentan un VIP superior a 0,8 y un peso mayor a 0,6, de las cuales las que presentan un peso con signo positivo son: total exóticas, tamaño

parche promedio y frutales y viñas, y con un peso negativo: diversidad coccinélidos, proporción nativas, forma promedio, densidad de borde, vegetación en hilera, urbano e industrial, semiurbano, sitios abandonados y bosquetes arbóreos (Tabla 12), las relaciones entre dichas variables pueden observarse gráficamente en el eje “Comp. 1” del círculo de correlación para la temporada otoñal (Figura 4).

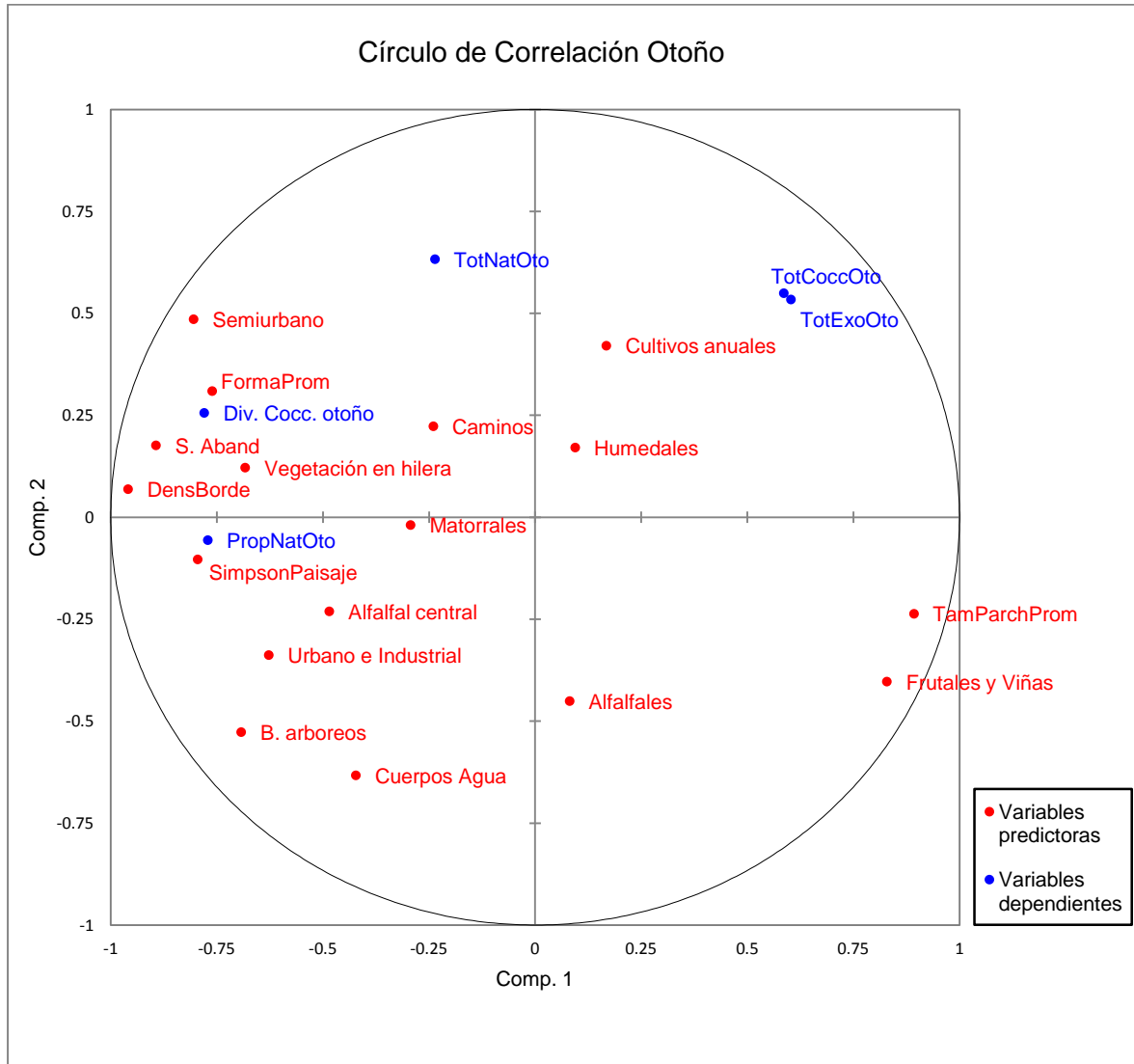


Figura 4. Círculo de correlación entre variables del ensamble de coccinélidos (dependientes) y variables que describen el paisaje (predictoras) para la temporada de otoño. Se grafican los primeros dos componentes del modelo. $R^2Y= 0,640$; $R^2X=0,524$; $Q^2=-0,170$.

