

## SECCIÓN II. TIPOS DE ENEMIGOS NATURALES

### CAPÍTULO 3: DIVERSIDAD Y ECOLOGÍA DE LOS PARASITOIDES

Los enemigos naturales son el recurso fundamental del control biológico. Los agentes de control provienen de muchos grupos y difieren ampliamente en su biología y ecología. Un conocimiento detallado de la taxonomía, biología y ecología del enemigo natural es una gran ventaja para los practicantes del control biológico. Los parasitoides son a menudo los enemigos naturales más eficientes de los insectos plaga.

#### PARTE I: DIVERSIDAD DE LOS PARASITOIDES

##### ¿QUÉ ES UN PARASITOIDE?

Los parasitoides han sido el tipo más común de enemigo natural introducido contra insectos plaga (Hall y Ehler, 1979; Greathead, 1986a). A diferencia de los parásitos verdaderos, los parasitoides matan a sus hospederos y completan su desarrollo en un solo huésped (Doutt, 1959; Askew, 1971; Vinson, 1976; Vinson y Iwantsch, 1980; Waage y Greathead, 1986; Godfray, 1994). La mayoría de los parasitoides pertenecen a los órdenes Diptera o Hymenoptera, unos pocos son Coleoptera, Neuroptera o Lepidoptera. Pennacchio y Strand (2006) discutieron la evolución de los ciclos de vida de los parasitoides himenópteros. De 26 familias de parasitoides, los generos usados más frecuentemente en control biológico son Braconidae, Ichneumonidae, Eulophidae, Pteromalidae, Encyrtidae y Aphelinidae (Hymenoptera), y Tachinidae (Diptera) (Greathead, 1986a).

##### TÉRMINO Y PROCESOS

Todos los estados de desarrollo del insecto pueden ser parasitados. A las avispidas Trichogrammatidae que atacan huevecillos se les llama *parasitoides de huevos*. Las especies que atacan larvas son *parasitoides larvales* y así sucesivamente. Los parasitoides cuyas larvas se desarrollan dentro del hospedero se llaman *endoparasitoides* (Figura 3-1a) y los que se desarrollan externamente son *ectoparasitoides*.

Los ectoparasitoides a menudo atacan hospederos en minas de hojas, hojas enrolladas o agallas, lo que evita que el hospedero y el parasitoide estén separados. Si los parasitoides permiten que los hospederos crezcan después de ser atacados son llamados *koinobion-*



**Figura 3-1a.** Pupa (cuerpo oscuro) del endoparasitoide *Encarsia luteola* Howard dentro del integumento de su mosca blanca hospedera. (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)



**Figura 3-1b.** Capullos de un parasitoide gregario en una larva de mariposa luna *Actias luna* (L.). (Fotografía cortesía de Ron Billings, [www.forestryimages.org](http://www.forestryimages.org), UGA3226063.)

*tes*. El grupo koinobionte incluye parasitoides internos que atacan larvas jóvenes o ninfas, a unos pocos ectoparasitoides como algunos ichneumónidos pimplinos en arañas y a la mayoría de los ichneumónidos ctenopelmatinos (Gauld y Bolton, 1988). En contraste, los *idiobiontes* no permiten el desarrollo del hospedero después del ataque. Son parasitoides internos de huevos, pupas o adultos, o parasitoides externos que paralizan larvas (Godfray, 1994). Los parasitoides internos de estados diferentes a los huevecillos deben suprimir el sistema inmunológico del hospedero mientras que los parasitoides de huevos y los parasitoides externos no. Los parasitoides que deben superar el sistema inmunológico del hospedero a menudo son más especializados que los grupos que no lo hacen. Los parasitoides de huevos, como las especies de *Trichogramma*, por ejemplo, tienen rangos de hospederos mucho más amplios que los parasitoides larvales internos, como las especies del braconido *Cotesia*.

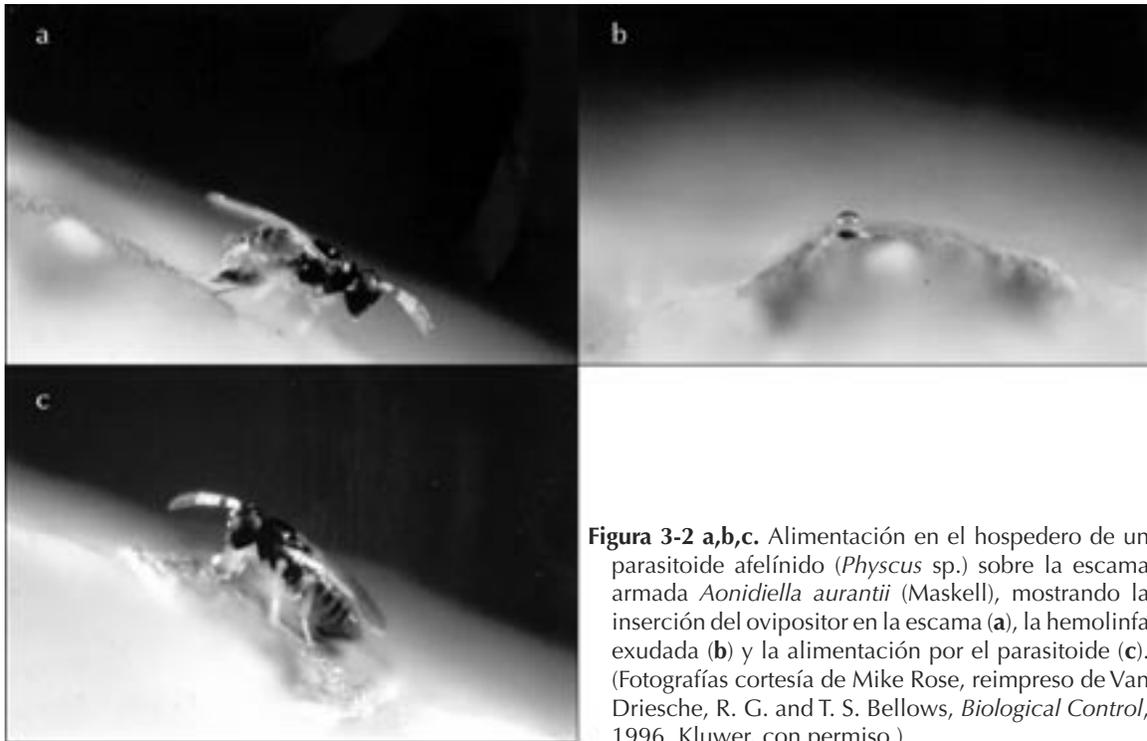
Los términos que describen el número de individuos o de especies parasíticas que se desarrollan en un solo hospedero, incluyen al *parasitoide solitario*, el cual denota que sólo un parasitoide por hospedero puede desarrollarse hasta la madurez, y el *parasitoide gregario* (Figura 3-1b), donde varios pueden hacerlo.

El *superparasitismo* ocurre cuando varios huevos de una especie de parasitoide pueden sobrevivir en un mismo huésped mientras que la presencia de dos o más individuos de diferentes especies es llamada *multiparasitismo*. El *hiperparasitismo* ocurre cuando un parasitoide ataca

a otro, el cual generalmente se considera desfavorable para el control biológico, excepto en casos especiales como el adelfoparasitismo de moscas blancas.

El patrón de maduración de los huevos durante la vida de un parasitoide afecta la manera potencial en que el parasitoide puede ser usado en control biológico. Las especies *pro-ovigénicas* emergen con el suministro de huevos para toda su vida, permitiendo un ataque rápido de muchos hospederos. Por el contrario, los huevos de las especies *sinovigénicas* se desarrollan gradualmente durante la vida de la hembra. Un *índice de ovigenia (OI)* es la proporción del suministro de huevos de un parasitoide que está presente en el momento de su emergencia (Jervis and Ferns, 2004), y las especies estrictamente pro-

ovigénicas obtienen un índice de 1.0. Los parasitoides sinovigénicos necesitan proteína para la maduración de sus huevos. Algunas especies sinovigénicas se alimentan de néctar o mielecilla pero otras consumen la hemolinfa del hospedero. Ésta es obtenida al pinchar el integumento del hospedero con el ovipositor y consumiendo la hemolinfa conforme sale de la herida (**Figura 3-2 a,b,c**). El proceso se llama *alimentación en el hospedero*, un comportamiento presente en muchos parasitoides himenópteros (Bartlett, 1964a; Jervis and Kidd, 1986).



**Figura 3-2 a,b,c.** Alimentación en el hospedero de un parasitoide afelínido (*Phycus* sp.) sobre la escama armada *Aonidiella aurantii* (Maskell), mostrando la inserción del ovipositor en la escama (**a**), la hemolinfa exudada (**b**) y la alimentación por el parasitoide (**c**). (Fotografías cortesía de Mike Rose, reimpresso de Van Driesche, R. G. and T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

### ALGUNAS REFERENCIAS SOBRE FAMILIAS DE PARASITOIDES

Para información general acerca de familias de parasitoides, ver Clausen (1962) (útil pero desactualizada), Askew (1971), Waage y Greathead (1986), Gauld y Bolton (1988), Gris-sell y Schauff (1990), Godfray (1994), Hanson y Gauld (1995), Quicke (1997), y Triple-horn y Johnson (2005). Para información sobre registros de hospederos, ver Fry (1989). Información más completa está disponible en catálogos regionales como el de Krombein *et al.* (1979). Townes (1988) recopiló fuentes de literatura taxonómica de himenópteros parasíticos. Una clave para familias de Hymenoptera del mundo es provista por Goulet y Huber (1993); una clave para familias neárticas de Chalcidoidea es ofrecida por Grissell y Schauff (1990), y para los géneros por Gibson *et al.* (1997). Una base de datos electrónica de calcidoideos es mantenida por Noyes en <http://www.nhm.ac.uk/jdsml/research-curation/projects/chalcidoids/>. El material está disponible en CD en <http://www.nhm.ac.uk/publishing/pubrpch.html>. Yu y van Achterberg (2004) elaboraron un catálogo electrónico de todos los Ichneumonoidea (<http://www.taxapad.com/>).

Wharton *et al.* (1997) publicaron una clave de géneros de braconidos del Hemisferio Occidental. Shaw y Huddleston (1991) resumieron la información sobre la biología de los braconidos. Existen catálogos actualizados a nivel mundial de Evaniidae (Deans, 2005) y Proctotrupoidea (Johnson, 2005). Para conocer la revisión de Scelionidae, ver Austin *et al.* (2005).

## GRUPOS DE PARASITOIDES

### MOSCAS PARASÍTICAS

Trece familias de moscas incluyen especies parasíticas de artrópodos o de caracoles (Cecidomyiidae, Acroceridae, Nemestrinidae, Bombyliidae, Phoridae, Pipunculidae, Conopidae, Pyrgotidae, Sciomyzidae, Cryptochetidae, Calliphoridae, Sarcophagidae y Tachinidae) pero las más importantes son Tachinidae, Phoridae y Cryptochetidae. Ver Feener y Brown (1997) para una revisión de los dípteros como parasitoides.

### PHORIDAE

Estas moscas han sido criadas de termitas, abejas, grillos, larvas de Lepidoptera, pupas de polillas y larvas de moscas pero actualmente son de mayor interés como parasitoides de las hormigas de fuego invasoras (Williams y Banks, 1987; Feener y Brown, 1992; Williams *et al.*, 2003; Porter *et al.*, 2004). (**Figura 3-3**).



**Figura 3-3.** Adulto de la mosca fórida *Pseudacteon litoralis* Borgmeier atacando una obrera de la hormiga de fuego importada *Solenopsis invicta* (Burden). (Fotografía cortesía de S. D. Porter y L. A. Calcaterra, USDA-ARS.)

## CRYPTOCHETIDAE

Todas las especies pertenecen al género *Cryptochetum* y todas parasitan escamas margaródidas. *Cryptochetum iceryae* (Williston) fue introducida a California (EU) desde Australia y controla a la escama acanalada algodonosa (*Icerya purchasi* Maskell), una plaga importante de los cítricos (Bartlett, 1978).

## TACHINIDAE

Éstos (Figura 3-4) son los dípteros más importantes en el control biológico clásico. La mayoría son endoparasitoides solitarios y ninguno es hiperparasítico (Askew, 1971). *Lydella thompsoni* Herting fue introducida a los Estados Uni-



**Figura 3-4.** El taquírido *Erynniopsis antennata* Rondani es un parasitoides del escarabajo de la hoja del olmo *Pyrrhalta luteola* (Müller). (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

dos para el control del barrenador europeo del maíz *Ostrinia nubilalis* (Hübner) (Burbutis *et al.*, 1981). En Canadá, la introducción de *Cyzenis albicans* (Fallén) controló la polilla de invierno invasora *Operophtera brumata* L. (Embree, 1971). *Trichopoda giacomellii* (Blanchard) fue introducida en Australia, donde controló una importante plaga de hortalizas, el chinche *Nezara viridula* (L.) (Coombs y Sands, 2000). Taquíridos como *Lixophaga diatraeae* (Townsend) han sido usados para liberaciones aumentativas (Bennett, 1971) mientras que otras especies han sido de interés como parasitoides indígenas de plagas nativas como por ejemplo *Bessa harveyi* (Townsend), la cual es parasitoides de la mosca sierra del alerce *Pristiphora erichsonii* (Hartig) (Thompson *et al.*, 1979). Grenier (1988) revisó el papel de los taquíridos en el control biológico aplicado y Stireman *et al.* (2006) discutieron su evolución, conducta y ecología. Los taquíridos varían en la forma como atacan a sus hospederos (O'Hara, 1985). Los adultos de algunas especies

depositan huevos sobre sus hospederos o dentro de ellos mientras que otros retienen sus huevos y depositan larvas de primer estadio sobre, cerca o dentro de sus hospederos. Algunas otras colocan huevos o larvas sobre el follaje o el suelo. Los huevos puestos sobre el follaje, son colocados donde es posible que sean consumidos más tarde por su hospedero. En tales casos, sustancias volátiles de plantas emitidas como consecuencia del daño producido por herbívoros, pueden atraer a las moscas para ovipositar (Roland *et al.*, 1989). Los huevos puestos sobre el follaje a menudo son muy pequeños (microtipo) y son depositados en números mayores que los huevos más grandes (macrotipo) de las especies que ovipositan directamente sobre sus hospederos (Askew, 1971).

Los taquínidos varían desde especies casi específicas como *T. giacomelli* (Sands y Combs, 1999) hasta las extremadamente polífagas como *Compsilura concinnata* (Meigen), introducida para controlar la polilla gitana *Lymantria dispar* (L.) y la polilla de cola café (*Euproctis chrysorrhoea* [L.]) en Norteamérica. Aunque este taquínido logra un control altamente efectivo de la polillas de cola café, también causa un alto grado de mortalidad a polillas nativas del gusano de seda (Saturniidae) (Boettner *et al.*, 2000).

#### AVISPAS PARASÍTICAS

Los parasitoides ocurren en al menos 36 familias de Hymenoptera pero varían significativamente en el grado en el que han sido utilizados en control biológico, debido al tamaño de la familia y a los tipos de insectos que atacan. Los parasitoides de mayor importancia para el control biológico pertenecen a dos superfamilias, Chalcidoidea e Ichneumonoidea.

#### CHALCIDOIDEA

Incluye 16 familias con parasitoides, de las cuales Encyrtidae y Aphelinidae han sido usadas más frecuentemente en control biológico.

#### PTEROMALIDAE

Los pteromálidos atacan un amplio rango de hospederos con algunas distinciones, según la subfamilia o la tribu. Por ejemplo, las pupas de moscas muscoideas, escarabajos barrenadores de madera o avispas que anidan en tallos o en lodo son atacadas por los Cleonyminae; las moscas Agromyzidae, Cecidomyiidae, Tephritidae y Anthomyiidae por Miscogastrini, y diversos Lepidoptera, Coleoptera, Diptera e Hymenoptera por Pteromalinae. Algunas especies de *Muscidifurax* y *Spalangia* son criadas para liberaciones aumentativas contra moscas que se crían en estiércol (Patterson *et al.*, 1981).

#### ENCYRTIDAE

Los encírtidos parasitan escamas, piojos harinosos y los huevos o larvas de diversos Blattaria, Coleoptera, Diptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Neuroptera, Orthoptera, arañas y garrapatas. Esta familia, junto con Aphelinidae, incluye la mitad de

los casos exitosos del control biológico clásico. Entre los géneros importantes en la familia están *Anagyrus*, *Apoanagyrus*, *Comperia*, *Hunterellus* y *Ooencyrtus*. El encírtido suramericano *Apoanagyrus* (antes *Epidinocarsis*) *lopezi* (De Santis) controló al piojo harinoso invasor *Phenacoccus manihoti*, el cual devastaba cultivos de yuca en gran parte de África tropical (Neuenschwander *et al.*, 1989). *Anagyrus kamali* Moursi (Figura 3-5) controló al piojo harinoso rosado del hibisco *Maconellicoccus hirsutus* (Green] en el Caribe.



**Figura 3-5.** El encírtido *Anagyrus kamali* Moursi. (Fotografía cortesía de William Roltsch, California Department of Agriculture.)



**Figura 3-6.** El afelínido *Aphytis melinus* DeBach atacando la escama roja de California *Aonidiella aurantii* (Maskell). (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

#### EULOPHIDAE

Esta familia es de gran importancia para el control biológico, atacando una amplia variedad de hospederos, incluyendo escamas, trips y especies de Coleoptera, Lepidoptera, Diptera e Hymenoptera. Algunas especies atacan minadores de hojas o insectos barrenadores de madera.

#### APHELINIDAE

Los miembros de esta familia son importantes parasitoides de escamas armadas, piojos harinosos, mosquitas blancas, áfidos, psílidos y huevos de diversos insectos. Los géneros de mayor importancia incluyen a *Aphelinus*, *Aphytis*, *Encarsia* y *Eretmocerus* (Rosen y DeBach, 1979). *Aphytis melinus* DeBach (Figura 3-6) controló la escama roja de California *Aonidiella aurantii* (Maskell) en cítricos. Viggiani (1984) revisó la ecología de los Aphelinidae. Algunas especies como *Encarsia formosa* Gahan y *Eretmocerus eremicus* Rose & Zolnerowich son criadas masivamente para ser usadas contra moscas blancas en cultivos en invernadero.

#### TRICHOGRAMMATIDAE

Todos los tricogramátidos son parasitoides de huevos. Los nombres de las especies en la literatura anterior a los 1970s a menudo están incorrectos, debido a la dificultad para la identificación exacta de las especies sin herramientas basadas en el

ADN (Pinto y Stouthamer, 1994). Unas diez especies de *Trichogramma* han sido criadas extensamente en masa para liberaciones aumentativas contra lepidópteros plaga en maíz, algodón y otros cultivos (Figura 3-7).



**Figura 3-7.** El tricogramátido *Trichogramma pretiosum* Riley ovipositando en el huevo de *Helicoverpa zea* (Boddie). (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)



**Figura 3-8.** El mimárido *Gonatocerus ashmeadi* Girault. (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

#### MYMARIDAE

Todos los mimáridos son parasitoides de huevos, y atacan especies de Hemiptera, Psocoptera, Coleoptera, Diptera y Orthoptera. La liberación de *Anaphes flavipes* (Förster) en los Estados Unidos ayudó a suprimir al escarabajo de la hoja de los cereales *Oulema melanopus* (L.) (Maltby *et al.*, 1971). *Gonatocerus ashmeadi* Girault (Figura 3-8) controló a la chicharrita de alas cristalinas *Homalodisca coagulata* Say en la Polinesia Francesa.

La superfamilia **Platygastroidea** incluye Scelionidae y Platygasteridae, las cuales son familias de interés en control biológico.

#### Scelionidae

Todas las especies de esta gran familia son parasitoides de huevos, y algunos como *Trissolcus basalis* (Wollaston), parasitoide de la chinche verde apestosa *N. viridula* (Jones, 1988), han sido usados en control biológico. Otros géneros importantes son *Telenomus* y *Scelio*.

La superfamilia Ichneumonoidea está compuesta por Ichneumonidae y Braconidae. La subfamilia Aphidiinae a veces es elevada a nivel de familia pero aquí se incluye en Braconidae.

#### ICHNEUMONIDAE

Los miembros de esta gran familia (Townes, 1969; Yu y Horstmann, 1997) parasitan muchos tipos diferentes de hospederos. Muchas especies tienen antenas largas y ovipositor largo los cuales son visibles todo el tiempo

pero en algunos grupos los ovipositores son cortos y no visibles. Las subfamilias más importantes pueden, en general, ser agrupadas por el tipo de hospedero (según Askew, 1971): ectoparasitoides de larvas o pupas de diversos órdenes en tejido vegetal (Pimplinae, p. ej., *Pimpla*); ectoparasitoides de larvas expuestas de lepidópteros y moscas sierra (Typhoninae, p. ej., *Phytodietus*); ectoparasitoides

de insectos en capullo – algunos son hiperparasitoides (Cryptinae, p. ej., *Gelis*); endoparasitoides de larvas de lepidópteros (Banchinae, p. ej., *Glypta*; Campopleginae, p. ej., *Diadegma*; Ophioninae, p. ej., *Ophion*); endoparasitoides de pupas de lepidópteros (Ichneumoninae, p. ej., *Ichneumon*); endoparasitoides de larvas de moscas sierra (Ctenopelmatinae, p. ej., *Perilissus*); y endoparasitoides de larvas de sírfidos (Diplazontinae, p. ej., *Diplazon*).

#### BRACONIDAE

Los braconidos han sido utilizados ampliamente en control biológico, especialmente contra áfidos, Lepidoptera, Coleoptera y Díptera. A menudo enpujan dentro de capullos sedosos, fuera del cuerpo de su hospedero; los Aphidiinae enpujan adentro de los pulgones momificados. Wharton (1993) discutió la ecología de Braconidae. *Aphidius colemani* Viereck se consigue comercialmente para controlar áfidos en invernaderos (Figura 3-9). La mayoría de los investigadores reconocen de 35 a 40 subfamilias. Las principales subfamilias y tipos de hospederos que atacan (según Askew, 1971 y Shaw y Huddleston, 1991) incluyen endoparasitoides de áfidos (Aphidiinae, p. ej., *Aphidius*, *Trioxys*) (para la biología de este grupo, ver Starý 1970); endoparasitoides de larvas de Lepidoptera y Coleoptera (Meteorinae, p. ej., *Meteorus*; Blacinae, p. ej., *Blacus*; Microgasterinae, p. ej., *Cotesia*, *Microplitis*; Rogadinae, p. ej., *Aleiodes*); endoparasitoides de escarabajos adultos o ninfas de Hemiptera (Euphorinae, p. ej., *Microctonus*); endoparasitoides huevo-larva de Lepidoptera (Cheloninae, p. ej., *Chelonus*); endoparasitoides huevo-larva y de larvas de Díptera Cyclorrhapha (Alysiinae, p. ej., *Dacnusia*; Opiinae, p. ej., *Opius*); y ectoparasitoides de larvas de lepidópteros y coleópteros en sitios ocultos (Braconinae, p. ej., *Bracon*; Doryctinae, p. ej., *Heterospilus*).

La superfamilia Chrysidoidea incluye siete familias. Los Bethyilidae son los más importantes para el control biológico, aunque varias especies de Dryinidae han sido liberadas contra plagas de cultivos y ornamentales.



**Figura 3-9.** El braconido *Aphidius colemani* Viereck. (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

## BETHYLIDAE

Los bethílidos atacan larvas de escarabajos y de Lepidoptera, a menudo en habitats confinados como en hojas enrolladas y debajo de la corteza. Las especies usadas como agentes de control biológico incluyen parasitoides de la broca del café *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Abraham *et al.*, 1990), y *Goniozus legneri* Gordh, la cual controla al pirálido *Amyelois transitella* (Walker) en huertas de almendros (*Prunus dulcis* [Miller] D.A. Webb var. *dulcis*) en California (EU) (Legner y Gordh, 1992).

La superfamilia Vespoidea incluye siete familias con miembros parasíticos: Tiphidae, Mutillidae, Scolidae, Bradynobaenidae, Pompilidae, Rhopalosomatidae y Sapygidae, de los cuales Tiphidae y Scolidae son quizás los más importantes en proyectos de control biológico.

## TIPHIIDAE

Los tífidos son parasitoides de larvas de escarabajos. Las especies de la subfamilia Tiphinae barrenan en el suelo y atacan larvas de escarabajos en celdas de tierra. *Tiphia popilliavora* Rohwer y *Tiphia vernalis* Rohwer fueron introducidas a los Estados Unidos contra el escarabajo japonés *Popillia japonica* Newman. Los niveles de parasitismo fueron altos inicialmente pero después declinaron y ambos parasitoides ahora son escasos mientras que su hospedero todavía es abundante (King, 1931; Ladd and McCabe, 1966).