7. DISCUSIÓN

En la presente tesis se caracterizó la dinámica temporal y espacial del ensamble de coccinélidos nativos y exóticos asociados a cultivos de alfalfa en Chile central, identificando algunas variables a nivel local y de paisaje que modulan estos ensambles.

A pesar que los cultivos de alfalfa son ampliamente perturbados (Grez *et al.*, 2013), ellos albergan una alta riqueza de coccinélidos nativos, de hecho, más del doble del número de especies exóticas (13 vs. 6), aunque en baja abundancia relativa con respecto a las exóticas (Tabla 2). De las especies nativas, la más abundante fue *E. connexa*. Esto no sorprende dado que esta especie prefiere vegetación la herbácea a la arbustiva o arbórea (Rebolledo *et al.*, 2007). De hecho, en Chile central, *E. connexa* es más abundante en cultivos anuales o alfalfa que en vegetación semi-natural o en el matorral esclerófilo (Grez *et al.*, 2013). Sin embargo, a pesar de su mayor abundancia en cultivos, en los últimos años *E. connexa* ha disminuido su abundancia poblacional en relación a la exótica *H. variegata*, lo que puede estar significando un posible desplazamiento competitivo (Grez *et al.*, 2012). Este fenómeno de desplazamiento competitivo de especies nativas por parte de exóticas ha sido observado en Norteamérica y Europa, particularmente luego de la llegada de la especie invasora *H. axyridis* (Koch 2003; Brown *et al.*, 2011; Roy *et al.*, 2012). Con la llegada reciente de esta especie al país, es posible que la disminución de *E. connexa* y de otras especies nativas se acreciente por lo que se requiere seguir monitoreando sus poblaciones.

Usualmente los sistemas productivos son considerados desiertos biológicos, sin embargo hoy en día se sabe que las áreas silvestres protegidas son necesarias pero insuficientes para conservar diversidad y que es necesario considerar la matriz antropogénica para este fin (Norris, 2008; Perfecto & Vandermeer 2008). El hecho de encontrar varias especies nativas de coccinélidos en cultivos de alfalfa abre oportunidades de conservación en este sistema productivo. Sin embargo, la intensificación en la producción agrícola ha reducido la heterogeneidad en los hábitats, lo cual está asociado con una pérdida de biodiversidad (Jonsen & Fahrig, 1997). Complementariamente, en los últimos años se ha propuesto que para restaurar la biodiversidad se debe aumentar la heterogeneidad a distintas escalas espaciales (Benton *et al.*, 2003, Fahrig *et al.*, 2011).

La abundancia y diversidad de coccinélidos varió en las distintas estaciones. La mayor abundancia ocurrió en verano, coincidentemente con lo señalado por Grez (1997). Sin embargo, esta abundancia en verano está representada en más de un 90% por sólo dos

especies: *H. variegata* (71,5%) y *E. connexa* (20%). Por el contrario, en primavera la abundancia fue la menor de todo el muestreo pero su diversidad fue la mayor. En otoño tanto la diversidad como abundancia de coccinélidos alcanzaron un valor intermedio entre los obtenidos para primavera y verano, pero destaca la gran abundancia de exóticas, la cual representó una proporción del ensamble mayor que en las otras dos estaciones.

Este cambio en la dominancia de ciertas especies en el ensamble se ven representados en el índice de equitabilidad, y a medida que la especie más abundante (*H. variegata*) aumenta su abundancia, la equitabilidad disminuye y la diversidad baja.