## PARTE II: ECOLOGÍA DEL PARASITOIDE

Comparados con otros grupos de enemigos naturales, los parasitoides tienen un conjunto relativamente coherente de características distintivas, perteneciendo la mayoría al orden Himenóptera. Aún así, los 100,000 o más parasitoides conocidos son diversos en detalles de su biología (ver Askew, 1971; Doult *et al.*, 1976; Waage y Greathead, 1986; Godfray y Hassell, 1988; Godfray, 1994; Jervis y Kidd, 1996; y Hochberg y Ives, 2000). Los aspectos cruciales de la biología del parasitoide para el control biológico incluyen (1) encontrar hospederos, (2) reconocimiento y evaluación de los hospederos, (3) vencer las defensas del hospedero, (4) regular la fisiología del hospedero y (5) el tiempo de búsqueda en áreas con hospederos.

### HALLAZGO DE HOSPEDEROS

## DESCRIPCIÓN

El hallazgo de hospederos por los parasitoides ha sido investigado intensamente y ahora es entendido a niveles de comportamiento y químico (Vinson, 1984; Tumlinson *et al.*, 1993; Kidd, 2005). Inicialmente, un parasitoide debe encontrar el habitat del hospedero (Vinson, 1981). A veces, el parasitoide simplemente emerge en el lugar adecuado y empieza a buscar hospederos. En otros casos, el parasitoide deja el habitat para buscar recursos como el néctar o emerge donde los hospederos han muerto. Los habitats del hospedero son encontrados usualmente detectando señales perceptibles a

cierta distancia, no por una búsqueda al azar. La visión juega posiblemente un papel importante en la localización del habitat, en el sentido más amplio (bosque vs pastizal, etc.) pero la localización del microhabitat (especie de planta que posiblemente tiene hospederos) es frecuentemente una respuesta a compuestos químicos volátiles como (1) los olores de plantas hospederas no infestadas, (2) los materiales (feromonas, heces) producidos por el hospedero o (3) los compuestos volátiles de las plantas inducidos y liberados en respuesta al ataque de un herbívoro. Los parasitoides pueden usar olores para localizar hospederos ya sea moviéndose a favor del viento al percibir el olor en el aire (**Figura 3-10**) o en superficies, siguiendo los gradientes de aumento del olor. En algunos casos, visiones y sonidos asociados con los hospederos pueden ser señales que atraen a los parasitoides. Por ejemplo, los taquípidos que atacan grillos escuchan literalmente el chirrido del grillo y vuelan hacia el sonido (Cade, 1975).

Después que los parasitoides encuentran plantas infestadas, localizan hospederos al detectar compuestos químicos no volátiles (**Figura 3-11**) y otras señales (escamas, otras partes del cuerpo) sobre la superficie de la planta (Lewis *et al.*, 1976; Vinson, 1984; van Alphen y Vet, 1986; Bell, 1990; Lewis y Martin, 1990; Vet and Dicke, 1992). Estos materiales son percibidos tocándolos con las antenas o con los tarsos de sus patas. Los parasitoides que atacan hospederos ocultos dentro de la madera, frutas o minas de hojas, detectan vibraciones. Los compuestos químicos asociados con la presencia del hospedero se llaman *kairomonas*. El descubrimiento de las kairomonas o de vibraciones del hospedero causa que los parasitoides adopten una “*búsqueda local intensificada*”, la cual consiste en detenerse y caminar en círculos, con lo que consiguen que el área local sea investigada más detalladamente. Para hospederos ocultos, la detección de vibraciones de los hospederos hace que el parasitoide se detenga donde las vibraciones son más fuertes e induce un aumento en el sondeo con el ovipositor.



**Figura 3-10.** Parasitoide volando hacia olores emitidos por una hoja de maíz dañada por una larva de Lepidoptera. (Fotografía cortesía de Ted Turlings, reimpresa de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)



**Figura 3-11.** Parasitoide usando las antenas para detectar señales químicas en la mezcla de excremento y restos de tejido vegetal que ayudan a localizar a un hospedero potencial. (Fotografía cortesía de Joe Lewis, reimpreso de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso)

## ORIENTACIÓN A LARGA DISTANCIA

El habitat y el hallazgo del hospedero son partes de un grupo continuo de respuestas que ocurre en varias escalas espaciales. Para conveniencia de la discusión, se define orientación a larga distancia como el movimiento que depende de señales, como los olores volátiles, que son percibidas a una cierta distancia. El vuelo, por lo general, es el método de locomoción usado hacia la señal. En contraste, la orientación a corta distancia, para estos propósitos, se referirá al movimiento, a menudo caminando, que tiene lugar en superficies en las que las señales no volátiles son percibidas por el tacto, en lugar del olfato. Este sistema se ajusta exactamente para muchos enemigos naturales pero no para todos. Un mayor conocimiento acerca de qué olores o señales un parasitoide utiliza para la localización del hospedero, mejora el entendimiento de su ecología y facilita su manipulación para el control biológico.

## HALLAZGO DE PLANTAS HOSPEDERAS NO INFESTADAS

La atracción a plantas hospederas no infestadas no es generalizada pero algunos parasitoides responden a olores de plantas no infestadas en olfatómetros (Elzen *et al.*, 1986; Martin *et al.*, 1990; Wickremasinghe y van Emden, 1992). *Leptopilina heterotoma* (Thompson), un parasitoide de larvas de moscas drosófilas en frutos podridos, responde a olores de levaduras que son comunes en materiales en descomposición (Dicke *et al.*, 1984).

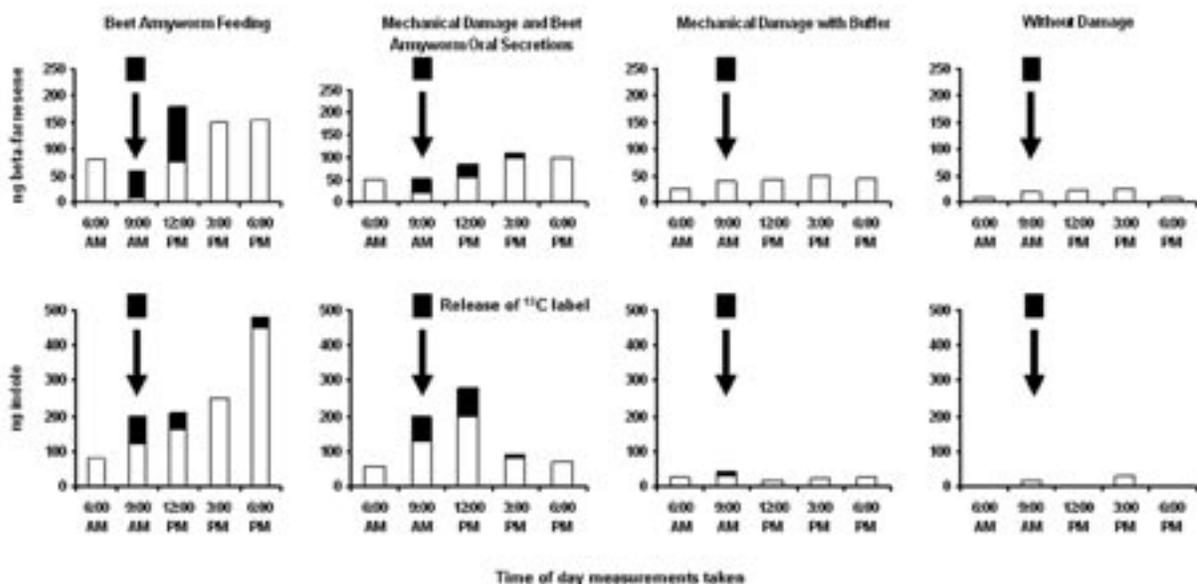
## LOCALIZACIÓN DIRECTA DE HOSPEDEROS

Algunos parasitoides son atraídos por feromonas sexuales o de agregación de otros insectos. El afelínido *Encarsia* (antes *Prospaltella*) *perniciosa* (Tower), por ejemplo, fue capturado en mayores números en trampas pegajosas cebadas con la feromona sintética de su hospedero *Quadraspidiotus perniciosus* (Comstock) que en trampas sin la feromona (Rice and Jones, 1982). *Trichogramma pretiosum* Riley respondió a la feromona sexual de *Helicoverpa zea* (Boddie) en olfatómetros (Lewis *et al.*, 1982; Noldus *et al.*, 1990). Los sceliónidos *Telenomus busseolae* (Gahan) y *Telenomus isis* (Polaszek) fueron atraídos a hembras (que emitían feromonas) del barrenador del tallo rosado africano *Sesamia calamistis* Hampson (Fiaboe *et al.*, 2003). Los parasitoides taquínidos de adultos de la chinche verde apestosa (*N. viridula*) (Harris y Todd, 1980) y un sceliónido que ataca huevos de la chinche depredadora *Podisus maculiventris* (Say) (Aldrich *et al.*, 1984) fueron atraídos a la feromona de agregación de su hospedero. La atracción a olores específicos del hospedero, en lugar de a plantas hospederas afectadas, tiene una ventaja obvia para los parasitoides de huevos, los cuales podrían arribar después de que el huevo eclosionase si solamente fuera atraído a olores de plantas afectadas por larvas.

La visión y los sonidos también pueden atraer a los parasitoides. El taquínido *Ormia ochracea* (Bigot) voló y atacó grillos muertos colocados en parlantes que emitían sonidos de grillos (Cade, 1975) pero no a grillos muertos asociados con otros ruidos. El sarcófago *Colcondamyia auditrix* Shewell localiza chicharras *Okanagana ramosa* (Say) por su zumbido característico (Soper *et al.*, 1976).

## ATRACCIÓN A PLANTAS INFESTADAS

Los parasitoides de insectos en estadios que se alimentan de plantas podrían ser atraídos a productos volátiles del hospedero como las feromonas, pero si éstas están asociadas a la reproducción y no a las larvas, podría inducir a los parasitoides larvales a arribar demasiado pronto. En teoría, las larvas o sus heces podrían emitir compuestos volátiles. Sin embargo, muchos estudios han demostrado que no son atractivos a distancia o sólo ligeramente. En la mayoría de los casos, los parasitoides larvales son atraídos por compuestos volátiles emitidos por plantas infestadas con insectos que se alimentan activamente (Nadel y van Alphen, 1987; McCall *et al.*, 1993). Muchas plantas responden a la alimentación de herbívoros, aumentando las emisiones de compuestos volátiles. Las emisiones son una mezcla de compuestos ya formados (“compuestos volátiles de hojas verdes”) y de otros compuestos sintetizados en respuesta específica a la alimentación del herbívoro (Paré y Tumlinson, 1996) (**Figura 3-12**). Las plantas son inducidas a sintetizar nuevos compuestos volátiles por la regurgitación de las larvas (“escupida”) en el tejido dañado (Potting *et al.*, 1995). Este mecanismo está diseminado ampliamente, encontrándose no sólo en parasitoides himenópteros que atacan insectos masticadores como las larvas de lepidópteros sino también en parasitoides de insectos chupadores como los piojos harinosos (Nadel y van Alphen, 1987) y pentatómidos (Morales *et al.*, 2005). Las moscas taquínidas tienen respuestas similares (Stireman, 2002) y aún los parasitoides de huevos a veces responden a señales del daño por alimentación (Morales *et al.*, 2005).



**Figura 3-12.** La alimentación por herbívoros induce la liberación de un rango más amplio y un aumento en la cantidad de compuestos volátiles, algunos de los cuales son el resultado de síntesis *de novo* estimulada por el ataque del herbívoro. Aquí, la síntesis *de novo* es demostrada por la liberación de compuestos incorporados a una etiqueta  $C^{15}$  (barras negras), introducida en el vaso de reacción al inicio del ataque del herbívoro (flecha). (Redibujado con permiso de Paré and Tumlinson [1996]: *Florida Entomologist* 79: 93-103)

Los atrayentes volátiles son emitidos no solamente desde las partes infestadas de las plantas sino también desde las no infestadas debido a una respuesta sistémica (Potting *et al.*, 1995) y aún desde partes de plantas no infestadas adyacentes a las infestadas (Choh *et al.*, 2004). El ácido jasmónico es un compuesto clave que influye en señalar la ruta entre las plantas y los enemigos naturales (Lou *et al.*, 2005). La aplicación artificial de compuestos inductivos o de compuestos directamente atractivos tiene el potencial de conducir a los enemigos naturales dentro de los campos de cultivo (James, 2005).

Los parasitoides también responden a compuestos volátiles de organismos asociados con sus hospederos o sus habitats (Dicke, 1988). Por ejemplo, un hongo asociado con larvas de moscas tefritidas en frutas produce acetaldehído, el cual atrae a *Diachasmimorpha longicaudata* Ashmead (Himen.: Braconidae) (Greany *et al.*, 1977). Similarmente, *Ibalia leucospoides* (Himen.: Ibalidae) (Hockenwarth) responde a olores del hongo digestor de madera *Amylostereum* sp., el cual es un simbionte de su hospedero, la avispa de la madera *Sirex noctilio* (Fabricius) (Himen.: Siricidae) (Madden, 1968).

#### HALLAZGO DE HOSPEDEROS A CORTA DISTANCIA

Ya sobre la planta hospedera infestada, los parasitoides usan varios materiales vertidos por los hospederos o emitidos por las plantas infestadas (llamada kairomonas) para localizar a los hospederos. Tales materiales incluyen compuestos químicos encontrados en los sitios de alimentación, productos de desecho (excremento con tejido vegetal, mielecilla), partes del cuerpo (escamas, setas, exuvias) y secreciones (seda, secreciones de glándulas salivares o mandibulares, feromonas de marcaje). Las kairomonas que se encuentran en las plantas promueven el descubrimiento del hospedero al alterar la conducta del parasitoide, produciendo (1) la detención del parasitoide, (2) el seguimiento del rastro y/o (3) la búsqueda local intensificada.

#### DETENCIÓN DEL PARASITOIDE

Los parasitoides que cazan buscando hospederos ocultos, como los que están dentro de madera o frutas, pueden detenerse cuando entran en contacto con kairomonas en su superficie. La detención también ocurre en algunos parasitoides al detectar vibraciones de los hospederos (Vet y Bakker, 1985). El sondeo aumentado con el ovipositor sigue a la detención y ayuda a localizar al hospedero (Vinson, 1976; Vet y Bakker, 1985). *Leptopilina* sp., un parasitoide de la mosca del vinagre, busca hospederos dentro de frutas podridas u hongos, quedándose inmóvil sobre las estructuras infestadas para detectar el movimiento larval (Vet y Bakker, 1985). El braconido *Dapsilarthra rufiventris* (Nees), después de detectar una mina del hospedero (*Phytomyza ranunculi* Schrank), usa el sonido para localizar las larvas dentro de las minas (Sugimoto *et al.*, 1988).

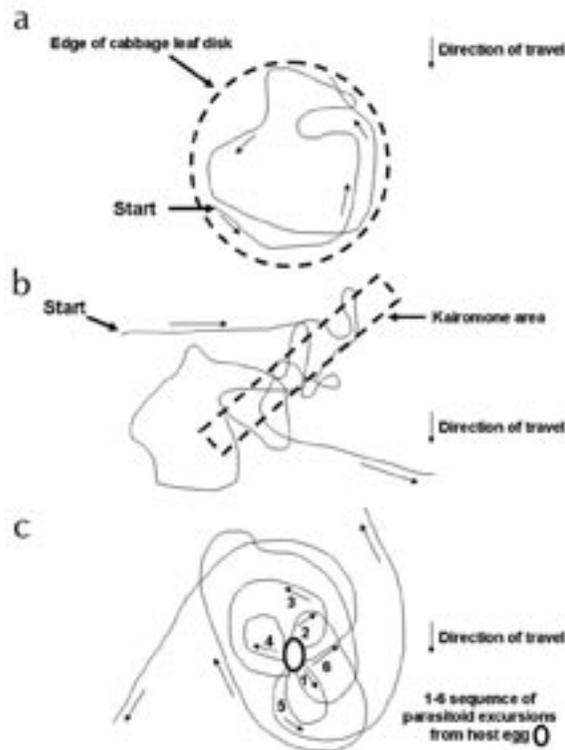
#### SEGUIMIENTO DEL RASTRO

Las kairomonas depositadas en línea pueden evocar el seguimiento del rastro. El bethílido *Cephalonomia waterstoni* Gahan sigue los compuestos químicos que

escapan de las larvas de los escarabajos rojizos del grano, *Cryptolestes ferrugineus* (Stephens), conforme se arrastran hacia los sitios donde enpupan (Howard and Flinn, 1990).

#### BÚSQUEDA LOCAL INTENSIFICADA

Las conductas inducidas por kairomonas pueden causar que los parasitoides se muevan en la búsqueda en un área local completamente, permaneciendo más tiempo o limitando las áreas en las que buscan (**Figura 3-13**). Estos comportamientos aumentan el número de parasitoides en un sitio con hospederos y el tiempo promedio que pasan allí (Prokopy y Webster, 1978; Vet, 1985; Nealis, 1986).



**Figura 3-13.** Rastros de búsqueda de una avispa *Trichogramma* bajo tres circunstancias diferentes: (a) sin kairomona, la ruta caminada está diseminada por toda la superficie de la hoja; (b) con kairomona aplicada en una área rectangular, la ruta de búsqueda se voltea en sí misma, concentrándose en el área tratada con kairomona; y (c) cuando es detectado un huevo hospedero, las rutas de búsqueda se enfocan directamente alrededor del huevo pero las salidas desde el huevo ocurren en direcciones al azar (los números 1-6 representan 6 eventos de salida). (Redibujado con permiso de Gardener y van Lenteren, 1986: *Oecologia* 68: 265-270.)

El daño por alimentación en el hospedero causa que el braconido *Cotesia rubecula* (Marshall) permanezca más tiempo en coles infestadas (Nealis, 1986). El eucóilido *Leptopilina clavipes* (Hartig) busca más tiempo en áreas tratadas con extractos de champiñones infestados con larvas del hospedero que en áreas no tratadas (Vet, 1985). El parasitoides *Utetes canaliculatus* (Gahan) (antes *Opius lectus* Gahan) permanece más tiempo en las manzanas y mueve más las antenas si la feromona de marcaje del hospedero está presente (Prokopy y Webster, 1978). La microcilada incrementa el tiempo que el parasitoides de áfidos *Ephedrus cerasicola* Starý pasa sobre las plantas (Hågvar and Hofsvang, 1989). Los parasitoides son mantenidos en una área más pequeña durante la búsqueda debido a varios comportamientos estimulados por las kairomonas, incluyendo la reducción de velocidad al caminar (Waage, 1978), en lugar de caminar en línea recta, los parasitoides caminan en círculos y frecuentemente retroceden (Waage, 1979; Loke y Ashley, 1984; Kainoh *et al.*, 1990) y un cambio de dirección (de reversa) en los límites de las kairomonas (Waage, 1978).

## RECONCIMIENTO Y EVALUACIÓN DEL HOSPEDERO

La “calidad” de los hospederos descubiertos debe ser evaluada antes de que sean escogidos para la oviposición. La calidad está determinada por la especie y el tamaño del hospedero (o estadio), la condición fisiológica y su condición de parasitismo. Las evaluaciones son afectadas por señales químicas internas y externas. Algunas respuestas son genéticamente innatas pero otras pueden ser modificadas por la experiencia reciente. Entendiendo los determinantes del reconocimiento del hospedero, ayuda a los científicos a escoger enemigos naturales altamente específicos para la introducción y reduce los riesgos no deseables.

La evaluación de la calidad del hospedero también aumenta la eficiencia de la colocación del huevo del parasitoide, permitiendo una progenie más grande y apta. En respuesta al tamaño del hospedero, los parasitoides pueden escoger depositar huevos de hembra o de macho. Colocar huevos de hembra en hospederos más grandes aumenta la aptitud de la progenie. La superparasitación generalmente es menos provechosa que utilizar un hospedero no parasitado, debido a una menor sobrevivencia de la descendencia. Pero si no existen mejores opciones, aún la baja recompensa al atacar hospederos parasitados puede ser valiosa.

### RECONOCIMIENTO DE LA ESPECIE HOSPEDERA

¿Cómo sabe un parasitoide si el hospedero potencial puede ser parasitado con éxito? Cuando los parasitoides encuentran un prospecto de hospedero, algunas características generales como el tamaño del hospedero, la posición, forma y localización en el habitat, sugieren que el estadio encontrado podría ser un hospedero apropiado. El tamaño del huevo afecta la aceptación del hospedero por *Trichogramma minutum* Riley. Las hembras evalúan el tamaño del huevo detectando el ángulo entre el escapo y la cabeza mientras caminan sobre los huevos del hospedero (Schmidt y Smith, 1986, 1987). Otros parasitoides responden a la superficie química del hospedero. *Telenomus*



**Figura 3-14.** Hembras de *Aprostocetus hagenowii* (Ratzeburg) probando una bola de cristal tratada con oxalato de calcio y otros materiales de las glándulas del hospedero que sirven, junto con una superficie curva, para reconocer al hospedero. (Fotografía cortesía de Brad Vinson, reimpresa de Van Driesche, R. G. and T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

*heliobidus* Ashmead (Scelionidae) determina si los huevos podrían ser de *Heliothis virescens* (Fabricius) con las antenas y el ovipositor (Strand y Vinson, 1982, 1983a,b,c) (Figura 3-14). El tamborileo antenal sobre la superficie del huevo permite que las avispas detecten dos proteínas producidas por las glándulas accesorias de la polilla (Strand y Vinson, 1983c). Bolas de cristal cubiertas con estas proteínas estimulan intentos de oviposición (Strand y Vinson, 1983b). Cuando estas proteínas son colocadas en huevos de insectos no hospederos como *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) y *Phthorimaea operculella* Zeller, se induce la oviposición (Strand y Vinson, 1982b).

Otros ejemplos de este tipo incluyen (1) el uso del pegamento de la ooteca de la cucaracha de bandas cafés *Supella longipalpa* (Fabricius)

por su parasitoide específico de huevos *Comperia merceti* Compere (Van Driesche y Hulbert, 1984); (2) la respuesta de los parasitoides de escamas armadas afelínidos a los compuestos químicos de la cubierta cerosa del hospedero (Luck y Uygun, 1986; Takahashi *et al.*, 1990); (3) el reconocimiento por *Cotesia melanoscela* (Ratzeburg) (Braconidae) de las larvas de la polilla gitana, basado en los densos grupos de setas largas y en los compuestos químicos del integumento larval (Weseloh, 1974); (4) la estimulación de *Lemophagus pulcher* (Szepliget) (Ichneumonidae) por las cubiertas fecales del escarabajo de la hoja del lirio *Lilioceris lili* (Scopoli), aún cuando esté sobre hospederos no naturales o imitaciones (Schaffner y Müller, 2001).

Los parasitoides internos obtienen más información de su ovipositor cuando indagan antes de la oviposición. Estas señales son menos específicas (Kainoh *et al.*, 1989), consistiendo de aminoácidos, sales y trehalosa (Vinson, 1991), las cuales estimulan la oviposición y pueden proveer información acerca de parasitismo previo.

## EVALUACIÓN DE LA CALIDAD DEL HOSPEDERO

Después de reconocer la especie y el estadio del hospedero, los parasitoides deben evaluar la calidad para determinar el número y el sexo de los huevos a depositar. El tamaño del hospedero (y los aspectos nutricionales asociados) y el parasitismo previo son importantes atributos de calidad.

### TAMAÑO DEL HOSPEDERO

El tamaño significa diferentes cosas, dependiendo de si los hospederos crecen o no después del parasitismo. Algunos parasitoides atacan hospederos pequeños y les permiten crecer antes de matarlos, aumentando el recurso para su progenie. *Cotesia glomerata* (L.) oviposita en larvas de primer o segundo estadio pero las mata en el quinto estadio. La oviposición en larvas pequeñas de *Pieris* es ventajosa porque son menos aptas para encapsular huevos del parasitoide que los estadios posteriores (Van Driesche, 1988). Cuando los hospederos no crecen después de ser parasitados, el tamaño del hospedero puede ser evaluado para decidir el número y el sexo de los huevos a depositar. El parasitoide de piojos harinosos *Anagyrus indicus* Shafee *et al.*, por ejemplo, deja hasta tres huevos en adultos pero sólo uno en las ninfas de primer estadio (Nechols y Kikuchi, 1985). Los parasitoides de escamas típicamente ponen más huevos de machos en escamas pequeñas (ver más adelante). Los mecanismos para juzgar el tamaño varían con la especie de parasitoide y pueden depender de la experiencia anterior de parasitoides individuales.

### PARASITISMO PREVIO

Cuando un parasitoide examina un hospedero, este debe determinar si está parasitado o no y decidir atacarlo o rechazarlo. El parasitismo pre-existente puede ser de miembros de la misma o de diferente especie. Cuando el parasitismo potencial repetido involucra a la misma especie (un proceso llamado *superparasitismo*), la detección frecuentemente conduce al rechazo rápido. El braconido *Orgilus lepidus* Muesebeck rechaza rápidamente a las larvas ya parasitadas de la polilla de la papa *P. operculella* (Greany y Oatman, 1972). Los parasitoides pueden, sin embargo,

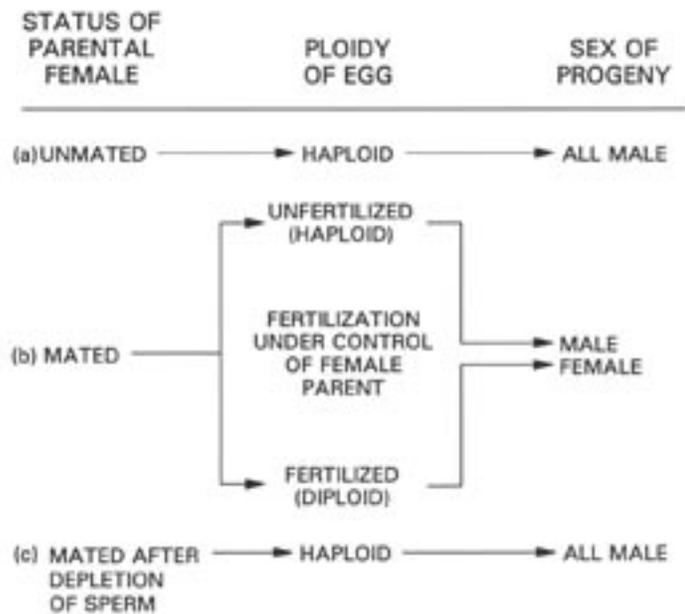
obtener alguna ventaja del superparasitismo si los hospederos no parasitados son muy escasos o si el parasitoide tiene una carga de bastantes huevos. El rechazo es menos rutinario cuando el parasitismo repetido es entre diferentes especies (llamado *multiparasitismo*) pero depende más bien de la competitividad intrínseca del segundo parasitoide en relación con el primero. El rechazo ocurre en algunas combinaciones de especies (Bai y Mackauer, 1991) pero no en otras. Las especies altamente competitivas pueden tener pocas razones para rechazar hospederos parasitados previamente (Scholz y Höller, 1992).

En cualquier caso, las señales usadas para detectar el parasitismo incluyen marcas externas y cambios internos en la hemolinfa o en los tejidos del hospedero. Las marcas externas típicamente duran sólo unos pocos días. Por ejemplo, el sceliónido *Trissolcus euschisti* (Ashmead) marca los huevos del hospedero con un compuesto químico soluble en agua (Okuda y Yeagan, 1988) y el braconido *Microplitis croceipes* (Cresson), un parasitoide de larvas, usa secreciones de su glándula alcalina (Vinson y Guillot, 1972). Si el superparasitismo ocurre, las larvas compiten. En algunos casos, cada una simplemente trata de crecer más que la otra, usando los recursos disponibles más rápidamente. En otras combinaciones, los parasitoides buscan eliminar a sus competidores con el ataque físico, usando las mandíbulas (Himenóptera), los ganchos bucales (Díptera) o por medios fisiológicos como la asfixia, venenos o enzimas citolíticas (Vinson y Iwantsch 1980).

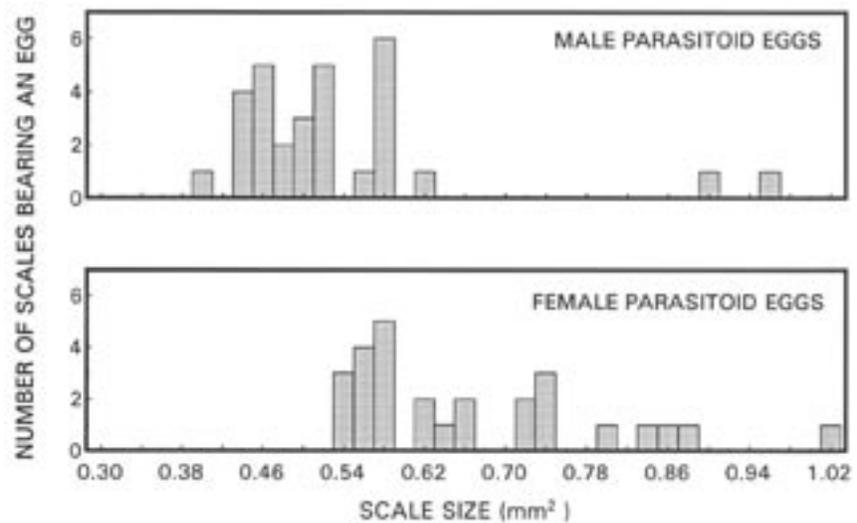
#### SELECCIÓN DE LA PROPORCIÓN SEXUAL DE LA DESCENDENCIA

Muchos parasitoides himenópteros son *arrhenotokos*, presentando *reproducción haplodiploide*. Las hembras de tales especies pueden controlar selectivamente la fertilización del huevo. Los huevos diploides fertilizados originan hembras mientras que los huevos haploides no fertilizados producen machos (**Figura 3-15**). Esto permite que los parasitoides pongan huevos de hembra en los mejores hospederos, reservando los huevos de macho para hospederos menos óptimos.

*Aphytis lingnanensis* Compere (Aphelinidae) pone huevos de machos más a menudo en las escamas pequeñas mientras que las más grandes reciben huevos de hembras (Opp y Luck, 1986) (**Figura 3-16**). Los hospederos parasitados previamente a menudo reciben más huevos de machos porque tienen menores recursos (Waage y Lane, 1984). Las proporciones sexuales en colonias de laboratorio pueden sesgarse hacia los machos, debido a encuentros con hospederos pequeños o demasiado parasitados, disminuyendo la productividad de la colonia. Los encuentros más frecuentes con hembras de la misma especie aumentan el porcentaje de huevos de machos ovipositados. Sin embargo, aún en condiciones ideales, las hembras en áreas pequeñas ponen al menos algunos huevos de machos en hospederos grandes para asegurar la fertilización de sus hijas.



**Figura 3-15.** Himenópteros parasíticos: si las hembras no están apareadas (A) o están sin esperma (C), producen solamente descendencia haploide de machos; si el esperma está disponible en la espermateca (B), las hembras pueden controlar la fertilización para producir descendencia de hembras o machos, basadas en la evaluación del hospedero (Reimpreso de Van Driesche, R. G. and T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso)

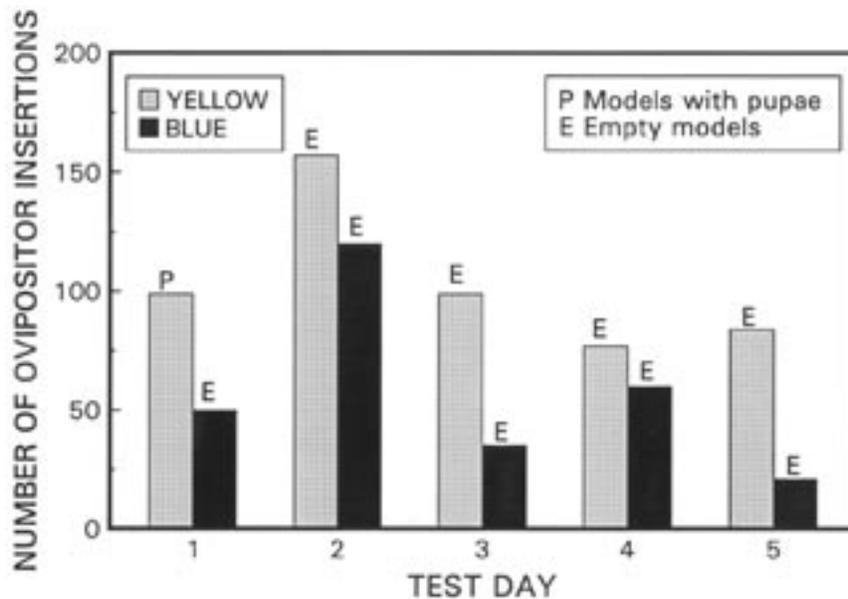


**Figura 3-16.** El sexo de los parasitoides (*Aphytis linganensis* Compere) criados de la escama roja de California *Aonidiella aurantii* (Maskell) de diferentes tamaños, demuestra que los parasitoides ponen huevos de machos predominantemente en hospederos más pequeños y de hembras en los más grandes (según Opp y Luck, 1986). (Reimpreso de Van Driesche, R. G. and T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

## ACONDICIONAMIENTO Y APRENDIZAJE ASOCIATIVO

Los parasitoides aprenden y usan lo que aprenden para ayudarse a encontrar hospederos. El *acondicionamiento* y el *aprendizaje asociativo*, han sido ampliamente demostrados para los parasitoides. El acondicionamiento ocurre cuando la experiencia previa con un hospedero refuerza la respuesta hacia esa especie. El reforzamiento de una respuesta innata es ilustrado por *Brachymeria intermedia* (Nees), la cual en pruebas en el olfatómetro caminó más a menudo a favor del viento, se movió más rápido e investigó más frecuentemente en corrientes de aire con kairomonas de un hospedero previamente conocido (Cardé y Lee, 1989). La experiencia previa también puede influenciar la preferencia hacia un hospedero sobre otro. Muchos parasitoides adultos contactan las kairomonas del hospedero durante la emergencia. Si las preferencias de un parasitoide están débilmente determinadas genéticamente, el contacto con la especie hospedera de donde emergió o con sus productos puede reforzar la preferencia por esa especie. Consecuentemente, los parasitoides criados en hospederos alternantes pudieran funcionar menos contra la plaga a controlar (van Bergeijk *et al.*, 1989). Para los parasitoides especialistas cuyas preferencias de hospedero están fuertemente determinadas genéticamente, el acondicionamiento puede tener poco efecto.

El aprendizaje asociativo ocurre cuando la experiencia enlaza dos estímulos que se han experimentado juntos (Lewis *et al.*, 1991) (Figura 3-17). Los estímulos secundarios que a menudo son aprendidos en forma asociada con los hospederos, incluyen (1) forma, color u olor del habitat del hospedero (Wardle y Borden, 1989,



**Figura 3-17.** Las avispas *Pimpla instigator* Fabricius, acondicionadas a la presencia de hospederos dentro de modelos amarillos de capullos en el primer día, investigaron en los modelos amarillos más que en los azules por cuatro días adicionales, demostrando la persistencia del aprendizaje asociativo (según Schmidt *et al.*, 1993: *Journal of Insect Behavior* 6: 1-11). (Reimpreso de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso)

1990), (2) especie de planta habitada por el hospedero (Kester y Barbosa, 1992), (3) olores de las plantas hospederas infestadas (Lewis *et al.*, 1991) y (4) olores asociados con el néctar u otras fuentes de alimento (Lewis y Takasu, 1990).

Los parasitoides también pueden asociar simultáneamente dos o más señales, tales como olor y color, con los hospederos (Wäckers y Lewis, 1994). Las respuestas aprendidas cesan su efecto en la conducta del parasitoide después de pocos días (Papaj y Vet, 1990; Poolman Simons *et al.*, 1992), permitiéndoles ajustar continuamente su imagen de búsqueda hacia señales útiles recientes.

El aprendizaje tiene varias implicaciones prácticas para el control biológico. Establecer una nueva especie puede ser más fácil si los parasitoides son expuestos primero a la plaga en la planta hospedera. Similarmente, la exposición de enemigos naturales criados en masa a la plaga por controlar antes de la liberación, puede corregir cualquier pérdida de eficacia (Hérard *et al.*, 1988) al ser criados en un hospedero alternante (Matadha *et al.*, 2005). En el control biológico por conservación, reservorios distintos al cultivo son usados para producir parasitoides en hospederos alternantes de la vegetación en las orillas; estos esfuerzos pueden ser menos efectivos que los supuestos ya que los enemigos naturales son condicionados a preferir una planta no cultivada o al hospedero alternante.

## DERROTA DE LAS DEFENSAS DEL HOSPEDERO

Para que una larva de parasitoide madure exitosamente en un hospedero, esta debe derrotar sus defensas. Los hospederos se defienden del parasitismo reduciendo la oportunidad de ser encontrados, resistiendo el ataque físicamente si son descubiertos y matando huevos o larvas del parasitoide si son atacados (Gross, 1993). Enseguida se presenta una discusión generalizada de estos procesos, con especial referencia a Lepidoptera y sus parasitoides.

### REDUCCIÓN DE LA OPORTUNIDAD DE SER ENCONTRADO

Una forma en que los insectos reducen la proporción en que son descubiertos por los parasitoides, es disociándose ellos mismos de las kairomonas. Algunas larvas frecuentemente cambian de posición durante la alimentación o depositan el excremento lejos de los sitios de alimentación. Para los que se alimentan ocultamente (minadores de hojas, barrenadores, etc.), las vibraciones pueden ser una señal crítica que revela la localización del hospedero, por lo que la cesación periódica de la alimentación o del movimiento, pueden reducir su detección por los parasitoides.

Durante el período evolutivo, los herbívoros pudieron escapar de los parasitoides explotando nuevas plantas hospederas, un proceso llamado ocupación del “*espacio libre de enemigos*.” Este proceso debe cumplir con tres criterios (Berdegue *et al.*, 1996), los cuales son ilustrados por el cambio de la polilla de la papa (*P. operculella*) desde la papa hasta el tomate en Etiopía (Mulatu *et al.*, 2004). En primer lugar, el herbívoro debe estar limitado por enemigos naturales en la planta inicial (demostrado con una disminución en la mortalidad, en papa protegida por cajas). En segundo lugar, el impacto del enemigo natural debe ser reducido en la nueva planta hospedera (se demuestra con una menor mortalidad en tomate sin protección de cajas que en papas

sin protección de cajas). En tercer lugar, el nuevo hospedero no debe ser una ventaja nutricional (el tomate es un hospedero nutricionalmente inferior que la papa como se demuestra por la menor sobrevivencia en tomate en cajas que en papa en cajas).

#### PREVENCIÓN DEL ATAQUE SI ES ENCONTRADO

Algunos herbívoros montan una defensa química si son encontrados por un parasitoide (Pasteels *et al.*, 1983). Algunas especies rocían enérgicamente a sus atacantes con compuestos químicos nocivos. Otras concentran compuestos defensivos en sus tejidos externos y tienen un sabor repugnante. *Trogus pennator* (Fabricius) (Ichneumonidae) no parasita larvas de la mariposa *Battus philenor* (L.), aún cuando deja excremento atractivo, porque el integumento de la larva contiene ácidos aristolóquidos desagradables que fueron tomados de la planta hospedera (Sime, 2002).

Los insectos también pueden escapar del parasitismo al (1) poseer estructuras defensivas, (2) emplear conductas evasivas o agresivas o (3) usar hormigas o a sus padres como guardaespaldas (Gross, 1993).

Las estructuras defensivas pueden ser tan simples como agrupar huevos en un montón. Por ejemplo, el parasitismo de los huevos de la polilla gitana (*L. dispar*) por *Ooencyrtus kuwanae* (Howard) es mayor en masas pequeñas de huevos, presumiblemente porque una fracción mayor es físicamente accesible (Weseloh, 1972). Las cutículas más gruesas también pueden ser estructuras defensivas, por lo que es posible que contribuyan a la ausencia general de parasitismo en insectos adultos. Los braconidos euforinos son uno de los pocos grupos que atacan eficientemente insectos adultos y lo hacen ovipositando específicamente en regiones ligeramente esclerotizadas (Shaw, 1988).

El comportamiento también ayuda a los hospederos a evadir el parasitismo. Las ninfas más viejas de áfidos impiden parcialmente el parasitismo pateando al parasitoide (Gerling *et al.*, 1988). Las larvas de *Euphydryas phaeton* (Drury) (Nymphalidae) sacuden la cabeza para golpear a un lado al ichneumonido *Benjaminia euphydryadis* Viereck (Stamp, 1982). Las larvas de *Heliothis virescens* ensucian el cuerpo del braconido *Toxoneuron* (antes *Cardiochiles*) *nigriceps* (Viereck), embistiendo y vomitando (Hays y Vinson, 1971).

Los guardaespaldas pueden reducir el parasitismo. Las hormigas atienden grupos de escamas de cubierta suave, áfidos o piojos harinosos para obtener mielecilla, y reducen el parasitismo agrediendo e interrumpiendo las conductas del parasitoide (Gross, 1993). La larva de *Jalmenus evagoras* Schmiedeknecht, la cual se alimenta en árboles de acacia australianos, es a menudo menos parasitada en árboles con hormigas (Pierce *et al.* 1987). Este comportamiento de las hormigas puede ser un importante factor reduciendo el éxito de algunos programas de control biológico clásico. En algunos grupos (Hemiptera, Membracidae y Coleoptera), el cuidado maternal de las masas de huevos o de los grupos de ninfas protege a la descendencia de los parasitoides (Maeto y Kudo, 1992; Gross, 1993).

## MATANDO PARASITOIDES INMADUROS DESPUÉS DEL ATAQUE

Los hospederos, aún después de que han sido descubiertos y parasitados, pueden estar preparados para destruir parasitoides inmaduros a través de la *encapsulación*, un proceso en el que las células sanguíneas se adhieren a los parasitoides inmaduros formando una cápsula a su alrededor. Las moléculas reactivas, tales como el peróxido de hidrógeno liberado dentro de la cápsula, matan al parasitoide (Nappi y Vass, 1998). Si mata todos los huevos, el hospedero sobrevive. Los parasitoides, sin embargo, tienen al menos dos estrategias para evitar la encapsulación: la evasión y las contramedidas.

### LA ESTRATEGIA DE LA EVASIÓN

Los parasitoides externos evitan la encapsulación simplemente al desarrollarse externamente. El veneno paraliza al hospedero y evita que se descomponga, las larvas del parasitoide se alimentan externamente como depredadores (Askew y Shaw, 1986; Godfray, 1994). El parasitismo externo, sin embargo, está restringido principalmente a minadores de hojas o tallos, barrenadores, pupas en capullos o en los formadores de agallas, donde una estructura física mantiene juntos a los hospederos y a las larvas del parasitoide.

En contraste, el parasitismo interno permite el uso de hospederos que no se ocultan, como larvas de lepidópteros, áfidos o piojos harinosos. Además, el parasitismo interno de larvas o de ninfas permite a los hospederos crecer antes de la muerte. Los parasitoides internos se arriesgan a la encapsulación. Algunas especies evaden este peligro atacando el huevo del hospedero, el cual carece de sistema inmunológico, o insertando huevos en los ganglios, donde las células sanguíneas encapsuladoras no tienen acceso (Hinks, 1971; Godfray, 1994) (aunque esto no es una estrategia completa porque eventualmente deben dejar el ganglio para desarrollarse). Sin embargo, la mayoría de los parasitoides internos deben comprometerse fisiológicamente y vencer la encapsulación, usando una variedad de contramedidas.

### LA ESTRATEGIA DE LAS CONTRAMEDIDAS

Los parasitoides internos de larvas, ninfas o de insectos adultos deben vencer el sistema inmunológico del hospedero. A diferencia de los mamíferos, el sistema inmunológico del insecto no tiene especificidad y no produce anticuerpos capaces de reconocer y de unirse a los antígenos específicos extraños. El sistema inmunológico del insecto tiene respuestas celulares y del suero pero la principal defensa contra los parasitoides es la encapsulación por células sanguíneas. Ésta es una respuesta coordinada de agregación, adhesión y aplanamiento de hemocitos, resultando en el aislamiento del parasitoide dentro de una cápsula celular, dentro de la cual los compuestos tóxicos reactivos son liberados y el parasitoide muere (Nappi, 1973; Nappi y Vass, 1998). La encapsulación es acompañada a veces por la deposición de un pigmento oscuro llamado melanina, un proceso que depende de la actividad de la fenoloxidasa. Los factores que afectan la fuerza y rapidez de la encapsulación (Vinson, 1990; Pathak, 1993; Ratcliffe, 1993) incluyen la edad del hospedero, la raza del hospedero y del parasitoide, el superparasitismo y la temperatura (Blumberg, 1997).

Aparte de la encapsulación como mecanismo de defensa del hospedero, las bacterias simbióticas, particularmente *Hamiltonella defensa*, pueden conferir resistencia al parasitismo en algunos áfidos (Oliver *et al.*, 2003, 2005).

Las contramedidas usadas por los parasitoides para vencer la encapsulación incluyen la elección del hospedero, saturación, polidnavirus, veneno, teratocitos y dispositivos anti-reconocimiento como las cubiertas especiales en los huevos. Los ejemplos incluyen:

- (1) Algunos parasitoides ovipositan en hospederos jóvenes, los que a menudo son menos efectivos en la encapsulación (Debolt, 1991).
- (2) Los parasitoides pueden depositar huevos supernumerarios en hospederos los cuales agotan el suplemento de células sanguíneas encapsuladoras (Blumberg y Luck, 1990), permitiendo que otros huevos sobrevivan.
- (3) Dos familias de avispas, Braconidae e Ichneumonidae, usan genes de virus (*Polydnaviridae* and *Braconviridae*) para desactivar la encapsulación por el hospedero. Estos virus son transmitidos a los hospederos en el fluido inyectado durante la oviposición (Stoltz y Vinson, 1979; Stoltz, 1993). Los genes virales, en algunos casos, destruyen los lamelocitos, uno de los hemocitos importantes en la encapsulación (Rizke y Rizki, 1990; Davies y Siva-Jothy, 1991). También ayudan a regular la fisiología y el desarrollo del hospedero para favorecer al parasitoide (Whitfield, 1990). Algunos investigadores sugieren que estos genes virales ya no son parte de una entidad independiente sino que ahora forman parte integral del genoma del parasitoide (Fleming y Summers, 1991; Federici, 1991). Adicionalmente, otro grupo de virus, la familia Reoviridae, ayuda a suprimir las defensas del hospedero (Renault *et al.*, 2005).
- (4) Los venenos (Moreau y Guillot, 2005) y otros materiales inyectados durante la oviposición pueden interferir con las rutas utilizadas para iniciar la encapsulación. *Leptopilina bouvardi* Barbotin *et al.* introduce sustancias en *Drosophila melanogaster* Meigen que estimulan al inhibidor de la proteinasa de la serina Serpin 27A, la cual regula negativamente a la fenoloxidasa. El refuerzo de Serpin 27A reduce los niveles de la fenoloxidasa, evitando la encapsulación eficiente (Nappi *et al.*, 2005). Los venenos también participan en la supresión de la encapsulación en algunos sistemas hospedero/parasitoide, inhibiendo la dispersión física de los hemocitos sobre la superficie del huevo del parasitoide o, en otros casos, matando directamente dichas células (Zhang *et al.*, 2004).
- (5) Los teratocitos son células gigantes, a menudo derivadas de las membranas serosas de los huevos del parasitoide, las cuales tienen varias funciones que promueven el parasitismo exitoso. Éstas incluyen el proveer nutrición a los parasitoides en desarrollo (Qin *et al.*, 1999) y también reducir la encapsulación por la inhibición de la actividad de la fenoloxidasa (Bell *et al.*, 2004).

- (6) Algunos taquínidos evaden la encapsulación con el rompimiento físico de la cápsula en desarrollo.
- (7) Los huevos de algunos parasitoides himenópteros tienen cubiertas en la superficie del huevo que no son reconocidas por el sistema inmune del hospedero.

Seguramente se encontrarán otras defensas al estudiar más especies.

## REGULACIÓN DE LA FISIOLÓGÍA DEL HOSPEDERO

Los parasitoides internos exitosos, además de vencer las defensas de los hospederos, deben regularlos positivamente para obtener máximos recursos y otras ventajas (Lawrence y Lanzrein, 1993; Beckage y Gelman, 2004). La regulación puede incluir la manipulación de la muda, alimentación, reproducción o del movimiento. El parasitismo puede alargar el estadio que se alimenta, inducir estadios larvales adicionales o la metamorfosis precoz, bloquear la muda (Jones, 1985; Lawrence y Lanzrein, 1993) o inducir o romper la diapausa del hospedero (Moore, 1989). La regulación de la fisiología del hospedero por el parasitoide puede ayudar a (1) coordinar los ciclos de vida estacionales del hospedero y el parasitoide, (2) corregir el tiempo de desarrollo del parasitoide, (3) colocar hospederos en el estadio necesario para el crecimiento del parasitoide y (4) reubicar nutrientes del huevo del hospedero en desarrollo para el crecimiento del parasitoide.

Algunos parasitoides usan las señales de la diapausa del hospedero para regular su propio estado (Schoonhoven, 1962), de tal manera que emergen cuando los hospederos están en estados adecuados para la oviposición. Cuando el taquínido *Carcelia* sp. se desarrolla en una especie univoltina entra en diapausa, pero cuando el mismo parasitoide se desarrolla en una especie bivoltina continúa su desarrollo, tiene otra generación y entra en diapausa con su hospedero, al final de la segunda generación (Klomp, 1958). El éxito de los parasitoides introducidos a nuevas regiones para control biológico puede ser afectado por el grado de sincronía entre parasitoide y hospedero. A su vez, esta sincronía es afectada por la fenología de la diapausa de cada especie y la relación de uno con otro. En Australia, la sincronía de los taquínidos adultos (*T. giacomellii*) con sus pentatómidos hospederos (*N. viridula*) es imperfecta a causa de tales complejidades, afectando los resultados de este proyecto de control biológico (Coombs, 2004).