Creed *et al.* (2009) estudiaron una comunidad de descomponedores acuáticos, y para dicho sistema observaron que al aumentar la abundancia de la especie dominante aumentaba la función ecosistémica del gremio, a pesar que la diversidad bajaba. Si ello ocurriera en este caso, la dominancia de *H. variegata* en alfalfa en verano significaría un aumento en el control biológico, y podría pensarse que sería más eficiente tener un ensamble poco diverso. Se ha planteado como una de las posibles explicaciones para esto, que en un ensamble más diverso de depredadores podrían aumentar interacciones como la depredación intragremio, lo cual disminuiría la depredación sobre áfidos (Finke & Denno, 2004). Sin embargo, el tener una baja diversidad de enemigos naturales en un cultivo puede tener costos, ya que se ha propuesto que una mayor riqueza de especies puede mantener la función ecosistémica frente a fluctuaciones ambientales (Tscharntke *et al.*, 2007). Para confirmar el efecto de la diversidad de enemigos naturales sobre el control biológico y de la dominancia de *H. variegata* es necesario una metodología distinta a la utilizada en la presente tesis, como analizar la depredación de pulgones bajo ensambles de coccinélidos más o menos diversos y con distintas abundancias relativas de *H. variegata*, incluyendo su exclusión.

La estacionalidad de algunas especies fue muy clara. Por ejemplo, más del 95% de las capturas de *A. bipunctata* se concentraron sólo en primavera. Este dato es coincidente con otras investigaciones en Chile y en el mismo sistema agrícola (Zaviezo *et al.*, 2004) y con información de la historia de vida de esta especie estudiada en otras latitudes, ya que en Japón se ha observado un patrón similar para esta especie, con una actividad concentrada en primavera, y pasando el resto del año principalmente en árboles perennes, estivando o hibernando (Sakuratani *et al.*, 2000).

E. connexa es otra de las especies con una marcada estacionalidad, ya que tuvo su máxima abundancia en verano, con más del 90% de las capturas concentradas solo en dicha

estación, coincidentemente con otros estudios que señalan que esta especie es más abundante en el verano temprano (Grez, 1997). Su abundancia disminuye en verano tardío, cuando hay menos áfidos. Una posible explicación a esta disminución es que ésta especie es más sensible a la escasez de presas que *H. variegata*, la que continúa teniendo poblaciones abundantes en verano (Grez *et al.*, 2012).

Por su parte, *H. axyridis* también mostró una importante baja en su población en verano lo cual puede deberse a que, como una adaptación para sobrevivir a altas temperaturas, *H. axyridis* estiva (Osawa, 2011). Al respecto, estudios de preferencia térmica muestran que la temperatura preferencial de *H. axyridis* es 18°C en tanto las de *E. connexa* e *H. variegata* son 25°C y 26°C, respectivamente (Barahona R., 2013, datos sin publicar¹). Además, se ha demostrado que los adultos de *H. axyridis* se estresan a más de 35°C y hay una alta mortalidad sobre los 40°C (Acar *et al.*, 2004). En el área de estudio son comunes las temperaturas sobre 35°C en verano, e incluso según nuestros datos pueden pasar los 40°C.

Al comparar los ensambles de coccinélidos capturados en trampas amarillas pegajosas (objetivo 1) con los capturados con las redes entomológicas (objetivo 2) se observan algunas diferencias. Si bien con redes se capturaron las mismas especies exóticas que en el muestreo con trampas pegajosas, con el primer método sólo se encontraron 8 especies nativas, en contraste con las 13 encontradas en trampas pegajosas. Una posible explicación es que, contrario a las especies exóticas las que son muy abundantes, varias de las especies nativas tienen muy bajas poblaciones, por lo que la probabilidad de capturarlas en una redada es baja. Por otra parte, algunas especies nativas posiblemente pueden estar activas a horas en las cuales no se pasaron las redes, por lo que no se habría capturado con este método de muestreo tan focalizado a un espacio de tiempo reducido.

Otra discrepancia en la caracterización del ensamble mediante ambos métodos de captura es que con el muestreo con redes entomológicas, las mayores abundancias de coccinélidos se encontraron durante el segundo muestreo de primavera, en contraste a los muestreos con tramas amarillas, donde la mayor abundancia ocurrió en verano. Esto puede deberse a que a medida que la temperatura ambiental aumenta, acercándose el verano, los insectos desplazan sus horarios de actividad más temprano o más tarde para evitar estar activos a las horas de más calor. El muestreo con redes se concentró a las horas de mayor temperatura por lo cual la abundancia de coccinélidos se puede haber subestimado, especialmente en verano. Por lo anterior, para caracterizar el ensamble de coccinélidos sería más adecuado utilizar el método de trampas amarillas pegajosas.