En otros casos los parasitoides, en lugar de reaccionar pasivamente, reaccionan a las condiciones de los hospederos, controlándolos activamente. El parasitoide gregario *Copidosoma truncatellum* (Dalman), por ejemplo, ocasiona que su hospedero *Trichoplusia ni* (Hübner) experimente una muda larval adicional (Jones *et al.*, 1982), alargando su período de alimentación y aumentando los recursos para la progenie del parasitoide. Otro parasitoide, *Chelonus* sp., causa que *T. ni* inicie prematuramente la metamorfosis. Las larvas parasitadas tejen capullos pero no enpupan (Jones, 1985). Esto asegura que la estructura protectora del capullo sirva al parasitoide en desarrollo, antes de la muerte del hospedero.

El parasitismo también puede suprimir la maduración del huevo en algunas especies parcial o completamente, como en el caso del parasitismo de *Anasa tristis* (De Geer)

por *Trichopoda pennipes* Fabricius (Beard, 1940; Beckage, 1985). Se cree que este efecto beneficia al parasitoide, poniendo nutrientes disponibles que de otra forma serían utilizados por los ovocitos en desarrollo (Hurd, 1993). La supresión de la reproducción del hospedero puede aumentar la eficacia de un agente de control biológico, terminando la ovipostura aún antes de causar la muerte del hospedero (Van Driesche y Gyrisco, 1979).

## TIEMPO DE BÚSQUEDA EN ÁREAS CON HOSPEDEROS

Las áreas locales donde se han descubierto y atacado hospederos (“áreas con hospederos”), eventualmente deben ser abandonadas para que el parasitoide pueda buscar nuevas áreas. El saber cuándo dejar un lugar de ese tipo es parte importante de la biología del parasitoide. Podría parecer que un parasitoide permanecería en una planta (o en otra “área con hospederos”) hasta que todos los hospederos hayan sido encontrados. Pero esto se vuelve ineficiente si otras áreas favorables están por ser descubiertas. El estudio de cómo evalúan los animales las áreas con recursos y deciden cuándo dejarlas se llama *forrajeo óptimo*. Las conductas de forrajeo de muchos grupos animales ha sido investigada (MacArthur y Pianka, 1966; Vet *et al.*, 1991). En el período 1960-1990 se llevó a cabo investigación extensiva para determinar las reglas, señales y procesos que gobiernan el forrajeo de los parasitoides (Godfray, 1994; van Alphen and Jervis, 1996). Aquí se presenta un resumen de factores que afectan a los parasitoides después de que han empezado a intensificar la búsqueda local en un área con hospederos. En algún punto, la búsqueda intensificada termina. Podría terminar cuando los parasitoides agotan sus huevos disponibles y se alejan para buscar néctar u otros alimentos para reponer el almacenamiento de energía. También los organismos pueden abandonar las áreas con hospederos teniendo todavía huevos por depositar. ¿Por qué pasa esto? ¿Qué determinaciones hace el parasitoide acerca del área con hospederos y qué estímulos son encontrados que establecen su conducta?

## MODELOS SIMPLES DEL COMPORTAMIENTO DE FORRAJEAO

Históricamente, se propusieron tres reglas para describir cuándo los forrajeadores deberían abandonar un área con hospederos (van Alphen y Vet, 1986): expectativa de números (Krebs, 1973), expectativa de tiempo (Gibb, 1962) y tiempo de resignación (Hassell y May, 1974; Murdoch y Oaten, 1975). Los forrajeadores que cazan con la expectativa de encontrar un *número fijo* de hospederos, deberían dejar el lugar después de que ese número haya sido encontrado aunque haya o no hospederos adicionales disponibles. Strand y Vinson (1982), por ejemplo, encontraron que *T. nigriceps* siempre abandona el follaje del tabaco (*Nicotiana tabacum* L.) después de atacar a una larva hospedera. Esto funcionó porque los hospederos eran solitarios y entonces cada área tenía al menos un hospedero. Sin embargo, esta estrategia por sí misma no proporciona un mecanismo para abandonar áreas sin hospederos, por lo que factores adicionales deben afectar también el comportamiento del parasitoide. Los forrajeadores que cazan con una expectativa de *tiempo fijo*, dejarían las áreas con hospederos después de haber terminado el tiempo aunque hayan sido encontrados hospederos o no, o aunque hospederos adicionales queden sin descubrir. Tal estrategia explicaría los patrones de parasitismo inversamente dependientes de la densidad

que se ven a menudo en la naturaleza. Alternativamente, los forrajeadores que cazan con un *tiempo fijo de resignación*, abandonarían un sitio después de que el tiempo programado ha terminado, sin encontrar un hospedero adecuado. Una última modificación sería que si los hospederos fueran encontrados, el reloj podría ser reprogramado y el lugar sería abandonado solamente cuando nuevos hospederos no pudiesen ser encontrados durante el período reprogramado. Si cualquiera de estos modelos o algunos más complicados, describen cómo forrajea busca un parasitoide realmente, estos deben ser determinados a partir de observaciones en la naturaleza. Pero primero hay que preguntarse acerca de los tipos de señales que un parasitoide puede encontrar que causara un cambio en su comportamiento en un área con hospederos.

#### FACTORES QUE AFECTAN EL TIEMPO DE BÚSQUEDA EN ÁREAS CON HOSPEDEROS

Al menos nueve factores afectan el tiempo de búsqueda en áreas con hospederos (van Alphen y Jervis, 1996): (1) los contactos previos del parasitoide con el hospedero, (2) su carga de huevos, (3) la concentración de kairomonas del hospedero en el lugar, (4) los encuentros con hospederos no parasitados, (5) los encuentros con hospederos parasitados, (6) la oportunidad de los encuentros, (7) los encuentros con marcas de otros parasitoides, (8) los encuentros con otros parasitoides individuales y (9) el superparasitismo.

No es posible determinar definitivamente que cada factor tiene un impacto positivo o negativo en el tiempo de residencia de un parasitoide en una área con hospederos, debido a que la influencia de un factor puede diferir dentro y entre las especies de parasitoides, y puede depender de la experiencia previa o de circunstancias actuales del individuo. Sin embargo, algunas generalidades pueden ser reconocidas. En la siguiente sección, una influencia “positiva” es la que puede aumentar el tiempo en el sitio y una “negativa” es la que puede disminuir el tiempo en el sitio.

##### (1) CONTACTOS PREVIOS CON LA MISMA ESPECIE DE HOSPEDERO (INFLUENCIA POSITIVA)

Es más probable que los parasitoides que han tenido contacto previo con un hospedero dado reaccionen más fuertemente (a través del acondicionamiento) a un área que contiene al mismo hospedero. Esto puede prolongar el tiempo que pasen en el lugar. Van Alphen y van Harsel (1982) demostraron que el tiempo de forrajeo de *Asobara tabida* Nees aumentó cuando se le presentó una especie hospedera con la cual había sido condicionada 24 horas antes.

##### (2) CARGA DE HUEVOS (POSITIVA EN ALTOS NIVELES)

El número de huevos maduros que un parasitoide tiene en un momento dado influye en su tendencia a la búsqueda de hospederos (Minkenberg *et al.*, 1992). Al descubrir un área con hospederos, un parasitoide empieza a ovipositar, disminuyendo los huevos disponibles. Eventualmente, cargas menores de huevos permiten a los parasitoides ser afectados más fuertemente por las demandas de competencia, tales como el deseo de reponer nutrientes almacenados por la alimentación. Para

el afelínido *A. lingnanensis*, las hembras con pocos huevos los depositaron en pequeños grupos (Rosenheim y Rosen, 1991).

(3) CONCENTRACIÓN DE KAIROMONAS EN EL SITIO CON HOSPEDEROS (POSITIVA)

Cuanta más kairomona (que indica la presencia del hospedero) encuentra un parasitoide en un área, es posible que pase allí más tiempo. Waage (1978, 1979) encontró que el parasitoide *Venturia canescens* Gravenhorst pasó más tiempo en el lugar, en respuesta al incremento de kairomona dejada en el medio por las larvas de *Plodia interpunctella* (Hübner). Dicke *et al.* (1985) encontraron una respuesta similar del parasitoide *L. heterotoma* a la kairomona de su hospedero, aún cuando no hubiera hospederos presentes.

(4) ENCUENTROS CON HOSPEDEROS NO PARASITADOS (POSITIVA)

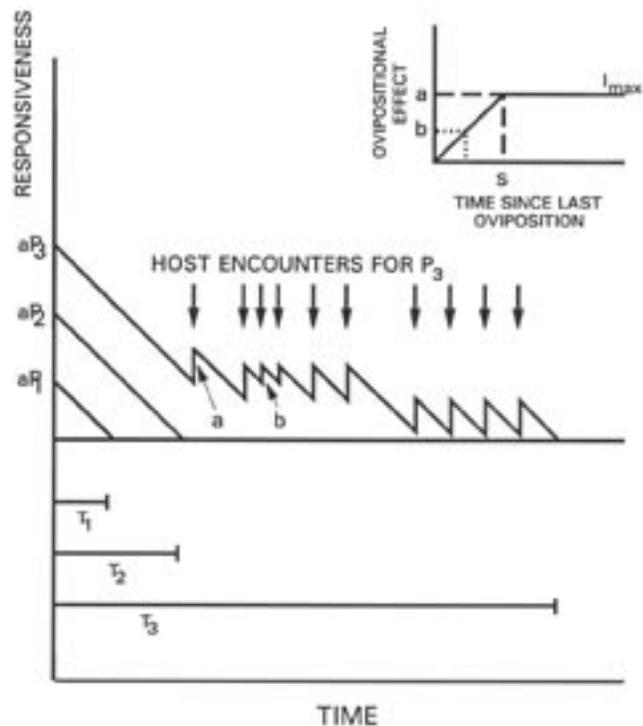
El objetivo de la búsqueda del parasitoide es encontrar hospederos no parasitados. Por tanto, dichos encuentros, excepto en las especies solitarias con un solo individuo por sitio, aumentan el tiempo de búsqueda en el lugar, por ejemplo, *V. canescens* (Waage, 1979) y *A. tabida* (van Alphen y Galis, 1983).

(5) ENCUENTROS CON HOSPEDEROS PARASITADOS (SE ASUME QUE ES NEGATIVA PERO PUEDE SER POSITIVA)

Estos encuentros generalmente disminuyen el tiempo que pasan los parasitoides en un sitio (p. ej., *V. canescens*, Waage, 1979; *L. heterotoma*, van Lenteren, 1991). Sin embargo, en algunas especies de parasitoides, el contacto con hospederos parasitados no tiene efecto negativo en el tiempo de búsqueda en las áreas con hospederos (*A. tabida*, van Alphen y Galis, 1983) y puede aún aumentar el tiempo de búsqueda si los hospederos parasitados tienen el potencial para ser superparasitados con éxito.

(6) LA OPORTUNIDAD DE LOS ENCUENTROS (INFLUENCIA VARIABLE)

El modelo de repartición del tiempo en el sitio con hospederos de Waage (1979) y de van Alphen y Jervis (1996) asume que los parasitoides tienen un cierto nivel de motivación en la búsqueda al encontrar un área con hospederos, basada en la experiencia previa y en la respuesta del parasitoide a las kairomonas presentes en el lugar. Esta motivación disminuye espontáneamente con el tiempo pero puede ser aumentada o disminuida con base en los factores encontrados en el sitio (ver la lista más arriba). Por tanto, la oportunidad exacta de tales encuentros es importante porque largos períodos entre estímulos positivos pueden conducir a que la motivación disminuya a niveles demasiado bajos para retener al parasitoide (Figura 3-18). En contraste, la misma secuencia de eventos, con diferentes oportunidades, podría producir un tiempo más largo de búsqueda.



**Figura 3-18.** Los modelos de los tiempos de retención en áreas con hospederos para parasitoides forrajeando, incorporan una tendencia innata para detener la respuesta a las kairomonas del hospedero con el tiempo, junto con los cambios en el grado de respuesta a la kairomona, debido a los encuentros en el sitio. Los encuentros que conducen a la oviposición aumentan la retención mientras que los encuentros con los hospederos parasitados pueden disminuir la motivación (según Waage, 1979). (Reimpreso de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

(7) ENCUNTROS CON MARCAS DE PARASITOIDES DE LA MISMA ESPECIE (NEGATIVA).

Algunos parasitoides marcan las áreas con hospederos utilizadas con feromonas para reducir el tiempo de búsqueda de otras hembras (o de ellas mismas) que entren al sitio posteriormente (Price, 1970; Sheehan *et al.*, 1993)

(8) ENCUNTROS CON OTROS PARASITOIDES (NEGATIVA)

Los encuentros en áreas con hospederos con adultos de la misma especie pueden reducir el tiempo de forrajeo (Hassell, 1971; Beddington, 1975).

(9) USO DEL SUPERPARASITISMO (POSITIVA POTENCIAL)

El superparasitismo puede ocurrir cuando se encuentran hospederos ya parasitados, de tal manera que la influencia de los dos eventos es imposible de separar. Sin embargo, para las especies que son competitivas bajo condiciones de superparasitismo, el encontrar un hospedero previamente parasitado puede ser una influen-

cia positiva, particularmente cuando los períodos de tránsito a nuevas áreas sean largos o cuando los hospederos sean escasos (Waage, 1986; van Dijken y Waage, 1987; van Alphen, 1988).

#### MECANISMOS DE COMPORTAMIENTO QUE PRODUCEN PATRONES DE FORRAJE

Los comportamientos que retienen a los parasitoides en un área con hospederos incluyen (1) cambiar la forma de caminar dando vueltas o en espiral (con una tendencia consistente a la izquierda o a la derecha) o en un patrón de zigzag (alternando vueltas a la izquierda y a la derecha), en lugar de un movimiento en línea recta, (2) moverse menos frecuentemente o por distancias más cortas en cada movimiento, (3) partir de cada fuente de recursos en el sitio en una dirección al azar, la cual puede ser ocasionada por dar la vuelta completamente varias veces en el recurso durante su explotación, y (4) retroceder a los límites del lugar, cuando se pierde el contacto con una kairomona ampliamente distribuida en el sitio.

Los comportamientos que conducen a los parasitoides a dejar un área con hospederos incluyen (1) el volver a caminar en línea recta, debido a la disminución de recursos que provocaron los patrones de dar vueltas, y (2) la falla en retornar cuando se llega a los bordes del sitio (donde se pierde el contacto con las kairomonas del lugar), debido al acostumbrarse a la kairomona.

#### ESTUDIOS DE CAMPO SOBRE FORRAJE DEL ENEMIGO NATURAL

Los modelos y estudios de laboratorio sobre el forrajeo crean hipótesis acerca de cómo los parasitoides podrían forrajear. Sin embargo, se requieren estudios de campo para validar los modelos teóricos. Waage (1983) demostró la agregación del parasitoide *Diadegma* spp. en áreas con alta densidad de hospederos bajo condiciones de campo, la cual es una predicción de los modelos de forrajeo. Casas (1989), trabajando con el parasitoide del minador de la hoja de la manzana *Sympiesis sericeicornis* Nees, demostró que el parasitoide podía detectar las minas en las hojas mientras este volaba cerca pero tenía que aterrizar sobre la hoja para determinar si las minas contenían hospederos adecuados. Sheehan y Shelton (1989) encontraron que la avispa braconídea *Diaeretiella rapae* (McIntosh) no descubrió más rápido las áreas grandes con plantas hospederas (col rizada, *Brassica oleraceae* L.) que las áreas pequeñas pero demoró más en dejar las áreas grandes. El número de parasitoides detenidos en un área con hospederos, por tanto, fue determinado por las decisiones de dejar el lugar, no por factores que afectaran el descubrimiento del área. Éstos y otros estudios (como el de Driessen y Hemerik [1992] sobre el tiempo y el número de huevos del parasitoide de la mosca del vinagre *L. clavipes*; la comparación de Völkl [1994] sobre la conducta de forrajeo de *Aphidius rosae* Haliday a diferentes escalas espaciales y el estudio de Heimpel *et al.* [1996] sobre las interacciones entre la limitación del huevo y la calidad del hospedero sobre la conducta dinámica de un parasitoide) permiten ahora comparaciones entre los comportamientos de algunos parasitoides en particular en laboratorio y campo. Trabajos adicionales refinarán el entendimiento del forrajeo de los parasitoides (Casas *et al.*, 2004) pero los componentes principales son comprendidos ahora.

---

En términos más amplios, el entendimiento de las decisiones de forrajeo de un parasitoide individual será conducido por factores genéticos (diferencias fijas entre individuos), el grado de plasticidad fenotípica en las especies (diferencias variables entre individuos que reflejan el aprendizaje y otras experiencias pasadas) y el estado fisiológico del individuo en el momento, con relación a sus necesidades de alimento, pareja u hospederos (Lewis y Martin, 1990, Lewis *et al.*, 1990; van Alphen y Jervis, 1996, Outreman *et al.*, 2005; Wang y Keller, 2005). Los análisis estadísticos, como los modelos de riesgos proporcionales, han sido utilizados para integrar los complejos factores que afectan las decisiones de partida (Burger *et al.*, 2006).



## CAPÍTULO 4: DIVERSIDAD Y ECOLOGÍA DE LOS DEPRADORES

### PARTE I: DIVERSIDAD

Los depredadores son especies con un estado de vida que mata y come animales vivos para su desarrollo, sustento y reproducción. A diferencia de los parasitoides, los insectos depredadores típicamente son más grandes que sus presas y requieren más de una presa individual para completar el desarrollo. Además, a diferencia de casi todos los parasitoides, un cierto número de insectos depredadores son nocturnos. Los depredadores son casi universales, afectando todas las plagas en todos los habitats en algún grado. Los insectos son comidos por insectos, arañas, pájaros y otros vertebrados. Los ácaros son comidos por trips, escarabajos y por ácaros depredadores; los caracoles plaga son atacados por caracoles depredadores y por pájaros. Los depredadores juveniles usan las presas para su desarrollo mientras que los adultos las usan para mantenimiento y reproducción.

La manipulación inteligente de los complejos de depredadores para el control biológico en sistemas de cultivos, requiere del conocimiento de la taxonomía y biología del depredador, su especificidad y de las tasas de depredación. Este capítulo proporciona un resumen sobre la diversidad del depredador y discute los grupos que han sido importantes en control biológico. Para información sobre la taxonomía y biología de insectos y ácaros depredadores, ver Clausen (1962), Arnett (1968), Hodek (1973, 1986), Hagen *et al.* (1976, 1999), Foelix (1982), Gerson and Smiley (1990), New (1992), Sabelis (1992), Dixon (2000) y Triplehorn y Johnson (2005).

### DEPRADORES NO INSECTOS

Los depredadores no insectos se encuentran en varios grupos de invertebrados, como las arañas, ácaros y caracoles, y en grupos de vertebrados, incluyendo aves, mamíferos, peces, reptiles y anfibios.

#### ARAÑAS

Las arañas (Araneae) son todas depredadoras (**Figura 4-1**) (Foelix, 1982). Las arañas a menudo presentan especialización del habitat pero raramente están especializadas en las especies de presas que consumen. La importancia potencial de los complejos de



**Figura 4-1.** Las arañas lobo (Lycosidae) no hacen telarañas sino que persiguen activamente a la presa. (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

arañas en el control de plagas es reconocida ampliamente (Clarke and Grant, 1968; Mansour *et al.*, 1980; Riechert and Lockley, 1984; Nyffeler and Benz, 1987; Bishop and Riechert, 1990) pero su significancia real en cultivos particulares varía desde sustancial (p. ej., en arroz del sureste asiático) hasta ninguna (p. ej., en manzanos de Massachusetts, EU), dependiendo de la plaga a controlar. Debido a que las arañas carecen de especificidad de presa, no son adecuadas para ser introducidas a nuevas regiones para controlar plagas específicas. La forma apropiada de usar arañas en control biológico es como depredadores generalistas locales para ayudar a retardar el crecimiento de la población de diversos complejos de plagas en cultivos. Esto puede ser logrado a

través de la conservación de las arañas nativas locales en los cultivos (Riechert and Lockley, 1984). Las características de la biología de las arañas que tienen influencia importante en su acción como agentes de control biológico incluyen la habilidad de muchas especies de colonizar nuevas áreas viajando como en un globo de aire caliente (comportamiento llamado ballooning en inglés), los números relativamente grandes de arañas por unidad de área de terreno, y sus movimientos dentro y fuera de los cultivos, en respuesta a las condiciones de temperatura y humedad (Riechert y Bishop, 1990).

## ÁCAROS

Unas 27 familias de ácaros depredan o parasitan invertebrados pero solamente ocho son importantes en control biológico: Phytoseiidae, Stigmaeidae, Anystidae, Bdellidae, Cheyletidae, Hemisarcoptidae, Laelapidae y Macrochelidae. Los Phytoseiidae son los más importantes y los más conocidos. Otras familias pueden llegar a ser reconocidas como valiosas conforme aumente nuestro conocimiento (ver Gerson y Smiley, 1990; Gerson, 1992).



**Figura 4-2.** Un ácaro adulto, *Euseius tularensis* Congdon (Phytoseiidae), alimentándose de una larva del trips de los cítricos *Scirtothrips citri* (Mouton). (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

Las arañitas Tetranychidae pasaron a ser importantes plagas de los cultivos después de 1950, debido a la destrucción de sus enemigos naturales con plaguicidas. Pueden desarrollar resistencia a los acaricidas rápidamente. El control biológico de los tetraníquidos depende de la conservación de sus depredadores, especialmente de los fitoseíidos (Hoy, 1982; Gerson y Smiley, 1990) (**Figura 4-2**). La dieta de los fitoseíidos influye bastante en su papel en el control biológico; grupos divididos de acuerdo a su dieta fueron propuestos y discutidos por

McMurtry y Croft (1997). La conservación de los fitoseídos ha sido estudiada en muchos cultivos, incluyendo manzanos (Hoyt y Caltagirone, 1971), uvas (*Vitis vinifera* L.) (Flaherty y Huffaker, 1970) y fresas (*Fragaria x ananassa* Duchesne) (Huffaker y Kennett, 1956). Razas resistentes a plaguicidas de unas pocas especies han sido usadas para inocularlas en las huertas (Croft y Barnes, 1971) (ver Capítulo 21 para los detalles). El entendimiento de la ecología de los fitoseídos específicos es esencial para su uso exitoso, incluyendo la ecología estacional, el movimiento dentro y fuera de los cultivos, el papel de la vegetación circundante, los requisitos de los refugios para pasar estaciones desfavorables (Gilstrap, 1988) y la necesidad de otros alimentos, además de los ácaros (ver Capítulo 22 para las opciones).

Varios fitoseídos son criados comercialmente para ser usados contra tetraníquidos en invernaderos y en cultivos de alto valor en exteriores, como las fresas (Huffaker y Kennett, 1956; Overmeer, 1985; De Klerk y Ramakers, 1986).

Los fitoseídos han sido usados ocasionalmente como agentes de control biológico clásico. Un ejemplo bien desarrollado es el del ácaro verde de la yuca *Mononychellus tanajoa* (Bondar), el cual invadió África y causó pérdidas importantes en el cultivo. Esta pérdida fue reducida significativamente con la liberación de un fitoseído sudamericano, *Typhlodromalus aripo* (De Leon) (Yaninek y Hanna, 2003).

## CARACOLES

Los caracoles depredadores, como *Englandia rosea* (Ferrusac) y *Rumina decollata* Risso, han sido usados como agentes del control biológico clásico contra caracoles fitófagos invasores. Sin embargo, la introducción de *E. rosea* en islas del Pacífico (Laing y Hamai, 1976) para controlar al caracol terrestre gigante africano, *Achatina fulica* Bowditch (plaga de cultivos), ha sido un desastre ecológico porque este caracol presenta muy poca especificidad de presas para usarlo como un agente del control biológico clásico. Su introducción ha causado la extinción local de otros caracoles terrestres de gran interés cultural y científico (Hadfield y Mountain, 1981; Hadfield *et al.*, 1993; Murray *et al.*, 1988; Coote y Loève, 2003). En contraste, la introducción del caracol de collar a California, aparentemente controló al caracol café de jardín, *Helix aspersa* Müller, sin haberse registrado daños a los caracoles nativos (Fisher y Orth, 1985).

## VERTEBRADOS

Muchas aves y mamíferos pequeños se alimentan de insectos pero, a causa de sus amplias dietas, la mayoría de las especies no son seguras para ser usadas como agentes de control biológico clásico (Davis, 1976; Legner, 1986; Harris, 1990). Las medidas para conservar aves y mamíferos nativos a veces incrementan la mortalidad de plagas en habitats estables como los bosques (Bruns, 1960; Nuessly y Goeden, 1984; Crawford y Jennings, 1989; Higashiura, 1989; Zhi-Qiang Zhang, 1992). Sin embargo, hay pocas pruebas de la efectividad de tales agentes para controlar plagas específicas (Bellows *et al.*, 1982; Campbell y Torgersen, 1983; Torgersen *et al.*, 1984; Atlegrim, 1989).

Los peces han sido usados eficientemente como agentes de control biológico contra larvas de mosquitos en pequeños embalses (Miura *et al.*, 1984). Las dos especies más ampliamente utilizadas son pequeños poecílidos que se alimentan en la superficie, el pez de los mosquitos (*Gambusia affinis* Baird & Girard) y el guppy común (*Poecilia reticulata* Peters) (Legner *et al.*, 1974; Bay *et al.*, 1976). Las introducciones del pez de los mosquitos, sin embargo, pueden dañar las poblaciones nativas de peces, a través de la competencia o la hibridación (Arthington y Lloyd, 1989; Courtenay y Meffe, 1989).

## GRUPOS PRINCIPALES DE INSECTOS DEPREDADORES

Los insectos depredadores de uso potencial en control biológico se encuentran en los órdenes Dermaptera, Mantodea, Hemiptera, Thysanoptera, Coleoptera, Neuroptera, Hymenoptera y Diptera (Hagen *et al.*, 1976; Triplehorn y Johnson, 2005), siendo Hemiptera, Coleoptera, Hymenoptera y Diptera los más importantes. Más de 30 familias de insectos son depredadores y de éstas, los Anthocoridae, Nabidae, Reduviidae, Geocoridae, Carabidae, Coccinellidae, Nitidulidae (*sensu* Cybocephalidae), Staphylinidae, Chrysopidae, Formicidae, Cecidomyiidae y Syrphidae, son comúnmente importantes en los cultivos. Para información sobre la taxonomía y biología de insectos y ácaros depredadores, ver Clausen (1962), Arnett (1968), Hodek (1973), Foelix (1982), Gerson y Smiley (1990), Hagen *et al.* (1999), y Triplehorn y Johnson (2005).



**Figura 4-3.** Adulto del trips *Franklinothrips* sp. (Aeolothripidae). (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

### TRIPS DEPREDAADORES (THYSANOPTERA)

La mayoría de los trips son fitófagos, algunas especies son plagas de plantas cultivadas. Dos familias, sin embargo, contienen depredadores (**Figura 4-3**): Aeolothripidae, p. ej., *Franklinothrips orizabensis* Johansen, que se alimenta de trips, ácaros, polen y huevos de lepidópteros, y Phlaeothripidae, p. ej., *Leptothrips mali* (Fitch), que se alimenta de ácaros.

### CHINCHES DEPREDAADORAS (HEMIPTERA)

Hay muchas familias de chinches depredadoras. Varios grupos acuáticos (Notonectidae, Pleidae, Naucoridae, Belostomatidae, Nepidae, Gerridae, Veliidae) incluyen depredadores generalistas que probablemente son

importantes en suprimir larvas de mosquitos, caracoles acuáticos e insectos plaga en arroz (Sjogren y Legner, 1989). En cultivos de campo y huertas, muchas familias de chinches depredadoras influyen en la abundancia de plagas, incluyendo las siguientes:

## ANTHOCORIDAE

Las diminutas chinches pirata son depredadores importantes de ácaros, trips, áfidos, y huevos y larvas jóvenes de plagas como el barrenador europeo del maíz *Ostrinia nubilalis* Hübner (Coll and Bottrell, 1991, 1992). Varias especies de *Orius* son criadas comercialmente para controlar trips en invernaderos (Figura 4-4) (Gilkeson, 1991). Algunas especies han sido trasladadas a localidades nuevas, como *Montandoniola moraguesi* (Putton) que fue introducida a Hawái para el control del trips cubano del laurel *Gynaikothrips ficorum* (Marchal) (Clausen, 1978).



**Figura 4-4.** *Orius tristicolor* (White) (Anthocoridae), una especie usada para el control aumentativo de trips en cultivos de invernadero. (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

## MIRIDAE

Muchas chinches de las plantas son plagas pero algunas especies depredadoras son agentes valiosos de control biológico (p. ej., especies de *Deraeocoris* en huertas) y unos pocos han sido importados a nuevas regiones. *Tytthus mundulus* (Breddin) fue introducido a Hawái (EU) y contribuyó al control de la chicharrita de la caña de azúcar *Perkinsiella saccharicida* Kirkaldy (Clausen, 1978). *Macrolophus caliginosus* Wagner es usada para controlar moscas blancas en tomates de invernadero, en Europa (Avilla *et al.*, 2004).

## GEOCORIDAE

Las chinches ojonas (*Geocoris* sp.) son depredadores importantes de ninfas de moscas blancas en algodón (Gravena y Sterling, 1983) y de ácaros, trips y áfidos en huertas.

## NABIDAE

Muchos nábidos son depredadores y son más comunes en pastos y plantas herbáceas. Los nábidos se alimentan de huevos de insectos, pulgones y de otros insectos pequeños, lentos o de cuerpo suave. *Nabus ferus* L. es un depredador del psílido

de la papa *Paratrioza cockerelli* (Sulc) y de la chicharrita de la remolacha *Circulifer tenellus* (Baker).



**Figura 4-5.** Una larva crisópida, grupo depredador de áfidos y otras plagas. (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library)

#### CRISOPAS DEPREDADORAS (NEUROPTERA)

Las larvas de las crisopas verdes (Chrysopidae) (**Figura 4-5**) son depredadoras de áfidos, mosquitas blancas, piojos harinosos, trips y huevos de diversos insectos. Los adultos pueden ser o no depredadores, dependiendo de la especie. Varias especies son criadas comercialmente aunque su uso a menudo no es muy efectivo porque son caníbales, caras de criar y tienen requieren bastante

alimento para sobrevivir después de la liberación (Hoddle y Robinson, 2004) (ver Capítulo 26). En cultivos en exteriores, el ataque de otros depredadores generalistas, a las crisopas liberadas como parte de un control biológico aumentativo, disminuye su habilidad para suprimir plagas como los áfidos (Rosenheim *et al.*, 1999). Sin embargo, las crisopas verdes probablemente contribuyen al control biológico por conservación en varios sistemas de cultivo y, por tanto, siguen siendo de interés (McEwen *et al.*, 2001).

#### ESCARABAJOS DEPREDADORES (COLEOPTERA)

Hay más de 300,000 especies de escarabajos en más de 110 familias. Muchos grupos son depredadores importantes, especialmente los Coccinellidae, Carabidae y Staphylinidae (Arnett, 1968; Clausen, 1962).

##### COCCINELLIDAE

Para consultar estudios sobre la biología de coccinélidos y su uso en el manejo de plagas, ver Hodek (1970, 1973). Obrycki y Kring (1998) discutieron su uso en el control biológico. La introducción de la catarinita *Rodolia cardinalis* (Mulsant) para el control de la escama acanalada algodonosa *Icerya purchasi* Maskell (**Figura 4-6**) a California en los años 1880s, inició el control biológico clásico debido al impresionante control de la plaga logrado por este depredador (Caltagirone y Douth, 1989). La introducción de la especie africana *Hyperaspis pantherina* Fürsch a la isla de Santa. Helena salvó al árbol de goma endémico *Commidendrum robustum* (Roxb.) DC de la extinción, al suprimir a la escama invasora *Orthezia insignis* Browne (Fowler, 2004). Las introducciones de coccinélidos contra escamas plaga han funcionado más a menudo que las introducciones contra áfidos (Clausen,



**Figura 4-6.** Adulto de la catarinita *Rodolia cardinalis* (Mulsant) al lado de su presa, la escama acojinada algodonosa *Icerya purchasi* Maskell. (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

1978; Dixon, 2000). Algunos coccinélidos introducidos han llegado a ser plagas, al formar grandes agregaciones invernantes en las casas (*Harmonia axyridis* Pallas) (Kovach, 2004) o han disminuido la densidad de coccinélidos nativos (*H. axyridis* y *Coccinella septempunctata* L.) (Turnock *et al.*, 2003) (ver Capítulo 16).

Los coccinélidos nativos son depredadores de áfidos, escamas, huevos de diversos insectos, tetraníquidos y otras plagas. Su conservación en los cultivos puede ayudar a suprimir plagas. En los Estados Unidos, la especie nativa *Coleomegilla maculata* (De Geer) es un depredador importante de huevos de varios lepidópteros y del escarabajo de la papa de Colorado *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Hazzard *et al.*, 1991).

#### CARABIDAE

La mayoría de los carábidos son depredadores generalistas que viven en el suelo o cerca de este y se alimentan principalmente en la noche (Den Boer, 1971; Erwin *et al.*, 1979; Thiele, 1977; Den Boer *et al.*, 1979; Dajoz, 2002). Algunas especies trepan a las plantas en busca de presas. Los carábidos son depredadores importantes en forrajes, cereales y en cultivos en surcos (Hance y Gregoire-Wibo, 1987). Las prácticas agrícolas que favorecen a los carábidos incluyen la aplicación de plaguicidas en surcos en lugar de sobre todo el campo (Carter, 1987), la retención de algunas malezas en los cultivos, la aplicación de estiércol para aumentar la materia orgánica (Purvis y Curry, 1984), y la plantación de hileras de pastos perennes y los montículos elevados (“bancos de escarabajos”) en campos de granos (Thomas *et al.*, 1991; MacLeod *et al.*, 2004).

Unos pocos carábidos con hábitos especializados han sido introducidos para controlar plagas invasoras, tal como *Calosoma sycophanta* (L.) en Norteamérica

para el control de la polilla gitana *Lymantria dispar* (L.). Algunos carábidos como *Scaphinotus* spp. se alimentan de caracoles.

#### STAPHYLINIDAE

La mayoría de los estafilínidos son depredadores y algunos son importantes depredadores de huevos y larvas de moscas que se crían en el estiércol (Axtell, 1981), y de especies que atacan las raíces de cebollas, coles y brócoli jóvenes (Read, 1962).



**Figura 4-7.** El escarabajo histérico *Teretrius nigrescens* (Lewis), un depredador del barrenador grande del grano *Prostephanus truncatus* (Horn), plaga del maíz almacenado en granjas de subsistencia en África. (Fotografía cortesía de Georg Goergen, IITA.)

#### HISTERIDAE

Algunos histéricos depredan moscas criadas en el estiércol. *Carcinops pumilio* (Erichson) es un importante depredador de huevos y larvas de *Musca domestica* L. en gallineros (Axtell, 1981). En África occidental, la introducción de *Teretrius nigrescens* (Lewis) (**Figura 4-7**) controló al barrenador grande de los granos *Prostephanus truncatus* (Horn), una plaga invasora de maíz y yuca almacenada (Schneider *et al.*, 2004).

#### CLERIDAE

Las larvas y adultos de la mayoría de los cléridos son depredadores de escarabajos descortezadores; p. ej., *Thanasimus* spp. es un

depredador importantes de *Ips typographus* (L.) en Europa central (Mills y Schlup, 1989).

#### CYBOCEPHALIDAE

Este grupo, a veces incluido como parte de Nitidulidae, contiene depredadores de plagas como las escamas. Algunas especies como *Cybocephalus ca nipponicus* Endrody-Younga, han sido introducidos para el control biológico clásico de escamas diaspíidas invasoras (Van Driesche *et al.*, 1998a).

### MOSCAS DEPREDADORAS (DIPTERA)

Hay muchas familias de moscas depredadoras. Las más importantes para el control biológico han sido Cecidomyiidae, Syrphidae y Chamaemyiidae.

#### CECIDOMYIIDAE

Estas moscas son depredadoras de áfidos, escamas, mosquitas blancas, trips y ácaros (Barnes, 1929). *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) es criada y vendida para el control de áfidos en invernaderos (Markkula *et al.*, 1979, Meadow *et al.*, 1985). Los cecidomyíidos depredadores atacan comúnmente áfidos en cultivos en exte-

riores y existe el potencial de reforzar su efectividad usando prácticas de control biológico por conservación.

#### SYRPHIDAE

Los sírfidos (**Figura 4-8a,b**) son depredadores importantes de áfidos (Hagen y van den Bosch, 1968) y algunas especies han sido introducidas contra áfidos invasores.



**Figura 4-8a.** Sírfido adulto. (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)



**Figura 4-8b.** Las larvas de Syrphidae son depredadoras de áfidos. (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

#### CHAMAEMYIIDAE

Las larvas chamaemyíidas comen áfidos, escamas, adélgidos y piojos harinosos, y probablemente son importantes en el control natural de algunos áfidos plaga, p. ej., *Leucopis* sp. ca *albipuncta* Zetterstedt se alimenta del áfido de la manzana *Aphis pomi* De Geer (Tracewski *et al.*, 1984). Algunos han sido introducidos para el control de plagas invasoras, p. ej., *Leucopis obscura* Haliday se introdujo a Hawái (EU) para controlar el adélgido del pino eurasiático *Pinus pini* (Macquart) (Culliney *et al.*, 1988).

#### HORMIGAS DEPREDADORAS (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)

Las especies de hormigas incluyen herbívoros, carroñeros y depredadores (Hölldobler y Wilson, 1990). Todas las hormigas son sociales y el número de individuos por colonia puede ser muy grande. Las hormigas depredadoras (**Figura 4-9**) pueden ser una gran fuente de mortalidad no específica de insectos. Son importantes al suprimir plagas en bosques y cultivos (Adlung, 1966; Fillman y Sterling, 1983; Way *et al.*, 1989; Weseloh, 1990; Perfecto, 1991). Las hormigas en cítricos fueron manipuladas por los horticultores chinos para el control de plagas hace 2,000 años (Coulson *et al.*, 1982); las colonias de las hormigas tejedoras verdes continúan siendo manejadas en plantaciones tropicales.



**Figura 4-9.** Muchas hormigas (Formicidae) son depredadoras de insectos; aquí *Formica aerata* (Francoeur) está atacando una larva del barrenador de ramitas del peral (*Anarsia lineatella* Zeller). (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library).

## PARTE II: BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA

### DESCRIPCIÓN DE LA BIOLOGÍA DEL DEPEDADOR

La mayoría de los depredadores no pueden completar su ciclo de vida con una sola presa sino que deben encontrar, someter y consumir una serie de individuos para madurar y desarrollar huevos. Consecuentemente, la mayoría requieren altas densidades de presas y deben tener un estado de búsqueda móvil, altamente eficiente, para localizarlas. Las arañas y los ácaros depredadores son ápteros (sin alas) pero pueden ser dispersados por el viento. Los insectos depredadores tienen adultos alados, los cuales son más móviles que las ninfas o las larvas. Los insectos adultos en dispersión a menudo tienen sentidos bien desarrollados de la vista y del olfato que permiten a las hembras localizar áreas con alta densidad de hospederos. Algunos depredadores activamente cazan y persiguen a la presa en forma visual o táctil, buscando en el follaje o en el suelo, o capturando la presa en vuelo. Otros grupos como las arañas cangrejo son depredadores que emboscan a su presa esperando en las flores y capturando presas conforme se aproximan. A diferencia de muchos parasitoides, los depredadores tienen proporción sexual casi uniforme (50:50) ya que nunca son arrhenotokos y raramente son partenogenéticos. En la mayoría de los casos, las hembras depredadoras no apareadas no ponen huevos o, si ocurre la oviposición, los huevos infértiles no eclosionan. A diferencia de casi todos los parasitoides, muchos depredadores son nocturnos o crepusculares (Doutt, 1964; Pfannenstiel y Yeorgan, 2002).

Los depredadores varían en la amplitud de su rango de presas, desde especies estenófagas como *Rodolia* (coccinélidos), cuyas larvas se alimentan solamente de escamas

margaródidas, hasta grupos polívoros como las larvas de crisopas que se alimentan de áfidos, larvas de lepidópteros, ácaros, escamas, trips y mosquitas blancas. La mayoría de los depredadores están algo restringidos por el tamaño del cuerpo de la presa, siendo aptos para someter solamente a presas más pequeñas que ellos (Symondson *et al.*, 2002). En algunas especies, los adultos y larvas utilizan especies presa similares pero atacan diferentes estados de vida de la presa, debido a las restricciones en tamaño. Conforme los Hemiptera inmaduros, los ácaros depredadores y las arañas crecen, atacan progresivamente presas más grandes. Además, algunos depredadores son especialistas de hábitat, restringiendo su forrajeo a especies o hábitats particulares de plantas.

Además de la presa, muchos depredadores consumen alimentos de origen vegetal (Wackers *et al.*, 2005). En algunos grupos, las dietas cambian con el estado de vida. Las larvas de algunas crisopas y moscas son depredadoras mientras que los adultos se alimentan de polen o néctar. En otros grupos, los depredadores pueden exhibir flexibilidad en la dieta en todos los estados de vida, consumiendo alimentos como savia, néctar, polen, esporas de hongos o mielecilla de insectos, cuando las presas son escasas (Hagen *et al.*, 1976; Symondson *et al.*, 2002). Unos pocos grupos como algunos míridos succionan savia de las plantas cuando son muy jóvenes pero se vuelven depredadores cuando maduran. Sin embargo, a cualquier edad, dichos depredadores pueden revertir su conducta y alimentarse en hojas u otras partes de las plantas, cuando las presas no están disponibles.

Los requerimientos de la dieta de los depredadores afectan su habilidad para suprimir plagas. Muchos depredadores deben consumir varias presas antes de reproducirse. La reproducción retardada a menudo resulta en una respuesta numérica lenta para incrementar las poblaciones de presas y para reducir las oportunidades de un control aceptable por algunos depredadores (Sabelis, 1992). Además, las respuestas funcionales de los depredadores se estabilizan más rápidamente que las de muchos parasitoides porque los depredadores quedan saciados con la alimentación, lo que resulta en tasas de ataque menores por unidad de tiempo dedicado a la búsqueda y manejo de la presa (Sabelis, 1992). La respuesta funcional puede ser modificada después, si los depredadores son distraídos por presas alternativas que reducen las tasas de ataque en la plaga. Finalmente, los depredadores generalistas con un amplio rango de hospederos pueden no mostrar una respuesta agregativa o numérica a una especie presa individual, a menos que esa especie sea dominante entre todas las presas disponibles (Symondson *et al.*, 2002).

## COMPORTAMIENTO DE BÚSQUEDA DEL DEPREDADOR

Los depredadores buscan presas a distancias sustanciales en diversos hábitats. Mientras buscan, pueden encontrar muchas especies de presas potenciales, algunas distribuidas en áreas definidas, en una variedad de plantas. Entonces ¿cómo será el hallazgo de la presa lo suficientemente eficiente para el crecimiento de la población del depredador? El hallazgo y uso de la presa son afectados por muchos factores, incluyendo (1) señales volátiles o táctiles liberadas por la presa, y las propiedades químicas y físicas de la planta hospedera de la presa (Messina y Hanks, 1998; De Clercq *et al.*, 2000), (2) el sexo del depredador, (3) la especie presa atacada (Parajulee *et al.*, 1994; Donnelly y Phillips, 2001), (4) la distribución espacial de la presa (Ryoo, 1996), (5) las conductas del depredador como

la capacidad de búsqueda y la permanencia en áreas con hospederos (Ives *et al.*, 1993; Neuenschwander y Ajuonu, 1995), (6) el descubrimiento de presas alternas (Chesson, 1989) y (7) las defensas de la presa y la complejidad del habitat (Hoddle, 2003). Todos estos factores pueden afectar la efectividad de un depredador para encontrar a su presa y consecuentemente qué tanto puede reducir la densidad de la plaga.

Mientras los inmaduros y adultos de la mayoría de los depredadores son lo suficientemente móviles para buscar a sus presas, los adultos a menudo vagan en busca de comida por grandes distancias. Los estadios inmaduros no voladores deben responder a señales más locales (Hagen *et al.*, 1976). Las larvas de los coccinélidos rastrean áfidos siguiendo olores volátiles y las larvas más viejas, las cuales son más móviles, buscan más eficientemente (Jamal y Brown, 2001).

La facilidad de localización de la presa depende de la eficiencia de búsqueda del depredador a corta y larga distancia, la densidad y distribución espacial de las poblaciones de hospederos, la necesidad de alimentos distintos de la presa como parte de la dieta y de las interacciones con otros miembros del mismo nivel trófico o de uno más alto. Los depredadores responden a una secuencia de señales, empezando con los que atraen depredadores a larga distancia hacia el habitat de la presa. Entonces, si se encuentran estímulos adecuados en el habitat, la búsqueda conduce al descubrimiento de la presa, evaluación y su uso.

#### LOCALIZACIÓN DEL HABITAT

El hallazgo del habitat de la presa usualmente es efectuado por hembras reproductivamente maduras que buscan sitios de oviposición. En algunas especies, los depredadores adultos pueden emerger o romper la diapausa en un habitat favorable de cultivo o de bosque e inmediatamente empezar a buscar la presa. Alternativamente, los depredadores que viven en cultivos anuales pueden necesitar moverse para encontrar la presa si la localidad del último año ya no es apropiada.

Existen tres fuentes potenciales de señales a larga distancia: el habitat (p. ej., plantas), la presa misma o los compuestos químicos liberados por plantas dañadas por las plagas. Las plantas no dañadas que componen el habitat pueden liberar grandes cantidades de olor pero el olor está ahí si la plaga está presente o no. En contraste, los olores emitidos por las presas, como las feromonas o los del excremento, son indicadores confiables aunque son producidos en pequeñas cantidades que no son detectadas fácilmente. En algunos casos, las respuestas del enemigo natural a las feromonas volátiles de la plaga a largas distancias, son fuertes y confiables, y esta característica de comportamiento puede ser usada para monitorear depredadores importantes de plagas por controlar. Por ejemplo, el depredador *Rhizophagous grandis* (Gyllenhal) (Coleoptera: Rhizophagidae) es atraído a trampas cebadas con una kairomona producida por el escarabajo de la corteza *Dendroctonus micans* Kug (Coleoptera: Scolytidae), lo que ha conducido a un mejor monitoreo de la población de la presa y del depredador (Aukema *et al.*, 2000).

La tercera fuente de olores – plantas dañadas por la presa herbívora – es confiable y es producida en gran cantidad. Por ejemplo, las plantas dañadas por la alimentación de

tetraníquidos son altamente atractivas para los ácaros fitoseídos, quienes se alimentan de tetraníquidos (Sabelis y Van de Baan, 1983; de Boer y Dicke, 2005; Shimoda *et al.*, 2005). Similarmente, el trips depredador *Scolothrips takahashii* Priesner, especializado en tetraníquidos, es atraído a plantas de frijol dañadas por *Tetranychus urticae* Koch. Estos trips no son atraídos a hojas sin daño, hojas dañadas mecánicamente, tetraníquidos ni a sus productos pero responden a las plantas dañadas con los ácaros tetraníquidos. En pruebas de campo, las plantas de frijol con tetraníquidos atrajeron al adulto móvil de *S. takahashii* pero no las plantas no infestadas (Shimoda *et al.*, 1997). El salicilato de metilo, un compuesto presente en muchas mezclas de sustancias volátiles de plantas inducidas por herbívoros, atrae a depredadores como a las especies de *Chrysopa* (James, 2006).

En algunos casos, los depredadores pueden responder a mezclas de olores que incluyen sustancias volátiles de plantas inducidas por herbívoros y las de la presa misma. Las sustancias volátiles liberadas por áfidos disturbados o por la cebada sometida a alimentación por áfidos son altamente atractivas para algunos coccinélidos mientras que no fue así con plantas no infestadas, ni áfidos no disturbados o que no se estaban alimentando. Esto sugiere que la feromona de alarma del áfido ([E]- $\beta$ -farneseno) funciona en la atracción del depredador (Ninkovic *et al.*, 2001). Similarmente, los escarabajos hidrófilos que son depredadores generalistas del picudo del plátano *Cosmopolites sordidus* (Germar) son atraídos a los pseudotallos de plátano dañados por el picudo y la atracción es más fuerte si también están presentes las feromonas de agregación del picudo (Tinzaara *et al.*, 2005).

El entendimiento de cuáles compuestos de la planta atraen a los depredadores ha conducido a pruebas de campo usando los análogos sintéticos como el salicilato de metilo (SM) como atrayentes de depredadores y para incrementar su densidad en los cultivos (James, 2003; James y Price, 2004). El SM es una forma volátil del ácido salicílico, un compuesto vegetal implicado en la inducción de la resistencia de la planta a los patógenos y a repeler algunas plagas (James y Price, 2004). La liberación controlada de SM en lúpulos y viñedos resultó en la presencia de 4 a 6 veces más enemigos naturales que en dispensadores sin SM. Una diversidad de parasitoides y depredadores (p. ej., Coleoptera: Coccinellidae; Diptera: Empidiidae, Syrphidae; Hemiptera: Anthocoridae, Geocoridae, Miridae; Hymenoptera: Braconidae; Neuroptera: Chrysopidae, Hemerobiidae) ocurrieron en mayores números en parcelas con SM, comparadas con los bloques testigo, y las densidades de tetraníquidos fueron menores subsecuentemente en las áreas tratadas con SM.