Sin embargo, si se desea evaluar el comportamiento del ensamble en un instante definido, o cuantificar la relación entre coccinélidos nativos y exóticos, se hace necesario un muestreo dirigido a caracterizar estas variables en un lapso de tiempo acotado, y es aquí donde el muestreo con la red entomológica es más adecuado que las trampas amarillas.

Al respecto, el índice de agregación general (I_a), tanto para el total de coccinélidos como para las nativas y exóticas, fueron similares e indican que las agregaciones no significativas fueron más comunes, lo cual indica que en general los resultados del análisis concluyen que los coccinélidos se distribuyen al azar.

Respecto a la asociación espacial entre coccinélidos nativos y exóticos, se esperaba una asociación negativa, bajo el supuesto de segregación para evitar la competencia, o de exclusión competitiva de las nativas por parte de las exóticas. Sin embargo, sólo en raras ocasiones (3 de 50 grillas) se encontró una asociación espacial significativa entre coccinélidos nativos y exóticos, y, contrario a lo esperado, la asociación en estos casos fue positiva. Esto es similar a lo observado por Zaviezo *et al.* (2006) y sugiere que en general no hay una asociación negativa entre las especies nativas y exóticas, salvo que la segregación exista en el eje vertical, en donde algunas especies habitan solo en la sección aérea de los alfalfaes, y otras solo en el suelo, con lo cual evitarían la competencia (Ximenez-Embun, *et al.*, 2014), pero ello no fue posible de evaluar con el método de colecta de esta tesis.

Por otra parte, no se encontró una asociación espacial significativa entre los coccinélidos y los áfidos, la altura, o la cobertura de la alfalfa. Hay tres opciones: o ésta asociación existe y no se ha podido detectar por la escala espacial utilizada (JN Perry², com. pers.), o hay otras variables que están determinando la distribución espacial de los coccinélidos, tales como factores microclimáticos, interacciones interespecíficas con otros animales distintos de los áfidos, u otras.

En cuanto al efecto de la heterogeneidad del paisaje agrícola que rodea los cultivos de alfalfa sobre la estructura del ensamble de coccinélidos nativos y exóticos al interior del cultivo, los resultados indican que en primavera una mayor proporción de las coberturas Bosquetes arbóreos y Cuerpos de agua se relaciona con una mayor proporción de individuos de especies nativas (y por consiguiente, menor proporción de especies exóticas)(Tabla 12). Esto puede deberse al hecho que en primavera los coccinélidos están colonizando la alfalfa,

² JN Perry: Plant & Invertebrate Ecology Division, Rothamsted Experimental Station, Harpenden, Herts.

y un paisaje rico en estas coberturas, en donde probablemente hibernan estas especies, puede favorecer la llegada de especies nativas al cultivo. Esto es coincidente con lo observado en este sistema en otros estudios, al respecto Grez *et al.* (2013) categorizaron estas dos coberturas como unas de las menos perturbadas, las cuales eran preferidas por las especies nativas, a excepción de la especie *E. connexa* la cual prefiere hábitats más perturbados (Grez *et al.*, 2013).

En Otoño, las variables que favorecen la presencia de especies de coccinélidos exóticos en el cultivo y por el contrario hacen que el cultivo tenga menor proporción de especies nativas y menor diversidad de coccinélidos fueron Frutales y Viñas, una de las coberturas más perturbadas (Grez *et al.*, 2013) y Tamaño de parche promedio, lo cual indica que mientras más grandes son los parches, lo cual está asociado principalmente a la agricultura intensiva, mayor es la abundancia de especies exóticas.

Aquellas variables que por el contrario favorecen las especies nativas y la diversidad de coccinélidos son Bosquetes arbóreos, Vegetación en hilera (ambas coberturas poco perturbadas), Sitios abandonados, Semiurbano y Urbano e industrial. Cabe mencionar que éstas últimas dos a pesar de ser unas de las más perturbadas sostienen micro hábitats libres de aplicaciones de pesticidas y con vegetación perenne que podría servir como refugio y fuente de colonización de especies nativas. Pero ello debería ser evaluado en futuros estudios.

Otras variables asociadas al extremo negativo del eje son la Densidad de Borde y la Forma Promedio, y la Diversidad de Simpson del paisaje, es decir que para encontrar un ensamble de coccinélidos más diverso y con mayor proporción de especies nativas en otoño el paisaje debe tener una mayor densidad de bordes, lo cual se obtiene con parches más irregulares o más pequeños, típicos de la agricultura a menor escala, o un paisaje con mayor diversidad de parches.