El papel de las plantas en la atracción de los depredadores tiene implicaciones para el control biológico por conservación. En algunos casos, las plantas no cultivadas pueden ser una fuente importante de compuestos que atraen depredadores. En cebada, las malezas incrementaron la atracción de las catarinitas, hubiera o no áfidos, sugiriendo el valor de conservar cierta diversidad de plantas en los campos de cultivo (Ninkovic y Pettersson, 2003). Contrariamente, los herbívoros que se alimentan en cultivos nuevos pueden pasar desapercibidos para los depredadores locales, si estas nuevas especies de plantas no producen volátiles críticos atractivos. En esta situación, las plagas nativas pueden escapar de la depredación y ser más dañinas en el nuevo cultivo (Grossman *et al.*, 2005).

## HALLAZGO DE LA PRESA

Después de que los depredadores arriban a un habitat favorable de la presa, deben localizarla. Si la inspección inicial del habitat conduce a tener evidencias de la presa en el sitio, es posible que el depredador se empeñe en una “*búsqueda local intensificada*”. Las conductas de este tipo incluyen vueltas más frecuentes, resultando en un patrón de búsqueda sinuoso (en lugar del recto) y en caminar más lento, lo que permite un examen más completo de las superficies de la hoja. Tales conductas pueden ser estimuladas por el excremento de la presa (Wainhouse *et al.*, 1991; Jones *et al.*, 2004), materiales de la presa como cera o mielecilla (Heidari y Copland, 1993; van den Meiracker *et al.*, 1990; Jhansi *et al.*, 2000), señales olfatorias volátiles o no volátiles liberadas por la presa (Shonouda *et al.*, 1998; Jamal y Brown, 2001), vibraciones por la masticación de la presa (Pfannenstiel *et al.*, 1995) o por la detección de la presa a corta distancia (Stubbs, 1980).

La eficiencia de la búsqueda localizada puede ser influenciada por muchos factores, incluyendo la arquitectura de la planta hospedera, el estatus de apetito del depredador, el marcaje del lugar por depredadores de la misma especie, la calidad del sitio con presas y los productos de la presa (p. ej., excremento o mielecilla). La arquitectura de la planta (p. ej., altura de la planta, número de hojas, área de la hoja) puede afectar las tasas de ataque por los depredadores (Messina y Hanks, 1998) porque mientras más compleja sea la morfología de la planta, menos presas serán encontradas en un período dado de tiempo (Hoddle, 2003). Esto ha sido ilustrado experimentalmente, estudiando la eficiencia de búsqueda del depredador en variedades de arveja con mutaciones de variación para la ausencia de hojas, hojas anchas, enrolladas o delgadas (Kareiva y Sahakian, 1990; Messina y Hanks, 1998).

Si, por otra parte, la inspección inicial de un habitat recientemente descubierto falla en revelar alguna señal de hospedero, es más posible que los depredadores comiencen a caminar en línea recta, lo que permite examinar una mayor cantidad de habitat. Tales patrones lineales ocurren cuando los depredadores están buscando presas pero no las encuentran. Los experimentos simples (Kareiva y Perry, 1989) y los modelos complicados (Skirvin, 2004) han demostrado que los depredadores buscarán en áreas más grandes cuando el follaje es altamente interconectado y su movimiento lineal no es interrumpido por cortes en los trayectos del viaje. Durante esta fase, la arquitectura de la planta puede influir en la eficiencia de búsqueda porque mientras más dividido y obstruido esté el follaje, más difícil será continuar con la búsqueda. Las características que refuerzan la interconexión, como el traslape de hojas entre las plantas hospederas, son favorables porque tales puentes permiten un movimiento eficiente entre las plantas (Kareiva y Perry, 1989). En contraste, la vegetación enmarañada o las estructuras vegetales altamente separadas, pueden causar cortes en los trayectos de los depredadores que no pueden ser fácilmente superados.

Los depredadores hambrientos buscan menos eficientemente porque caminan más despacio, descansan más frecuentemente y por períodos más largos y cubren menos distancia, al ser comparados con depredadores bien alimentados (Henaut *et al.*, 2002). Además, la edad del depredador puede afectar la búsqueda, los depredadores

jóvenes y hambrientos emplean la búsqueda lineal extensiva más pronto que los más viejos igualmente hambrientos. Esto ocurre probablemente porque los depredadores más viejos tienen mayores reservas nutricionales. Sin embargo, la búsqueda por depredadores de más edad también puede ser influida por los efectos del aprendizaje asociado con el encuentro y consumo previo de presas (Lamine *et al.*, 2005).

#### ACEPTACIÓN DE LA PRESA

Después que una presa ha sido contactada, la edad y experiencia del depredador, el tamaño de la presa y sus acciones defensivas pueden afectar el éxito del ataque. La composición química de la cutícula de la presa puede provocar que el depredador muerda o succione (Hagen *et al.*, 1976; Dixon, 2000). La importancia de la química superficial para los depredadores ha sido demostrada al pintar presas aceptables con preparaciones cuticulares de presas no aceptables. En tales experimentos, los depredadores rechazaron la presa pintada porque encontraron una imagen química incorrecta (Dixon, 2000). En muchos casos, la decisión de ataque puede depender de la evaluación rápida de los riesgos relacionados (daño por defensa de la presa) contra los beneficios nutricionales potenciales de la especie disponible.

#### CONVENIENCIA DE LA PRESA

Para cualquier depredador, la especie presa variará en su calidad como alimento para la sobrevivencia o el desarrollo del huevo. Las especies presa potenciales pueden ser divididas en tres grupos: (1) especies que apoyan el desarrollo y la reproducción, (2) especies que pueden ser comidas pero que no apoyan la reproducción y que contribuyen a un menor desempeño, y (3) especies no aceptables o nocivas que no son comidas (Dixon, 2000). Si los depredadores consumen demasiadas presas del grupo dos (abajo del estándar de calidad), los depredadores inmaduros pueden fallar en completar su desarrollo, o en caso que lo logren, los adultos pueden ser pequeños, de vida corta y ponen menos huevos. Por otra parte, las presas de alta calidad promueven tiempos de desarrollo más cortos, menor mortalidad de los inmaduros y hembras más grandes con un mejor desempeño (Hoddle *et al.*, 2001a). En algunos casos, la especificidad de la presa puede ser vista como un remedio a una deficiencia dietética que el depredador puede experimentar. Por ejemplo, algunas deficiencias en vitaminas pueden reforzar la respuesta de algunos ácaros depredadores hacia las kairomonas de la presa que señalen la disponibilidad de elementos esenciales. Esta respuesta modificada de selección de la presa se pierde cuando se obtiene el componente esencial de la dieta que faltaba. Los depredadores pueden entonces cambiar a otra presa preferida o capturada más fácilmente (Dicke y Groenvelde, 1986; Dicke *et al.*, 1986).

### DEPREDADORES Y CONTROL DE PLAGAS

Debido a que el hombre ha observado por largo tiempo los efectos de los vertebrados depredadores, existía un conocimiento general de la biología del depredador que fue extendido fácilmente a los invertebrados. Consecuentemente, algunas de las primeras actividades humanas en el control biológico involucraron el uso deliberado de insectos

depredadores generalistas, tal como la manipulación de hormigas en huertos de cítricos y de dátiles (DeBach y Rosen, 1991). Algunos grupos plaga carecen de parasitoides, de tal manera que los depredadores pueden ser los únicos enemigos naturales eficientes. Éste es el caso de los adélgidos (los escarabajos derodóntidos y las catarinitas son sus enemigos naturales clave) y los ácaros fitófagos (depredados por ácaros, coccinélidos, larvas de moscas y trips). Por tanto, por necesidad, los depredadores con una selección restringida de presas deben ser usados en algunos programas de control biológico (Hagen *et al.*, 1999).

Los depredadores de artrópodos pueden ser divididos en dos amplias categorías: (1) depredadores generalistas que logran un control natural sustancial, a menudo no reconocido, de muchas plagas potenciales y que puede ser reforzado con programas de control biológico por conservación (ver Capítulo 22) o por liberaciones aumentativas (ver Capítulos 25 y 26) y (2) depredadores especializados que, además de los usos antes señalados, pueden ser introducidos a localidades nuevas como parte de programas de control biológico clásico (Hagen *et al.*, 1976).

#### DEPREDADORES GENERALISTAS Y CONTROL NATURAL

Los depredadores generalistas son aquéllos que consumen varios tipos de presas, separadas por algún nivel predefinido de taxonomía. Por ejemplo, un depredador puede ser definido como generalista si se alimenta de presas de diferentes familias. Un rango amplio de presas puede ser benéfico porque (1) los depredadores atacan múltiples estados de la presa (p. ej., desde huevos hasta adultos), reduciendo la necesidad del depredador de estar sincronizado cercanamente con un estado de vida particular de la plaga, (2) mayores densidades del depredador pueden ser mantenidos en especies alternantes, facilitando la rápida supresión de la plaga si se incrementa súbitamente, y (3) complejos más grandes y más diversos de depredadores pueden ser retenidos en los sistemas anuales de cultivos.

Los artrópodos depredadores abundan en los cultivos. Las estimaciones del rango del número de especies van desde 500 en alfalfa (Pimentel y Wheeler, 1973) hasta 1,000 en algodónero (Whitcomb y Bel, 1964). El análisis cercano de los datos de muestreo indica, sin embargo, que relativamente pocas de estas especies mantienen poblaciones persistentes en los cultivos (O'Neil, 1984). Los depredadores generalistas que se crían en cultivos son hallados comúnmente en muchos cultivos diferentes, sugiriendo que pueden compartir un conjunto común de adaptaciones que les facilitan ser exitosos en el habitat del cultivo (O'Neil and Wiedenmann, 1987; O'Neil, 1997). En soya, O'Neil (1984, 1988) y Wiedenmann y O'Neil (1992) demostraron que un grupo estable de especies depredadoras mantuvo consistentemente una tasa baja de depredación relativamente constante, sobre un amplio rango de la densidad de la presa (definido como presa/unidad de área foliar). Para hacer esto, los depredadores aumentan el área en que buscan conforme crece el cultivo y las presas se diseminan en un área foliar en aumento. Las tasas de ataque relativamente bajas de los depredadores generalistas sugieren que ellos solamente proporcionarán una supresión importante de la plaga al inicio del ciclo anual del cultivo, cuando la plaga es escasa (Wiedenmann *et al.*, 1996).

Ya que el alimento a menudo es escaso, los depredadores generalistas exhiben varios intercambios importantes en su ciclo de vida (Wiedenmann y O'Neil, 1990; Legaspi y O'Neil, 1993, 1994, Legaspi y Legaspi, 1997; Valicente y O'Neil, 1995), particularmente entre la supervivencia y el desarrollo, y entre la fecundidad y la sobrevivencia. Los depredadores favorecen su supervivencia a densidades bajas de la presa, disminuyendo su tasa de desarrollo (Wiedenmann *et al.*, 1996). Además, cuando la presa es escasa los depredadores reducen su reproducción, lo que disminuye su tasa de incremento de la población. Por otra parte, para sobrevivir cuando no hay presas, muchos depredadores se alimentan de plantas (Wiedenmann y O'Neil, 1990; Legaspi y O'Neil, 1994; Valicente and O'Neil, 1995). En resumen, los depredadores generalistas pueden permanecer en campos de cultivo porque no son dependientes de un tipo de presa, porque tienen una estrategia de búsqueda que los conduce a localizar presas a bajas densidades y porque exhiben intercambios que les permiten sostener poblaciones en los cultivos con tasas bajas de depredación.

#### DEPREDADORES GENERALISTAS EN CULTIVOS DE CICLO CORTO

Se cree ampliamente que la naturaleza transitoria de los cultivos anuales y las prácticas asociadas de producción (labranza, control de malezas, aplicaciones de plaguicidas, cosecha, quema, períodos de descanso y rotaciones) limitan el número, diversidad e impacto de los depredadores (Hawkins *et al.*, 1999; Bjorkman *et al.*, 2004; Thorbek y Bilde, 2004). Si los depredadores generalistas van a ser enemigos naturales eficientes en esos ambientes rápidamente cambiantes, deberían (1) ser colonizadores rápidos, aptos para adaptarse a los cambios en las poblaciones de la plaga, (2) ser aptos para persistir en el cultivo aún cuando las presas clave sean escasas, (3) tener hábitos flexibles de alimentación para poder explotar rápidamente nuevas fuentes de alimento, y (4) tener altas habilidades reproductivas y de dispersión, y baja capacidad competitiva y de interferencia (Ehler y Miller, 1978; Ehler, 1990).

Las combinaciones favorables de estos atributos pueden permitir a los depredadores generalistas controlar plagas en algunos cultivos anuales (Symondson *et al.*, 2002). Un análisis de la literatura de experimentos en campo y en jaulas para evaluar el impacto de especies depredadoras individuales demostró que, en más del 70% de los casos, los depredadores (o complejos de depredadores) lograron un control significativo de la plaga. Por ejemplo, un complejo de escarabajos carábidos y de arañas lycósidas controlaron áfidos en trigo de invierno a la mitad de la estación de producción (Lang, 2003); en otro caso, un complejo de Hemiptera (geocóridos y nábidos) lograron el control del escarabajo de la papa de Colorado (*L. decemlineata*) y de áfidos bajo ciertas condiciones (Koss y Snyder, 2005). Además, se ha demostrado que poblaciones manipuladas de especies depredadoras individuales reducen el daño a los cultivos o incrementan los rendimientos en 95% de los estudios experimentales. Los complejos de depredadores generalistas no manipulados redujeron las poblaciones de plagas en 79% de los casos estudiados mientras que el daño se redujo o se incrementó el rendimiento en un 65% (Symondson *et al.*, 2002). Por ejemplo, el impacto combinado de la depredación de arañas lycósidas y escarabajos carábidos sobre los escarabajos del pepino redujo

significativamente su densidad e incrementó los rendimientos en pepinos de primavera (Snyder y Wise, 2001).

En algunos casos, los depredadores generalistas residentes pueden ser una fuerte defensa contra nuevas plagas invasoras en cultivos de ciclo corto. Por ejemplo, cuando el áfido de la soya *Aphis glycines* Matsumura invadió los Estados Unidos en el 2000, los coccinélidos, anthocóridos y chamaemyíidos existentes redujeron significativamente el impacto de este áfido (Fox *et al.*, 2004).

#### DEPREDADORES GENERALISTAS EN CULTIVOS A LARGO PLAZO

Los cultivos perennes son menos afectados por la labranza o la cosecha destructiva, por lo que se favorece la actividad del enemigo natural (Hawkins *et al.*, 1999). Los depredadores generalistas pueden controlar artrópodos plaga nativos e invasores pero su importancia puede ser pasada por alto o subestimada porque la depredación no es evidente y es difícil de cuantificar (Michaud, 2002a). No obstante, los depredadores generalistas han logrado el control parcial o significativo de plagas como los piojos harinosos, escamas y tetraníquidos en cultivos como los durazneros (James, 1990), viñedos (James y Whitney, 1993), cítricos y aguacates (Kennett *et al.*, 1999), manzanas y almendros (AliNiazee y Croft, 1999) y en bosques y árboles de sombra (Dahlsten y Mills, 1999; Paine y Millar, 2002). Las plagas secundarias que no dañan significativamente los bienes cosechables han sido controladas con mayor éxito. Las filófagas, por ejemplo, son más posibles de ser controladas a satisfacción del agricultor por depredadores que las especies frugívoras. Las plagas con estados de vida expuestos típicamente son más vulnerables al ataque de depredadores generalistas que las especies crípticas u ocultas (AliNiazee y Croft, 1999).

El control biológico de plagas invasoras es más posible que tenga éxito en sembradíos de plantas exóticas de larga vida porque estas especies no nativas a menudo sostienen un conjunto menor de herbívoros, comparadas con las comunidades nativas de plantas. Estas cadenas alimenticias simplificadas, más lineales, permiten que los depredadores introducidos operen con menos interferencia de otros depredadores. Sin embargo, los programas de control biológico en cultivos perennes pueden ser interrumpidos por invasiones de nuevas plagas que pueden ser objetivos pobres para el control biológico clásico (p. ej., trips o insectos barrenadores de frutas) o los que tienen umbrales de daño demasiado bajos para lograr su control por medios biológicos (p. ej., insectos vectores de fitopatógenos). Por ejemplo, el uso de plaguicidas en huertos de aguacate en California (EU) fue históricamente mínimo porque las plagas importantes como el trips de invernadero *Heliothrips haemorrhoidalis* (Bouché) (Thysanoptera: Thripidae), el ácaro café del aguacate *Oligonychus punicae* (Hirst) (Acari: Tetranychidae), la arañita de seis manchas *Eotetranychus sexmaculatus* (Riley) (Acari: Tetranychidae) y el medidor omnívoro *Sabulodes aegrotata* (Guenée) (Lepidoptera: Tortricidae) fueron controlados adecuadamente por depredadores generalistas (Fleschner, 1954; Fleschner *et al.*, 1955; McMurtry, 1992). Sin embargo, en las invasiones subsecuentes de nuevas plagas de ácaros, trips y tígidos se ha necesitado aumentar el uso de

insecticidas de amplio espectro y con más persistencia. Los productores de aguacate ahora dependen menos de la supresión natural de plagas por depredadores y rutinariamente usan plaguicidas en áreas con alta presión de plagas. Esta situación ha ocurrido porque las nuevas plagas exóticas son objetivos difíciles para el control biológico clásico (p. ej., los trips) y las liberaciones aumentativas de depredadores nativos disponibles comercialmente (p. ej., ácaros depredadores contra tetránquidos y trips depredadores contra trips) han fallado o son demasiado costosas (Hoddle *et al.*, 2002a; Hoddle y Robinson, 2004; Hoddle *et al.*, 2004).

Sin embargo, en algunos casos los gremios residentes de depredadores nativos y exóticos pueden lograr un control natural rápido e importante de nuevas plagas invasoras. Por ejemplo, el psílido asiático de los cítricos *Diaphorina citri* Kuwayama (Hemiptera: Psyllidae) fue atacado y suprimido sustancialmente por varias especies de coccinélidos después de que invadió la Florida (Michaud, 2004).

#### DEPREDADORES ESPECIALIZADOS EN EL CONTROL BIOLÓGICO CLÁSICO

En muchos casos, las nuevas plagas invasoras no son controladas adecuadamente por los grupos pre-existentes de depredadores generalistas. Por ejemplo, aunque muchos depredadores locales se alimentaban del psílido de la goma roja *Glycaspis brimblecombei* Moore (Hemiptera: Psyllidae) después de que invadió California y se estableció en los eucaliptos, dichos depredadores no pudieron controlarlo (Erbilgin *et al.*, 2004). Consecuentemente, especies más especializadas, en este caso parasitoides, tuvieron que ser introducidos. Sin embargo, algunos grupos como los adélgidos carecen de parasitoides, por lo que su control depende de la importación de depredadores especializados como los escarabajos derodóntidos del género *Laricobius*.

Alrededor del 12% de los programas exitosos de control biológico clásico ha sido debido a los depredadores, y las introducciones de depredadores han sido más efectivas contra plagas sésiles, sin diapausa y asociadas a sistemas perennes estables (Hagen *et al.*, 1976). Los depredadores más exitosos han sido especies multivoltinas con adultos no diapáusicos y estenófagos que son cazadores eficientes y de vida larga. Las especies depredadoras efectivas tienden a tener vuelcos en las tasas de población que igualan o exceden las poblaciones de la plaga (Hagen *et al.*, 1976). Los depredadores con rangos estrechos de presas pueden establecerse más fácilmente en programas de control biológico clásico que los depredadores generalistas, los que no pueden competir exitosamente contra un complejo residente establecido de depredadores nativos. Los depredadores generalistas pueden también ser una amenaza para especies deseables que no son plagas, tales como otros enemigos naturales, a través de la competencia o de la depredación dentro del gremio.

Los depredadores estenófagos han sido extremadamente importantes en programas de control biológico clásico (p. ej., *R. cardinalis* contra *I. purchasi*) y en el control biológico aumentativo e inundativo (p. ej., ácaros fitoseíidos). *Rodolia cardinalis* ha sido usada globalmente para el control biológico de *I. purchasi* en explotaciones agrícolas (Caltagirone y Doult, 1989). Debido a su alta eficiencia y a su limitado rango de presas, *R. cardinalis* ha sido utilizada aún en el Parque Nacional Islas Galápagos, donde *I. purchasi* pone en peligro a plantas nativas raras. Las pruebas de especifi-

idad previas a la liberación confirmaron un estrecho rango de alimentación de este enemigo natural, permitiendo su liberación en estas islas únicas y frágiles (Causton, 2004). Otro coccinélido relativamente específico, *H. pantherina*, ha sido usado en la isla de Sta. Helena en el Atlántico sur contra la escama suramericana *O. insignis* (Hemiptera: Ortheziidae), la cual amenazaba los árboles de goma endémicos y en peligro. *Hyperaspis pantherina* casi nunca pone huevos en ausencia de su presa, *O. insignis*, y más del 90% de los huevos del depredador son puestos en la hembra de *O. insignis*, lo que sugiere una relación muy cercana, casi de parasitoide, entre el depredador y la presa (Fowler, 2004).

Los ácaros fitoseídos han recibido un estudio intensivo como agentes de control biológico aumentativo de ácaros y trips fitófagos, en varios cultivos anuales y perennes. Los fitoseídos tienen una diversidad de estilos de vida relacionados con la utilización del alimento, la cual permite a muchos miembros de este grupo una especificidad relativamente alta de presas. Se reconocen cuatro categorías generales de fitoseídos. (McMurtry y Croft, 1997).

Los fitoseídos tipo I son depredadores especializados de especies fitófagas de *Tetranychus*. Están representados por las especies de *Phytoseiulus*, especialmente *P. persimilis* Athias-Henriot, la cual es utilizada regularmente en cultivos anuales en exteriores e invernaderos para controlar a *T. urticae*. (McMurtry y Croft, 1997).

Los fitoseídos tipo II son depredadores selectivos de ácaros tetraníquidos que habitan en telarañas densas, siendo representados principalmente por especies de *Neoseiulus* y *Galendromus* (McMurtry and Croft, 1997). Las liberaciones aumentativas de *Neoseiulus californicus* (McGregor) y de *Galendromus helveolus* (Chant) han controlado exitosamente al ácaro del aguacate *Oligonychus perseae* Tuttle, Baker & Abbatiello en aguacates (Hoddle *et al.*, 1999; Kerguelen y Hoddle, 1999) aunque la tasa de liberación, la frecuencia y la oportunidad son críticas para el control (Hoddle *et al.*, 2000).

Los fitoseídos tipo III son depredadores generalistas que pueden mostrar una alta dependencia sobre plantas hospederas particulares (volviéndolos funcionalmente más específicos). Esta categoría contiene especies en la mayoría de los géneros de la familia. *Typhlodromalus aripo* es un depredador tipo III que, después de su introducción en África, controló exitosamente al ácaro verde de la yuca *M. tanajoa* (Gnanvossou *et al.*, 2005). Otros fitoseídos de este tipo se alimentan de trips, moscas blancas, piojos harinosos y ninfas de primer estadio de escamas pero estos alimentos son usualmente menos preferidos que los ácaros o el polen. La mayoría de las especies tipo III tienen utilidad limitada para liberaciones aumentativas contra plagas. Una excepción es *N. cucumeris*, la cual es usada para controlar trips en invernaderos (McMurtry y Croft, 1997).

Los fitoseídos tipo IV son consumidores especializados de polen que también se alimentan de ácaros y trips. Este grupo está representado por un género, *Euseius*, para el cual el incremento en la población depende más de la disponibilidad de polen que de la abundancia de la presa (McMurtry y Croft, 1997). Consecuentemente, las poblaciones de fitoseídos tipo IV pueden ser suplementadas con alimentos vegetales

(ver la sección de fitofagia más adelante). El impacto significativo en la presa objetivo puede no siempre resultar (ver la siguiente sección) pero estos ácaros pueden ser bastante eficientes en algunos casos (James, 1990).

## EFFECTOS DE ALIMENTOS ALTERNATIVOS EN EL IMPACTO DEL DEPREDADOR

La supresión de una plaga por un depredador puede ser afectada por otros alimentos usados por el depredador. Específicamente, la habilidad del depredador para consumir presas alternantes o de alimentarse de plantas cuando la presa clave es escasa, puede alterar su impacto.

### ALIMENTACIÓN DE LOS DEPREDADORES EN PLANTAS

El alimentarse de plantas permite que muchos depredadores generalistas sobrevivan más tiempo y mantengan poblaciones más altas cuando la presa es escasa. Consecuentemente, los alimentos derivados de plantas pueden ser importantes para los depredadores (Wäckers *et al.*, 2005). Sin embargo, una dieta solamente de alimentos vegetales a menudo es insuficiente para el crecimiento de los depredadores inmaduros y para la reproducción de los adultos. El acceso a alimentos vegetales puede reducir los ataques de los depredadores entre ellos en la ausencia de presas pero el consumo preferente de alimentos vegetales puede reducir las tasas de ataque sobre la presa clave. Además, la fitofagia puede afectar adversamente a los cultivos.

Los depredadores generalistas como las chinches emboscadoras (Heteroptera: Reduviidae) pueden mantenerse a sí mismos con néctar mientras esperan a sus presas (Yong, 2003). El polen puede ser un alimento importante para los coccinélidos, aumentando su reproducción bajo condiciones de campo (Lundgren *et al.*, 2004). El trips del aguacate *Franklinothrips orizabensis* Johansen (Thysanoptera: Aeolothripidae) se alimenta fácilmente de polen y savia de las hojas del aguacate pero el alimentarse de esta forma disminuye su habilidad depredadora (Hoddle, 2003). El consumo de alimentos vegetales crea nuevas oportunidades para la conservación del depredador. El maíz cultivado con la yuca, por ejemplo, permite que el ácaro fitoseído *T. aripo* persista con polen de maíz durante los períodos con pocas presas (Onzo *et al.*, 2005). Los sitios de resguardo con plantas que producen polen pueden reforzar las poblaciones de ácaros depredadores en árboles frutales y mantenerlos cuando hay pocas presas (Grout y Richards, 1991a; Smith y Papacek, 1991).

Los efectos de los alimentos alternativos en las tasas de depredación a corto plazo pueden, sin embargo, ser positivos o negativos. El agregar polen puede reducir el ataque de los ácaros depredadores a ninfas de mosca blanca (Nomikou *et al.*, 2004). Por lo contrario, en experimentos de campo la depredación de geocóridos sobre áfidos se incrementó cuando había muchas vainas de frijol para la alimentación del depredador (Eubanks y Denno, 2000). La poda de árboles frutales para promover el crecimiento vegetativo (más adecuado para la alimentación del depredador) puede reforzar las poblaciones de ácaros depredadores (Grafton-Cardwell y Ouyang, 1995) así como la fertilización (Grafton-Cardwell y Ouyang, 1996) o la siembra de leguminosas como cultivos de cobertura del suelo (Grafton-Cardwell *et al.*, 1999). Sin

embargo, estos alimentos pueden beneficiar a la plaga así como al depredador, incrementando potencialmente el daño al cultivo (Grout y Richards, 1990). En algunos casos, la alimentación en plantas puede marcar directamente o causar algún otro daño al cultivo. En huertos de manzanas, la alimentación por el fitoseído *Typhlodromus pyri* (Scheuten) puede ocasionar cicatrices en la fruta (Sengonca *et al.*, 2004) mientras que los míridos depredadores utilizados en invernaderos para el control de moscas blancas pueden dañar los tomates cuando la presa es escasa (Lucas y Alomar, 2002).

#### PRESAS ALTERNANTES

Los depredadores generalistas a veces intercambian su alimentación entre la plaga clave y la presa alternante. El cambio de presas puede reflejar preferencia alimenticia o que la presa alternante puede ser más fácil de dominar, más nutritiva o temporalmente más abundante. Las presas alternantes, desde el punto de vista humano, son especies diferentes a la plaga primaria aunque algunas presas alternantes podrían ser plagas en otra situación. Desde el punto de vista del depredador, las presas alternantes son fuentes adicionales de alimento que pueden mantenerlo pero podrían no ayudar a su reproducción (Hodek y Honěk, 1996; Soares *et al.*, 2004).

El uso de presas alternantes puede afectar al control biológico al menos en dos formas: (1) el control biológico de una plaga puede mejorar si la alimentación en las presas alternantes conduce a una mayor fecundidad o sobrevivencia del enemigo natural o (2) el control biológico puede disminuir si las tasas de ataque sobre la plaga son menores, debido a la preferencia por las presas alternantes o a impactos detrimentales sobre los depredadores por comer presas alternantes (Hazzard y Ferro, 1991). En la primera instancia, la interacción presa-presa es negativa porque hay un efecto simétrico negativo en cada una de las especies presa sobre la densidad de la otra, un resultado llamado *competición aparente* (Holt, 1977). Cuando ocurre la competencia aparente, la presencia de una especie presa ayuda al aumento de las poblaciones del depredador, el cual entonces incrementa su tasa de ataque sobre la segunda presa, mejorando potencialmente el control biológico de la plaga clave (Holt, 1977).

En el segundo caso, las interacciones presa-presa son positivas porque la presa alternante empata o desvía los ataques de los depredadores, reduciendo por tanto el impacto del depredador sobre la plaga (Holt, 1977). Esto interrumpe el control biológico. Por ejemplo, los huevos de *O. nubilalis* son comidos por un grupo de coccinélidos generalistas pero la depredación de huevos declina cuando abundan los áfidos de la hoja del maíz *Rhopalosiphum maidis* (Fitch) y el polen del maíz (Musser y Shelton, 2003). En contraste, el control de áfidos en cebada de primavera por un grupo de depredadores generalistas (principalmente carábidos, estafilínidos y chinches) fue mejorado en Suecia por la presencia de presas alternantes (dípteros, colémbolos y otros herbívoros). Estas especies de presas alternantes aumentan la atracción del depredador a los campos o reforsan su reproducción; el efecto más grande ocurrió al inicio de la estación de crecimiento (Östman, 2004).

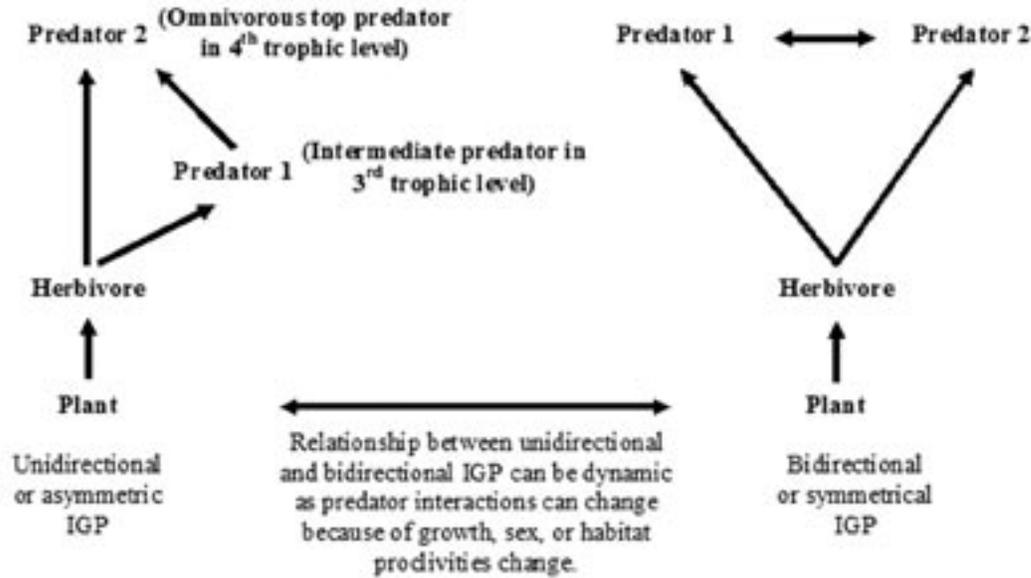
Los modelos teóricos sugieren que la presencia de presas alternantes eventualmente incrementará el control biológico total de la plaga clave por un depredador que utiliza ambas especies presa, si la especie alternante tiene un fuerte efecto positivo en

la reproducción del depredador (Harmon y Andow, 2004). Este resultado es esperado cuando los depredadores tienen limitado el alimento, las presas alternantes presentan abundancia relativa con la presa clave y cuando están disponibles en un período extenso de tiempo. La persistencia prolongada de poblaciones densas de presas alternantes incrementa la probabilidad de una declinación en la densidad de la presa clave. Esto resulta de la depredación compartida y de un aumento en la densidad del depredador, debido a la reproducción facilitada por un alto suministro de alimento. En contraste, hay factores de conducta que pueden reducir la eficacia de un depredador contra una plaga primaria en presencia de presas alternantes. Esto puede ocurrir, por ejemplo, si la alimentación en las presas alternantes sacia al depredador o agota el tiempo de búsqueda de presas. Generalizaciones confiables sobre los efectos de las presas alternantes en la mortalidad de la presa clave no pueden ser hechas fácilmente, debido a estas influencias conflictivas.

## INTERFERENCIA DE DEPREDADORES GENERALISTAS CON AGENTES DEL CONTROL BIOLÓGICO CLÁSICO

Los depredadores generalistas pueden suprimir o interferir con las poblaciones de artrópodos liberados contra malezas (Goeden y Louda, 1976) o en el control biológico de artrópodos. En el caso de un depredador generalista que ataca a un agente de control biológico de malezas, no se ha creado un término descriptivo especial pero el proceso no es raro. Por ejemplo, el ácaro del espinillo *Tetranychus lintearius* (Dufor), liberado en Nueva Zelanda en 1989 contra del espinillo *Ulex europeus* L., falló en controlarla porque un depredador generalista, *Stethorus bifidus* (Kapur) (Coleoptera: Coccinellidae), suprimió el crecimiento de las poblaciones de *T. lintearius* (Peterson *et al.*, 1994). En Oregón (EU), donde *T. lintearius* también fue establecido para el control biológico de del espinillo, fue comido por un complejo de ácaros depredadores fitoseídos que habían sido liberados para el control aumentativo de tetraníquidos (Pratt *et al.*, 2003), especialmente de *P. persimilis*.

Cuando los depredadores generalistas interfieren con la acción de los depredadores liberados para el control biológico de artrópodos, la interacción es llamada “*depredación intragremial*” (DIG) porque ambas especies están en el mismo grupo alimenticio (Rosenheim *et al.*, 1995). Los depredadores generalistas locales nativos pueden interferir con depredadores exóticos o con parasitoides liberados para el control de insectos plaga invasores. Por ejemplo, la efectividad de la avispa encártida *Psyllaephagus bliteus* Riek, liberada en California (EU) para el control biológico del psílido del eucalipto *G. brimblecombei*, ha sido reducida por la depredación de anthocóridos (Hemiptera) en psílicos parasitados (Erbilgin *et al.*, 2004). El interés en la investigación sobre la depredación intragremios se efectúa para determinar si la interferencia entre enemigos naturales reduce su impacto en plagas seleccionadas, ya sea en términos generales o en casos particulares. La depredación intragremial puede ser unidireccional, cuando un enemigo natural usa al otro como alimento o bidireccional cuando cada especie usa al otro como alimento (Figura 4-10). En ambos casos, los depredadores deben compartir una presa común, lo que resulta en competencia.



**Figura 4-10.** Cadenas tróficas que ilustran los dos tipos de DIG (depredación intragremial) que pueden ocurrir en sistemas de control biológico, involucrando dos organismos de nivel trófico superior (explotadores) y sus presas herbívoras comunes. Las flechas indican la dirección del flujo de energía. (Modificado de Rosenheim et al., 1995: *Biological Control* 5: 303-335)

### EFFECTOS DIG EN LOS PARASITOIDES

La interferencia (DIG) entre parasitoides y depredadores artrópodos parece ser común en situaciones de campo. Estas interacciones están siendo estudiadas porque pueden afectar el éxito de los proyectos de control biológico. Los depredadores afectan a los parasitoides principalmente al comerse las larvas asociadas con plagas parasitadas (Rosenheim *et al.*, 1995). Ésta es una interacción asimétrica en la que el depredador siempre gana. Este tipo de interacción, a pesar del impacto en el parasitoide, complicará la medición de la mortalidad en el campo causada por el parasitoide, requiriendo el uso del análisis de tasa marginal, en la construcción de tablas de vida (Elkinton *et al.*, 1992). El parasitismo puede aún incrementar las ventajas de un depredador para encontrar y atacar a la presa. Las momias parasitadas de áfidos son sésiles y agregadas, haciéndolas particularmente vulnerables a la depredación. El riesgo de depredación de las momias de áfidos se incrementa si hay alimento adyacente que atraiga depredadores, incrementando la posibilidad de su descubrimiento (Meyhöfer y Hindayana, 2000). Los cambios de conducta experimentados por las larvas de moscas sierra gregarias parasitadas, las hace más propensas a ser atacadas por pentatómidos depredadores (Tostowaryk, 1971). Sin embargo, los hospederos parasitados pueden llegar a ser menos preferidos como presas conforme el parasitoide inmaduro crece. Por ejemplo, el coccinélido *R. cardinalis* ataca fácilmente a escamas *I. purchasi* con huevos o con larvas jóvenes de la mosca parasítica *Cryptochaetum iceryae* (Williston) dentro de ellas pero no atacará escamas con larvas maduras o pupas de la mosca (Quezada

y DeBach, 1973). Similarmente, los hemípteros depredadores muestran un aumento en la discriminación de huevos de lepidópteros parasitados, conforme los parasitoides maduran dentro del hospedero (Brower y Press, 1988).

Las consecuencias para el control biológico del ataque asimétrico por un depredador intragremial dependen de la tasa relativa de explotación de la presa parasitada y no parasitada (Rosenhiem, 1998). Si los depredadores generalistas consumen preferencialmente presas parasitadas, pueden reducir la eficacia del parasitoide. Algunos áfidos, por ejemplo, se defienden a sí mismos de los depredadores con algún grado de pataleo y de movimiento cuando están sanos pero los áfidos parasitados (momias) no lo hacen (Snyder y Ives, 2001). La depredación por un hemíptero sobre larvas de Lepidoptera causó que las poblaciones de una plaga de productos almacenados aumentaran casi al doble debido a la interrupción del control biológico (Press *et al.*, 1974). Alternativamente, si los depredadores consumen presas parasitadas y no parasitadas en las proporciones en que las encuentren (sin preferencia), entonces la depredación no afectará el impacto del parasitoide (Colfer y Rosenheim, 2001; Snyder *et al.*, 2004; Harvey y Eubanks, 2005; McGregor y Gillespie, 2005). Los míridos depredadores, por ejemplo, atacan ninfas de mosca blanca parasitadas y sanas en invernaderos, a tasas que dependen solamente de la frecuencia del encuentro (McGregor y Gillespie, 2005). Las evaluaciones de laboratorio de la DIG pueden fácilmente sobrestimar su grado de impacto en el control biológico en un sistema y las pruebas de campo pueden no mostrar impacto adverso de la DIG, aún cuando los estudios de laboratorio sugieren que pueda ocurrir (Snyder *et al.*, 2004).

#### EFFECTOS DE LA DIG EN LOS DEPEDADORES

Algunos depredadores se comen a otros depredadores, especialmente si son más pequeños y por tanto, fáciles de atacar y consumir. Los ataques del depredador pueden ser unidireccionales (una especie domina a otra) o bidireccionales (ambos depredadores se atacan, como puede ocurrir cuando adultos de diferentes especies atacan a los inmaduros de la otra). Ambas interacciones parecen ser comunes en los agroecosistemas (Rosenheim *et al.*, 1995). Las consecuencias para el control de plagas pueden ser neutrales (Rosenheim *et al.*, 1995), positivas (Chang, 1996) o negativas (Rosenheim, 2005). Las consecuencias neutrales o benéficas ocurren si el depredador más grande (dominante) explota eficientemente a la presa y se alimenta preferiblemente en la presa, en lugar de sobre los depredadores intermedios (Colfer y Rosenheim, 2001). Los complejos de depredadores más grandes pueden tener aún efectos sinergistas, si diferentes especies de depredadores alteran la conducta de la plaga, en formas en que la plaga sea más vulnerable al ataque de los enemigos naturales (Harvey y Eubanks, 2005). Sin embargo, pueden ocurrir efectos negativos en la supresión de la plaga si el depredador principal se alimenta preferiblemente sobre depredadores intermedios, especialmente si dichos depredadores son menos eficientes en hallar y matar a la plaga clave que el depredador intermedio (Colfer y Rosenheim, 2001; Colfer *et al.*, 2003; Rosenheim, 2005). Este tipo de interacción depredador-depredador puede impedir que se establezcan poblaciones reproductoras en algunas liberaciones inoculativas estacionales de depredadores (Colfer *et al.*, 2003) y consecuentemente, fallan en lograr

el control de la plaga. Por ejemplo, las liberaciones de crisopas inmaduras en algodón no controlan las poblaciones de mosca blanca porque las larvas o huevos de crisopas son consumidos por depredadores generalistas residentes, como las chinches pirata (*Anthocoridae*) (Rosenheim *et al.*, 1999).

Además, la depredación asimétrica de depredadores nativos por un depredador invasor puede ser un importante factor en la invasión exitosa del depredador exótico y en el desplazamiento de competidores nativos. La disminución de coccinélidos nativos en algunas regiones de los EU ha sido asociada con la invasión de coccinélidos no nativos, más grandes y más agresivos, como *C. septempunctata* y *H. axyridis*, los que activamente atacan coccinélidos nativos, aún en la presencia del áfido presa (ver Capítulo 16).

## ESTRATEGIAS DE DEFENSA DEL DEPREDADOR Y DE LA PRESA

Los depredadores tienen muchos enemigos naturales, y los depredadores eficientes deben vencer las defensas de la presa y proteger sus propios estados de vida del ataque. Los coccinélidos, por ejemplo, tienen más de 100 insectos, ácaros y nemátodos parasíticos que los atacan, además de varios entomopatógenos (Hodek y Honěk, 1996). Las crisopas son depredadores generalistas nativos que demuestran algunas formas de defensa. Protegen sus huevos al colocarlos en pedicelos largos que no son reconocidos como alimento por los depredadores que caminan sobre la superficie de la hoja y que dificultan que los parasitoides los ataquen (Canard y Volkovich, 2001). Las larvas de algunas crisopas se camuflan con pedazos de presas, exuvias o material vegetal que colocan en su dorso con apéndices parecidos a ganchos (Canard y Volkovich, 2001). Las larvas de crisopas que se alimentan de Hemiptera atendidos por hormigas pueden cubrirse con cera de las presas, como un camuflaje químico para escapar de la agresión potencial de las hormigas (Szentkirályi, 2001).

Las defensas químicas son usadas por muchos depredadores. Los huevos de las crisopas a menudo son cubiertos con sustancias protectoras aceitosas, y las larvas de las crisopas pueden liberar gotas defensivas contra sus atacantes desde el ano. Algunas especies de adultos de crisopas liberan olores repelentes compuestos por trideceno y escatol, a partir de glándulas protorácicas especializadas (Szentkirályi, 2001). Los coccinélidos, cuando son descubiertos y atacados, a menudo fingen estar muertos y pueden exudar fluidos desagradables desde las uniones de las patas (Hodek y Honěk, 1996). La protección química (repugnancia) a menudo es advertida conspicuamente con coloración aposemática (p.ej., patrones rojo brillante y negro).

Los depredadores que no están protegidos químicamente pueden protegerse a sí mismos con gotas de las plantas cuando son atacados (Sato *et al.*, 2005). Algunas especies mimetizan la coloración de las especies protegidas químicamente (Hodek y Honěk, 1996). En otros casos, los depredadores pueden depender en el escape por su velocidad y agilidad (p. ej., los cicindélidos) (Pearson y Vogler, 2001) o usando cutículas gruesas como barrera protectora (p. ej., los carábidos) (Sabelis, 1992).

Para alimentarse, los depredadores deben vencer las defensas de las presas. Las presas pueden usar muchas de las mismas estrategias defensivas anotadas anteriormente: evi-

tar la detección (p. ej., camuflaje), defensas post-detección (p. ej., defensas mecánicas y químicas, mimetismo de Müller) o por el engaño (p. ej., mimetismo de Bates). Las presas pueden reducir las tasas de ataque de los depredadores también en diversas formas. Las estrategias de defensa en grupo, tales como las agregaciones en alta densidad empleadas por algunas especies plaga en colonias, pueden diluir el riesgo de depredación o reforzar la efectividad de comunicar el peligro potencial con hormonas liberadas al aire que pueden reducir su riesgo per capita. Por ejemplo, los áfidos usan feromonas de alarma que alertan a otros áfidos del daño, lo que incita a caminar o a dejarse caer desde áreas de alto riesgo en la planta hospedera. Los áfidos que son atacados pueden exudar ceras sifunculares para impedir el movimiento del depredador o usar las patas para tumbar a los depredadores de las plantas (Dixon 2000). Algunas especies plaga pueden reclutar guardaespaldas (p. ej., hormigas) para su protección contra depredadores y proporcionar recompensas nutricionales como la mielecilla, a sus protectores por sus servicios. Al estudiar la biología de cualquier depredador, deben ser consideradas las defensas de sus presas así como las respuestas del depredador a dichas defensas. El conocimiento de los límites de la efectividad de las estrategias de ataque de un depredador será útil en el entendimiento de su aplicación potencial en programas de control biológico aplicado.



## CAPÍTULO 5: DIVERSIDAD Y ECOLOGÍA DE LOS AGENTES DE CONTROL BIOLÓGICO DE MALEZAS

### EL PROPÓSITO DEL CONTROL BIOLÓGICO DE MALEZAS

El propósito del control biológico de malezas no es erradicar la maleza sino más bien reducir su vigor para que las plantas deseables puedan coexistir. El control biológico de malezas no lucha por duplicar los procesos regulatorios de la población del ambiente nativo de la plaga. Cuando los enemigos naturales suprimen una planta nativa, especialistas y generalistas están involucrados. En contraste, el control biológico de malezas depende de la introducción de solamente los enemigos naturales más especializados de una planta, cuyo impacto a menudo se incrementa porque son introducidos sin los parasitoides o depredadores especializados que los atacan en su rango nativo. Tales herbívoros especialistas introducidos pueden afectar significativamente la abundancia, productividad y el vigor de su planta hospedera, cuando el principal factor que limita sus poblaciones es el suministro de alimento. Bajo estas circunstancias, el agente de control biológico puede alcanzar, en el habitat receptor, densidades que exceden significativamente a las de su rango nativo. Las plantas deseables entonces pueden competir más exitosamente conforme declina la productividad de la maleza invasora. La competencia entonces suprime la productividad y el crecimiento de las plantas invasoras.

Este capítulo discute los tipos de agentes usados para el control biológico clásico de malezas, principalmente insectos, ácaros, nemátodos y hongos patógenos. También se incluye a los peces herbívoros no especializados que han sido usados, en algunos casos, para la supresión de plantas acuáticas. La diversidad taxonómica de las especies potencialmente útiles está limitada solamente por la diversidad de las plantas invasoras pero algunos grupos han sido usados más a menudo y con más éxito que otros.

### TÉRMINOS Y PROCESOS

Los enemigos naturales de plagas de las plantas a menudo son clasificados de acuerdo a su “amplitud de dieta” o al “rango de hospederos”, en términos de la diversidad de sus especies hospederas. Éstas son divisiones en gran parte artificiales de lo que realmente es algo continuo pero aun así el concepto es útil. Algunas especies tienen claramente rangos de hospederos muy amplios mientras que otras los tienen más reducidos. Los primeros son referidos como

“polífagos” o “eurífagos” o simplemente “generalistas”. Consumen hospederos de varias categorías taxonómicas superiores (p. ej., familias u órdenes y posiblemente aún clases). La escama lobulada de laca *Paratachardina lobata lobata* (Chamberlin], por ejemplo, se desarrolla y reproduce en más de 120 especies de plantas leñosas en 44 familias (Howard *et al.*, 2002). La carpa *Ctenopharyngedon idella* Val., una especie de pez usada como agente de control biológico, se alimenta sobre un amplio rango de plantas acuáticas. Los generalistas teóricamente utilizan especies hospederas en proporción a su abundancia, reduciendo a las especies abundantes. Sin embargo, el rango de dieta de un generalista a menudo está restringido por barreras físicas o mecánicas (p. ej., espinas, textura de la hoja, etc.). Los generalistas tienden a evitar especies que no son apetitosas, cambiando la composición de la comunidad hacia menos especies de plantas que son menos apetitosas. La carpa mencionada, por ejemplo, en experimentos en estanques, removió selectivamente plantas acuáticas en orden de su preferencia pero evitó a *Myriophyllum spicatum* L. y a *Potamogeton natans* L. Estas especies no comestibles entonces incrementaron su biomasa y alcanzaron niveles similares a la biomasa total de todas las especies de plantas en estanques más diversos y sin predadores (Fowler y Robson, 1978).

Hay ciertas ventajas en ser generalista, tal como la habilidad de utilizar fuentes alternantes de alimento pero también hay costos (Harper, 1977). La adquisición eficiente y la digestión de alimento requieren especialización. Las introducciones más exitosas en control biológico de malezas han involucrado especies altamente específicas en su hospedero. Las especialistas usualmente tienen adaptaciones para superar las características defensivas de la planta. Los especialistas frecuentemente son miembros de grupos taxonómicos, cada uno de los cuales se ha diversificado en especies dentro de un solo grupo de plantas debido a la fotoquímica compartida del grupo. Dichas especies usualmente pueden ser confiables por ser específicas del hospedero y como tales, son candidatas en programas de control biológico (Andres *et al.*, 1976).