En resumen, en esta tesis se ha cuantificado la importancia que pueden tener los cultivos de alfalfa, cultivos altamente perturbados y muy comunes en Chile central y sur, para un gran número de especies de insectos nativos, lo cual abre oportunidades para conservar la biodiversidad en los agroecosistemas, los cuales abarcan una superficie importante a nivel nacional. A pesar de corresponder a una proporción minoritaria del ensamble, los coccinélidos nativos aún representan la mayoría de las especies en todas las temporadas en el área de estudio.

También se estableció que ciertas variables que describen el paisaje pueden implicar un aumento en la diversidad de especies de coccinélidos incluso en cultivos ubicados a hasta 1 m, lo cual entrega información técnica para manejar el paisaje de manera de promover la riqueza de especies de coccinélidos.

8. BIBLIOGRAFÍA

- Acar EB, Mill DD, Smith BN, Hansen LD & Booth GM (2004) Calorespirometric determination of the effects of temperature on metabolism of *Harmonia axyridis* (Col: Coccinellidae) from second instars to adults. *Environmental Entomology* 33(4): 832-838.
- Anderson CB, CR Griffith, AD Rosemond, R Rozzi & O Dollenz (2006) The effects of invasive North American beavers on riparian plant communities in Cape Horn, Chile: do exotic beavers engineer differently in sub-Antarctic ecosystems?. *Biological Conservation* 128: 467–474.
- Alyokhin A & Sewell G (2004) Changes in a lady beetle community following the establishment of three alien species. *Biological Invasions* 6: 463–471.
- Benton TG, Vickery JA & JD Wilson (2003) Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *TRENDS in Ecology and Evolution* 18: 182-188.
- Blackman RL & Eastop VF (2000) *Aphids of the world crops: An identification and information guide*. John Wiley, New York.
- Brose U (2003) Bottom-up control of carabids beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? *Oecologia* 135: 407-413.
- Brown PMJ, Frost R, Doberski J, Sparks T, Harrington R & Roy HE (2011) Decline in native ladybirds in response to the arrival of *Harmonia axyridis*: early evidence from England. *Ecological Entomology* 36: 231–240.
- Carrascal LM, Galván I & Gordo O (2009) Partial least squares regression as an alternative to current regression methods used in ecology. *Oikos* 118: 681-690.
- Chin WW (2010) How to Write Up and Report PLS Analyses. En: Vinzi VE, Chin WW, Henseler J, Wang H (Eds.). *Handbook of Partial Least Squares*, Springer Handbooks of Computational Statistics, 655-690.
- Creed RP, Cherry RP, Pflaum JR & Wood CJ (2009) Dominant species can produce a negative relationship between species diversity and ecosystem function. *Oikos* 118: 723-732.

- Didham RK, Tylianakis JM, Gemmill NJ, Rand TA & Ewers RM (2007) Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 489-496.
- Dixon AF (2000) *Insect-predator-prey dynamics: ladybird beetles and biological control*. Cambridge University Press, Cambridge. 257pp.
- Echeverría C, Coomes D, Salas J, Rey-Benayas JM, Lara A & Newton A (2006) Rapid deforestation and fragmentation of Chilean Temperate Forests. *Biological Conservation* 130: 481–494.
- Elliott NC & Michels GJ Jr. (1997) Estimating aphidophagous coccinellid populations in alfalfa. *Biological Control* 8: 43-51.
- Elliott NC, Kieckhefer RW, Michels GJ & Giles KL (2002) Predator abundance in alfalfa fields in relation to aphids, within-field vegetation, and landscape matrix. *Environmental Entomology* 31: 253–260.
- Ellis EC, Goldewijk KK, Siebert S, Lightman D & Ramankutty N (2010) Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global Ecology and Biogeography* 19: 589-606.
- Evans EW (2004) Habitat displacement of North American ladybirds by an introduced species. *Ecology* 85: 637-647.
- Evans EW & Toler TR (2007) Aggregation of polyphagous predators in response to multiple prey: ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) foraging in alfalfa. *Population Ecology* 49: 29–36.
- Fahrig L, Baudry J, Brotons L, Burel FG, Crist TO, Fuller RJ, Sirami C, Siriwardena GM & JL Martin (2011) Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters* 14,101–112.
- Finke DL & Denno RF (2004) Predator diversity dampens trophic cascades. *Nature* 429: 407.
- Fuentes-Contreras E, Muñoz R & Niemeyer H (1997) Diversidad de áfidos (Hemiptera: Aphidoidea) en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 531-542.

- Gardiner MM, Landis DA, Gratton C, Schmidt N, O'Neal M, Mueller E, Chacon J, Heimpel GE & DiFonzo CD (2009) Landscape composition influences patterns of native and exotic lady beetle abundance. *Diversity and Distributions* 15: 554–564.
- González G (2008) Lista y distribución geográfica de especies de Coccinellidae (Insecta: Coleoptera) presentes en Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural* 57: 77–107.
- 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, Zaviezo T & Ríos M (2005) Ladybird (Coleoptera: Coccinellidae) dispersal in fragmented alfalfa landscapes. *European Journal of Entomology* 102: 209–216.
- Grez AA, Zaviezo T, Díaz S, Camousseigt B & Cortés G (2008) Effects of habitat loss and fragmentation on the abundance and species richness of aphidophagous beetles and aphids in experimental alfalfa landscapes. *European Journal of Entomology* 105: 411–420.
- Grez AA, Torres C, Zaviezo T, Lavandero B & Ramírez M (2010a) Migration of coccinellids to alfalfa fields varying in adjacent vegetation in central Chile. *Ciencia e Investigación Agraria* 37: 111–121.
- Grez AA, Zaviezo T, González G & Rothmann S (2010b) *Harmonia axyridis* in Chile: a new threat. *Ciencia e Investigación Agraria*. 37:145–149.
- Grez AA, Viera B & Soares AO (2012) Biotic interactions between *Eriopsis connexa* and *Hippodamia variegata*, a native and an exotic coccinellid species associated with alfalfa fields in Chile. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 142: 36–44.
- Grez AA, Rand TA, Zaviezo T & Castillo-Serey F (2013) Land use intensification differentially benefits alien over native predators in agricultural landscape mosaics. *Diversity and Distributions* 19: 749–759.
- Hanski I (1998) Metapopulation dynamics. *Nature* 396: 41–49.
- Hughes G (1996) Incorporating spatial pattern of harmful organisms into crop loss models. *Crop Protection* 15: 407–421.

- Johansson ME & Nilsson C (2002) Responses of riparian plants to flooding in free-flowing and regulated boreal rivers: an experimental study. *Journal of Applied Ecology* 39: 971–986.
- Jonsen ID & L Fahrig (1997) Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure. *Landscape Ecology* 12: 185-197.
- Kenis M, Auger-Rozenberg MA, Roques A, Timms L, Péré C, Cock MJW, Settele J, Augustin S & Lopez-Vaamonde C (2009) Ecological effects of invasive alien insects. *Biological Invasions* 11: 21–45.
- Koch RL (2003) The multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis*: a review of its biology, uses in biological control, and nontarget impacts. *Journal of Insect Science*. 3: 1-16.
- Koch RL & Galvan TL (2008) Bad side of a good beetle: the North American experience with *Harmonia axyridis*. En: HE Roy & Wajnberg E (Eds.) *From Biological Control to Invasion: the Ladybird Harmonia axyridis as a Model Species*. Springer Netherlands, 23-35.
- Levins, R. 1970. Extinction. En: *Lectures on mathematical analysis of biological phenomena*. Annals of New York Academy of Sciences Vol. 231. 75-107
- Mantel N (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res*. 27: 209-220.
- Mantel N & Valand RS (1970) A technique of nonparametric multivariate analysis. *Biometrics* 26: 547-558.
- May RM (2007) Unanswered questions and why they matter. En: May RM & McLean A (Eds.). *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. Oxford University Press. Oxford, 205-215.
- Measley GJ, D Rodder, SL Green, R Kobayashi, F Lillo, G Lobos, R Rebelo & Thirion JM (2012) Ongoing invasions of the African clawed frog, *Xenopus laevis*: a global review. *Biological Invasions* 14: 2255-2270.
- Norris K (2008) Agriculture and biodiversity conservation: opportunity knocks. *Conservation Letters* 1: 2-11.

- Noss R (1990) Indicators for monitoring biodiversity: A hierarchical approach. *Conservation Biology* 4: 355-364.
- Osawa N (2011) Ecology of *Harmonia axyridis* in natural habitats within its native range. *BioControl* 56: 613-621.
- Pearce S & Zalucki MP (2006) Do predators aggregate in response to pest density in agroecosystems? Assessing within-field spatial patterns. *J. Appl. Ecol.* 43: 128-140.
- Perfecto I & Vandermeer J (2008) Biodiversity Conservation in Tropical Agroecosystems. A New Conservation Paradigm. *Annals of the New York Academy of Sciences.* 1134: 173-200.
- Perrings C, H Mooney, M Williamson (2010) The problem of biological invasions. En: Perrings C., H. Mooney, M. Williamson (Eds.) *Bioinvasions and Globalization – Ecology, Economics, Management, and Policy.* Oxford University Press. Oxford, 1-18.
- Perry JN (1998) Measures of spatial pattern and spatial association for counts of insects, En: Baumgartner J, Brandmayr P & Manly BFJ (Eds.). *Population and Community Ecology for Insect Management and Conservation.* Balkema, Rotterdam, pp. 21-33.
- Perry JN, Winder L, Holland JM & Alston RD (1999) Red-blue plots for detecting clusters in count data. *Ecology Letters* 2: 106-113.
- Perry JN & Dixon P (2002) A new method to measure spatial association for ecological count data. *Ecoscience* 9: 133-141.
- Rand TA, Tylianakis JM & Tschamntke T (2006) Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology Letters* 9: 603-614.
- Rand TA & Tschamntke T (2007) Contrasting effects of natural habitat loss on generalist and specialist aphid natural enemies. *Oikos* 116: 1353-1362.
- Rebolledo RR, Palma RM, Klein CK & Aguilera AP (2007) Coccinellini (Col.: Coccinellidae) presentes en diferentes estratos vegetacionales en la IX Región de la Araucanía (Chile). *Idesia* 25: 63-71.

Rempel RS, Carr AP & Kaukinen D (2008) Patch Analyst extension for ArcMap: Version 4.2. Ontario Ministry of Natural Resources. Disponible On-line en: <http://flash.lakeheadu.ca/~rrempe/patch>. Visitado 9 abril 2011.

Roy HE, Adriaens T, Isaac NJB, Kenis M, Onkelinx T, Martin GS, Brown PMJ, Hautier L, Poland R, Roy DR, Comont R, Eschen R, Frost R, Zindel R, Vlaenderen J Van, Nedved O, Ravn HP, Gregoire J-C, De Biseau J-C & Maes D (2012) Invasive alien predator causes rapid declines of native European ladybirds. *Diversity and Distributions* 18: 717–725.

Sakuratani Y, Matsumoto Y, Oka M, Kubo T, Fujii A & Votani M (2000) Life history of *Adalia bipunctata* (Coleoptera, Coccinellidae) in Japan. *European Journal of Entomology*. 97: 555–558.

Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NL, Sykes MT, Walker BH, Walker M & Wall DH (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774.

Sax DF, Gaines SD & Brown JH (2002) Species invasions exceed extinctions on islands worldwide: a comparative study of plants and birds. *The American Naturalist* 160: 766–783.

Straub CS & Snyder WE (2006) Experimental approaches to understanding the relationship between predator biodiversity and biological control. En: Brodeur & Boivin (Eds.). *Trophic and guild interactions in biological control*. Springer Netherlands, pp. 221-239.

Straub CS & Snyder WE (2008) Increasing enemy biodiversity strengthens herbivore suppression on two plant species. *Ecology* 89: 1605-1615.

Tenenhaus M (1998) *La régression PLS: théorie et pratique*. Technip, Paris.

Tenenhaus M, Pages J, Ambroisine L & Guinot C (2005) PLS methodology to study relationships between hedonic judgments and products characteristics. *Food Quality and Preference* 16: 315-325.

Thomson LJ & Hoffmann AA (2013) Spatial scale of benefits from adjacent woody vegetation on natural enemies within vineyards. *Biological Control* 64: 57-65.

- Tilman D (1999) Global environmental impacts of agricultural expansion: The need for sustainable and efficient practices. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96: 5995–6000.
- Tilman D, Cassman KG, Matson PA, Naylor R & Polasky S (2002) Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418: 671-677.
- Tobias R (2003) An Introduction to partial least squares regression. [/http://www.ats.ucla.edu/stat/sas/library/pls.pdf](http://www.ats.ucla.edu/stat/sas/library/pls.pdf)>. Visitado 16 Noviembre 2013.
- Tscharntke T, Bommarco R, Clough Y, Crist TO, Kleijn D, Rand TA, Tylianakis JM, van Nouhuys S & Vidal S (2007) Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biological Control* 43: 294-309.
- Wold H (1975) Soft modelling by latent variables; the nonlinear iterative partial least squares approach. En: Gani, J. (Eds.), *Perspectives in probability and statistics. Papers in honour of M. S. Barlett*. Academic Press, pp. 117-142.
- Ximenez-Embun MG, Zaviezo T & Grez AA. (2014). Seasonal, spatial and diel partitioning of *Acyrtosiphon pisum* (Hemiptera: Aphididae) predators and predation in alfalfa fields. *Biological Control* 69: 1-7.
- Yamamura K (1999) Relation between plant density and arthropod density in cabbage fields. *Researches on population ecology* 41: 177-182.
- Zaviezo T, Grez AA & Donoso D (2004) Dinámica temporal de coleópteros asociados a alfalfa. *Ciencia e Investigación Agraria* 31: 29-38.
- Zaviezo T, Grez AA, Estades CF & Pérez A (2006) Effects of habitat loss, habitat fragmentation and isolation on the density, species richness and distribution of ladybeetles in manipulated alfalfa landscapes. *Ecological Entomology* 31: 646-656.
- Zúñiga E, Van den Bosch R, Drea JJ & Gruber F (1986a) 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.
- Zúñiga E, Suzuki H & Vargas R (1986b) Control biológico de los áfidos (Hom.: Aphididae) de los cereales en Chile: III Multiplicación y producción masiva de depredadores y parasitoides introducidos. *Agricultura Técnica (Chile)* 46: 489-494.

9. ANEXOS

Anexo 1. Resumen de número de individuos capturados con el método de las trampas amarillas para cada uno de los 10 alfalfaes, para cada estación.

		A.1	A.2	A.3	A.4	A.5	A.6	A.7	A.8	A.9	A.10
primavera	exóticas	417	47	33	86	262	103	363	83	198	272
	nativas	37	8	34	7	47	17	56	65	42	19
verano	exóticas	616	193	198	121	715	98	307	588	290	192
	nativas	99	25	10	221	124	48	313	119	74	22
otoño	exóticas	250	145	110	330	158	586	125	27	289	315
	nativas	13	4	4	12	6	14	20	3	3	8
Total coccinélidos		1432	422	389	777	1312	866	1184	885	896	828
Porcentaje nativos		10.4	8.8	12.3	30.9	13.5	9.1	32.9	21.1	13.3	5.9

Anexo 2. Resumen de colectas de coccinélidos en redes entomológicas en las grillas para el objetivo 2. E: especie exótica. N: especie nativa.

Especies	Primavera 1	Primavera 2	Verano 1	Verano 2	Otoño	Total
Adultos						
<i>Hippodamia variegata</i> (E)	585	2626	215	778	361	4565
<i>Eriopis connexa</i> (N)	91	527	408	540	132	1698
<i>Hippodamia convergens</i> (E)	30	147	17	17	16	227
<i>Adalia bipunctata</i> (E)	55	96	0	0	0	151
<i>Hyperaspis sphaeridioides</i> (N)	0	1	20	42	3	66
<i>Adalia deficiens</i> (N)	38	17	1	1	0	57
<i>Harmonia axyridis</i> (E)	39	14	0	4	0	57
<i>Scymnus loewii</i> (E)	2	14	5	3	7	31
<i>Cicloneda sanguinea</i> (N)	3	3	0	1	1	8
<i>Adalia angulifera</i> (N)	8	0	0	0	0	8
<i>Olla v-nigrum</i> (E)	3	3	0	0	0	6
<i>Eriopis eschscholtzi</i> (N)	1	1	0	0	0	2
<i>Scymnus bicolor</i> (N)	0	1	0	0	0	1
<i>Psyllobora picta</i> (N)	0	0	0	0	1	1
Total	855	3450	666	1386	521	6878
Larvas						
Larva <i>Hippodamia variegata</i>	539	2419	10	23	274	3265
Larva <i>Eriopis connexa</i>	11	176	32	75	278	572

Larva <i>Hippodamia convergens</i>	61	265	0	0	13	339
Larva <i>Harmonia axyridis</i>	0	15	0	0	2	17
Larva <i>Adalia bipunctata</i>	0	6	0	0	0	6
Total	611	2881	42	98	567	4199