El término *especie hospedera* se refiere a una planta en la cual el herbívoro puede completar su desarrollo, reproducirse y obtener otros requisitos para su sobrevivencia (p. ej., refugio, humedad, espacio libre de enemigos, etc.). Tales especies vegetales son referidas como “hospederas para el desarrollo” u “hospederas completas” para distinguirlas de las “plantas alimenticias”, las cuales pueden ser comidas pero no mantienen completamente al herbívoro. Las que utilizan una sola especie de planta como hospedero para el desarrollo se llaman “monófagas”. Las especies monófagas son los agentes de control biológico más deseables porque representan un riesgo mínimo para otras especies de plantas. Los organismos “estenófagos” típicamente utilizan unas pocas especies filogenéticamente relacionadas (a menudo del mismo género). Cuando son liberadas en localidades sin plantas cercanamente relacionadas a la maleza por controlar, los herbívoros estenófagos se alimentan sólo en la maleza clave y son funcionalmente monófagas.

## HERBIVORÍA Y BÚSQUEDA DE HOSPEDEROS

Los insectos usan plantas en diversas formas, el alimento es solamente la más obvia (Strong *et al.*, 1984). El agua en los tejidos vegetales, por ejemplo, los ayuda a evitar la desecación. Las plantas proporcionan sitios para la oviposición y empupamiento. Algunos insectos se protegen a sí mismos de la depredación así como de la desecación, al vivir dentro de tejidos de plantas

(hojas, tallos, raíces, cortezas) mientras que otros construyen refugios con partes de plantas. Los compuestos químicos en las plantas son usados por algunos insectos como secreciones defensivas que desaniman a los depredadores. Por ejemplo, las larvas de *Oxyops vitiosa* Pascoe se cubren a sí mismas con aceite del follaje de melaleuca que las protege de las hormigas (Montgomery y Wheeler, 2000; Wheeler *et al.*, 2002, 2003).

Las plantas hospederas presentan numerosos retos para los fitófagos. Muchas tienen estructuras (espinas, pelos urticantes, glándulas resinosas, tricomas, etc.) que impiden la adherencia, ingestión o el movimiento sobre la planta (Dussourd, 1993). Las barreras físicas y las defensas cualitativas (toxinas) pueden impedir la alimentación, y las defensas cuantitativas (compuestos que reducen la digestibilidad) pueden inhibir la adquisición de la adecuada nutrición (Rhoades y Cates, 1976). Además, la baja calidad nutritiva de la mayoría de las plantas hace difícil obtener una nutrición adecuada para el crecimiento y el desarrollo (White, 1993).

La mayoría de los insectos fitófagos usan relativamente pocas especies como hospederas. Los impulsos sensoriales, procesados por el sistema nervioso central, determinan cuál aceptar o rechazar (Bernays y Chapman, 1994). El proceso de aceptación del hospedero involucra una secuencia de conductas gobernadas por estímulos externos. Cada comportamiento es provocado por una señal ambiental específica, la que debe alcanzar un nivel mínimo (umbral) para inducir respuesta. La aceptación en un paso permite entonces avanzar al siguiente si el estímulo neto es positivo. Por tanto, para que una planta sea un hospedero adecuado, el insecto debe (Bernays y Chapman, 1994) (1) discernir la presencia de la planta desde lejos y moverse hacia ella, (2) distinguir la planta de cerca a partir de un grupo confuso de otras especies y aproximarse, (3) encontrar sitios adecuados en la planta para alimentación y/o poner huevos, (4) ser estimulado para probar el tejido, (5) ser estimulado para ingerir el tejido, continuar alimentándose y/u ovipositar, (6) obtener (como inmaduros) nutrición adecuada a partir del tejido para crecer y desarrollarse, y (7) ser apto para madurar sexualmente con esa dieta.

Este proceso, en general, indica que pocas de las plantas encontradas por un insecto en particular servirán como hospederas. Las defensas químicas de la planta también limitan el número de especies aceptables. Las defensas químicas son metabólicamente costosas de superar, así que la mayoría de los insectos restringen su dieta a plantas con defensas similares.

El daño producido por los insectos fitófagos varía en su impacto sobre la planta (ver Capítulo 20) (Janzen, 1979). La alimentación en hojas, por ejemplo, reduce el área fotosintética, interrumpe el transporte de flúidos y nutrientes, induce la desecación del tejido foliar y permite la infección foliar por patógenos oportunistas. Rara vez es letal, sin embargo, porque la mayoría de las plantas puede recobrase de la defoliación completa (aunque las especies siempre verdes, con follaje metabólicamente “costoso” [Thomas, 2000] pueden perecer más fácilmente que las deciduas). La mayoría de las plantas compensan la pérdida de tejido produciendo nuevas hojas, tanto como para que los tejidos de almacenamiento y los meristemáticos permanezcan sin daño. La pérdida repetida de tejidos fotosintéticos puede, sin embargo, retardar severamente el crecimiento o aún matar una planta cuando los recursos almacenados se terminan (Ohmart y Edwards, 1991). La defoliación altamente sincronizada también puede tener serias implicaciones, como en el caso de *Lixus cardui* Olivier, en el que los adultos emergen después del invierno en grandes cantidades en un período corto de tiempo, justo cuando la población del cardo va a dispararse. Los cardos defoliados sufren reducción del crecimiento y de la reproducción, y de senescencia temprana (Briese *et al.*, 2004). Esta pérdida de

reservas afecta la habilidad de la planta para soportar el estrés por herbicidas, sequía y heladas. Además, aún la defoliación parcial puede inhibir la floración y causar entonces consecuencias a nivel de la población a través de la reducción en la producción de semilla (Louda, 1984).

Los organismos que se alimentan internamente, particularmente en tejidos meristemáticos, a menudo afectan a la planta más seriamente que los defoliadores externos. La alimentación de larvas o de adultos dentro de hojas o tallos puede destruir la habilidad de transportar nutrientes y fluidos por toda la planta, causando desecación, enrollado de hojas y marchites. La alimentación en las coronas de las plantas frecuentemente destruye las hojas recién formadas, los órganos reproductivos y los propágulos vegetativos. La pérdida de meristemas disminuye la habilidad de la planta para remplazar el tejido dañado, reduciendo subsecuentemente la productividad total de la planta. La pérdida de estructuras reproductivas y de propágulos vegetativos puede reducir severamente el crecimiento de la población de la planta, lo que es particularmente devastador para las plantas anuales. Además, el daño directo a los órganos de almacenamiento impide el crecimiento y la recuperación de otras tensiones. La formación de agallas crea un descenso de energía, quitando el fotosintetizado a otras estructuras de la planta, lo que puede conducir a la reducción de la floración. Las agallas también modifican la arquitectura de la planta atacada. Finalmente, el nivel de daño sostenido de la planta está relacionado con el número de especies de insectos fitófagos que hospeda, el daño *per capita* y las densidades que logra.

Los insectos fitófagos también pueden ser vectores de enfermedades o facilitar la entrada de fitopatógenos a la planta. Muchos insectos que se alimentan de savia transmiten enfermedades virales capaces de matar plantas. Además, se piensa que algunos de estos insectos inyectan saliva en la herida, produciendo necrosis en los tejidos que la rodean, como los psílidos (Hodkinson, 1974) y los salivazos de la caña de azúcar (Hill, 1975).

## GREMIOS DE HERBÍVOROS

Los insectos fitófagos a veces son clasificados como de alimentación externa e interna. Los que viven y se alimentan desde el exterior de la planta son considerados “ectófagos”. Los minadores de hojas, agallas, barrenadores de tallos y otros que viven y se alimentan ocultos dentro de tejidos vegetales son considerados “endófagos”.

Los insectos fitófagos utilizan las plantas hospederas en cinco formas generales (Strong *et al.*, 1984): (1) alimentación externa en la que son usadas las partes bucales masticadoras para morder el tejido vegetal, mas notablemente de las hojas, (2) alimentación externa en la que las partes bucales perforadoras-chupadoras penetran el tejido de la planta y obtienen los contenidos o fluidos del sistema vascular, (3) alimentación externa en la que partes bucales raspadoras-succionadoras raspan la superficie de la planta y succionan los fluidos que salen de la herida, (4) alimentación interna que crea excavaciones o “minas” dentro del tejido vegetal, y (5) creación de agallas, donde los insectos viven y se alimentan en tejido vegetal hipertrofiado. Muchos insectos fitófagos poseen diferentes mecanismos de alimentación en diferentes estados y entonces podrían ser incluidos en más de una categoría.

Los herbívoros que usan el mismo recurso en una forma similar, a menudo se considera que son de un “gremio” alimenticio (Crawley, 1983; Price, 1997). Los filófagos, por ejemplo,

pueden ser divididos en el gremio perforador, el gremio raspador y el gremio que se alimenta de savia (Root, 1973). Las plantas que crecen en su ambiente nativo a menudo son comidas por representantes de numerosos gremios mientras que las especies de plantas invasoras usualmente tienen faunas pobres con numerosos “nichos vacantes”. Por ejemplo, Briese (1989a) y Briese *et al.* (1994) compararon la fauna de insectos fitófagos de cardos *Onopordum* entre Europa, su área nativa, y Australia, donde son invasores. Encontraron una ausencia virtual de endófagos en Australia mientras que este gremio representó el 54% de la fauna europea.

## GRUPOS DE HERBÍVOROS Y PATÓGENOS DE PLANTAS

Casi todos los esfuerzos del control biológico de malezas han involucrado al control biológico clásico, basado en la introducción de insectos o fitopatógenos desde la región nativa de la planta (Julien y Griffiths, 1998). En unos pocos casos, los peces generalistas como la carpa, han sido usados para disminuir la biomasa de plantas acuáticas macrofíticas en una forma no específica. Unas pocas especies de otros vertebrados, como los gansos, cabras y borregos han sido usados para remover plantas de áreas locales, a menudo cercadas (De Bruijn y Bork, 2006). Ha habido unos pocos esfuerzos para utilizar insectos fitófagos nativos para controlar malezas introducidas, aumentando naturalmente las poblaciones existentes (Frick y Quimby, 1977; Frick y Chandler, 1978; Sheldon y Creed, 1995). Además, han habido intentos para elaborar bioherbicidas para malezas en cultivos, usando hongos patógenos locales pero raramente han sido exitosos económicamente (ver Capítulo 24).

## INSECTOS Y ÁCAROS COMO AGENTES DE CONTROL BIOLÓGICO DE PLANTAS

La mayoría de los herbívoros liberados para control de malezas han sido insectos, debido a su alta diversidad de especies, tamaño, alto grado de especialización de hospederos y su potencial para el crecimiento rápido de la población (Andres *et al.*, 1976). Los insectos que se alimentan directamente en tejidos vegetales vivos están confinados en nueve órdenes: Collembola, Orthoptera, Phasmida, Hemiptera (incluyendo Homoptera), Thysanoptera, Coleoptera, Diptera, Hymenoptera y Lepidoptera (Strong *et al.*, 1984). Representantes de siete de estos órdenes han sido usados en esfuerzos pasados del control biológico de malezas – Collembola y Phasmida son las excepciones (Julien y Griffiths, 1998). Lepidoptera y Coleoptera han contribuido con el 76% de las 341 especies usadas para el control de malezas. Entre estos siete órdenes, las especies han sido de 57 familias de insectos, ocho de las cuales representan alrededor del 65% de las introducciones: Curculionidae (19%), Chrysomelidae (17%), Cerambycidae (4%) y Bruchidae (3%) (todos Coleoptera); Pyralidae (8%), Tortricidae (4%) y Noctuidae (3%) (todos Lepidoptera) y Tephritidae (7%) (Diptera) (Julien y Griffiths, 1998). Además de los insectos, los ácaros de las familias Galumnidae (Julien y Griffiths, 1998), Eriophyidae (Goolsby *et al.*, 2004a) y Tetranychidae (Hill y Stone, 1985; Hill *et al.*, 1991) han sido utilizados (Briese y Cullen, 2001). En general, el control biológico ha sido intentado contra 135 especies de malezas de 43 familias de plantas. Cerca de la mitad de las especies de malezas a controlar han sido miembros de tres familias: Asteraceae, Cactaceae y Mimosaceae. Pocas generalidades acerca de la biología de estas familias de insectos son posibles ya que las especies in-

cluidas en ellas son bastante diversas en sus hábitos. Descripciones más amplias de familias de insectos herbívoros son aportadas por CSIRO (1970), Arnett (1985), y Triplehorn y Johnson (2005). Las siguientes descripciones de la biología y el ciclo de vida de varios grupos, están basadas principalmente en dichos reportes.

#### CHRYSOMELIDAE (COLEOPTERA)

Ésta es una familia grande y diversa, con más de 3,700 especies que han desarrollado relaciones especializadas con muchos tipos de plantas aunque las plantas alimenticias son conocidas solamente alrededor de un tercio de las especies descritas (Jolivet y Verma, 2002). Las especies dentro de la familia han sido agrupadas en 20 subfamilias distintas. La mayoría de las que han sido usadas como agentes de control biológico son de las subfamilias Alticinae (escarabajos pulga), Chrysomelinae, Cassidinae (escarabajo tortuga), Chlamisinae, Cryptocephalinae, Galerucinae, Hispinae e Hylobinae.

La mayoría de las especies son fitófagas aunque algunas se alimentan de detritos, hay coprófagas, ovófagas, nematófagas, entomófagas o caníbales. Los crisomélidos adultos generalmente se alimentan abiertamente sobre follaje y flores. No son voladores fuertes, por lo que son vulnerables a la depredación y al parasitismo (Jolivet y Verma, 2002).

Jolivet y Verma (2002) indican que la mayoría de las especies son ovíparas. Los huevos son dejados sobre la planta alimenticia o diseminados en el suelo, solos o en masas. Pueden estar cubiertos con secreciones, excrementos u otros materiales, o estar encerrados en un estuche (ooteca). Los que ponen menos huevos generalmente les brindan mayor protección. Las larvas pueden alimentarse abiertamente en el follaje o pueden ser minadoras de hojas, barrenadoras de tallos o rizófagas. Algunas son acuáticas y otras producen agallas (subfamilia Sagrinae). Las larvas de *Cryptocephalus* se alimentan de cortezas y hojarasca de plantas, y forman un estuche protector (escatoconcha) que las protege de las hormigas (Jolivet y Verma, 2002). Las larvas de vida libre tienen varios métodos de protección, incluyendo cubiertas de material fecal, defensas químicas, de conducta o estructurales, y cuidado parental o subsocialidad (Jolivet y Verma, 2002). Las pupas son exaradas y a veces están protegidas por un capullo. Las pupas desnudas formadas sobre el follaje pueden ser defendidas químicamente, ser espinosas o aposemáticas. La pupa de al menos una especie produce emisiones defensivas de sonido (Jolivet y Verma, 2002).

La mayoría de los crisomélidos son oligófagos y algunos son polífagos. Su patrón de historia de vida típico incluye la alimentación y oviposición en hojas, empupamiento sobre el follaje o después de dejarse caer al suelo. Sin embargo, ocurren muchas variaciones de este patrón típico (Jolivet y Verma, 2002).

Alrededor de 62 especies de crisomélidos han sido usadas en programas de control biológico, y 36 (58%) se han establecido al menos una vez. Veintiún especies (58% de ellas establecidas) han tenido éxito, al menos local, en el control de 13 especies de malezas. La hierba de San Juan (*Hypericum perforatum* L.) fue controlada en el oeste de los EU por *Chrysolina hyperici* (Forster) y *Chrysolina quadrigemina* (Suffrian) (Figura 5-1) (ver resumen en McCaffrey *et al.*, 1995). La escarabajo pulga de la hierba del caimán *Agasicles hygrophila* Selmán & Vogt, controló exitosamente



**Figura 5-1.** Adulto del crisomélido *Chrysolina quadrigemina* (Suffrian). (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

a la hierba del caimán *Alternanthera philoxeroides* (Martius) Grisebach, (Julien, 1981; Buckingham, 1996). *Senecio jacobaea* L. fue controlada por dos herbívoros, uno de ellos el crisomélido rizófago *Longitarsus jacobaeae* (Waterhouse). *Calligrapha pantherina* Stål controló con éxito a la sida de cabeza espinosa (*Sida acuta* Burman) en el norte de Australia (Flanagan *et al.*, 2000). Dos especies de *Galerucella* han sido introducidas para controlar a *Lythrum salicaria* L. en Norteamérica, con resultados promisorios en bastantes sitios (Blossey *et al.*, 1996; Dech y Nosko, 2002; Landis *et al.*, 2003). Varias especies de *Aphthona* han controlado a la euforbia *Euphorbia esula* L. en grandes áreas, en algunos habitats del centro norte de los Estados Unidos (Nowierski y Pemberton, 2002; Hansen *et al.*, 2004). *Diorhabda elongata* Brullé ha empezado a demostrar un control efectivo del cedro salado (*Tamarix* spp.) en algunas áreas del oeste de los EU (DeLoach y Carruthers, 2004). El escarabajo tortuga *Gratiana boliviana* Spaeth (subfamilia Cassidinae) ha sido liberada en la Florida contra *Solanum viarum* Dunal (Medal *et al.*, 2004).

#### CURCULIONIDAE (COLEOPTERA)

Las casi 50,000 especies de picudos están incluidas en numerosas subfamilias, algunas de las cuales han sido elevadas a estatus de familias dentro de la superfamilia Curculionoidea (p. ej., Zimmerman, 1994). La mayoría de las especies son fácilmente reconocibles por la proyección larga y delgada que sostiene las partes bucales, comúnmente llamada pico. Las mandíbulas al final de este pico son usadas para hacer huecos en el tejido vegetal.

Debido al número y diversidad de picudos, es difícil generalizar acerca de su biología y ecología. Se encuentran en casi todas las regiones terrestres del mundo, desde los desiertos más secos hasta los trópicos más húmedos (Zimmerman, 1994). Casi todos son fitófagos aunque al menos una especie, *Ludovix fasciatus* (Gyllenhal), depreda huevos de saltamontes del género *Cornops* (Bennett and Zwolfer, 1968). Algunas larvas se alimentan externamente aunque la mayoría lo hace internamente. Comen tejidos de virtualmente todas las partes de las plantas, incluyendo raíces, corteza, madera de savia, madera de corazón, tallos, ramitas, hojas, yemas, flores, polen, semillas, frutas y material vegetal muerto y moribundo (Zimmerman, 1994). Algunas especies son acuáticas o subacuáticas, viviendo completamente bajo el agua o en tejidos llenos de aire de plantas bajo el agua.

La mayoría de los picudos son buenos voladores aunque algunos no vuelan porque tienen las alas reducidas. Algunos experimentan períodos estacionales sin volar cuando los músculos del vuelo indirecto se deterioran. La degeneración-regeneración de los músculos del vuelo a veces se alterna con la maduración y degeneración ovarial (Buckingham y Passoa, 1985; Palrang y Grigarick, 1993).

La mayoría de las especies insertan los huevos dentro del tejido vegetal o entre las hojas que han pegado con goma, algunos son puestos directamente sobre el suelo. La oviposición a menudo ocurre en un hoyohueco excavado con el pico por la hembra adulta aunque algunas usan los apéndices caudales u oviposidores para este propósito (Zimmerman, 1994). El hueco puede ser cubierto o no, con un tapón de excremento o de otro material.

Las larvas cilíndricas usualmente son ápodas, blancuzcas y de forma de larva de escarabajo. Algunas se alimentan sobre el follaje mientras están expuestas, otras se cubren a sí mismas con excremento pero la mayoría se alimentan internamente dentro de tejidos vegetales. El empupamiento puede ocurrir dentro de un capullo adherido a la planta, dentro de una excavación en la planta, suelta en el suelo o en una celda endurecida compuesta de partículas de suelo. El desarrollo de huevo hasta el adulto ocurre en algunos días para algunas especies y en algunos años para otras (Zimmerman, 1994).

Alrededor de 68 especies de curculiónidos (incluyendo los apiónidos) han sido usados en proyectos de control biológico. De éstos, 49 (72%) se han establecido al menos una vez. Entre los agentes establecidos, 26 (53%) han logrado al menos control local en un área. El impacto de 14 especies (29%) es desconocido ya sea porque las introducciones son demasiado recientes o porque no se hicieron evaluaciones. Sólo 9 de las especies establecidas (18%) han sido consideradas totalmente ineficientes. Los ejemplos de picudos que han sido efectivos incluyen a *Rhinocyllus conicus* (Frölich), el cual controló al cardo nudoso *Carduus nutans* L. en Canadá (Harris, 1984) y en otras partes; *Neohydronomus affinis* Hustache, que controló a la lechuga acuática (*Pistia stratiotes* L.) en varios países (Harley *et al.*, 1984; Dray and Center, 1992; Cilliers *et al.*, 1996); *Neochetina eichhorniae* Warner y *Neochetina bruchi* Hustache, las que han controlado al lirio acuático *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms en muchos países (Center *et al.*, 2002) y *Microlarinus lypriformis* (Wollaston) que, junto con *Microlarinus lareynii* (Jacquelin du Val) controló parcialmente a *Tribulus terrestris* L. en el suroeste de los EU y Hawaii (Huffaker *et al.*, 1983). El picudo de la hoja de la melaleuca *O. vitiosa* (Figura 5-2) ha reducido drásticamente el potencial invasivo de *Melaleuca quinquenervia* (Cav.) Blake, un árbol invasor originario de Australia (Pratt *et al.*, 2005). El picudo de la corona de la raíz de la salvia del Mediterráneo *Phrydiichus tau* Warner logró buen control de *Salvia aethiopsis* L. en muchos sitios a lo largo de la costa del Pacífico de los Estados Unidos (Coombs y Wilson, 2004). *Stenopelmus rufinansus* Gyllenhal casi ha eliminado al helecho flotante *Azolla filiculoides* Lamarck, originario de Sudáfrica (McConnachie *et al.*, 2004). *Cyrtobagous salviniae* Calder & Sands ha logrado un control espectacular de la salvinia gigante *Salvinia molesta* D.S. Mitchell, otro helecho flotante, en muchos países (Julien *et al.*, 2002), incluyendo a los Estados Unidos (Texas [Tipping, com. pers.]). Los picudos australianos del gé-



**Figura 5-2.** Adulto del picudo de la melaleuca *Oxyops vitiosa* Pascoe. (Fotografía cortesía de Steven Ausmus.)

nero *Melanterius* han contribuido al control de especies arbustivas de *Acacia* (y de la cercanamente relacionada *Paraserianthes lophantha* (Willd.) Nielsen en Sudáfrica (Impson y Moran, 2004). Tres especies de picudos lograron control efectivo del árbol invasor *Sesbania punicea* (Cav.) Benth. en Sudáfrica (Hoffmann y Moran, 1998). El picudo de la raíz *Cyphocleonus achates* (Fahraeus) ha sido reportado como efectivo para controlar la centaurea manchada *Centaurea stoebe* L. en localidades de Montana, EU (Story *et al.*, 2006).

#### CERAMBYCIDAE Y BUPRESTIDAE (COLEOPTERA)

Las larvas de estas familias típicamente barrenan tallos leñosos y pueden tener períodos de desarrollo de dos o más años. Los Cerambycidae son escarabajos distintivos, más o menos cilíndricos, que usualmente tienen antenas largas y ojos con muescas profundas. Los adultos a menudo son brillantemente adornados pero también pueden ser de colores crípticos. Las larvas tienen cabezas reducidas, son ápodas, blancuzcas y usualmente barrenan la madera del corazón de los árboles; algunas viven en tallos de plantas, barrenan raíces o en madera de edificios. Tiene forma algo ahusada, son carnosas y elongadas, adelgazadas desde la parte anterior hacia la posterior. En las especies que se alimentan en árboles, los adultos ponen los huevos en grietas de la corteza o en huecos hechos por la hembra. Las larvas barrenan dentro de la madera, haciendo túneles que son redondeados en sección cruzada. Algunas atacan árboles vivos pero

la mayoría prefieren árboles o ramas debilitadas o troncos recién cortados. Algunas circundan ramitas y después ovipositan en la porción aislada.

Los bupréstidos adultos tienen antenas cortas y son aplanados dorsoventralmente. Muchas especies son azul, negro, verde o cobrizo metálico. Los adultos son bastante activos durante el día y a menudo se encuentran tomando néctar de las flores. La mayoría vuelan cuando son molestados aunque algunos retraen sus patas y se dejan caer al suelo. Las larvas son ahusadas, aplanadas dorsoventralmente y con una expansión ancha del protórax. Sus galerías tienden a ser ovales en sección cruzada, cuando barrenan la madera. También perforan bajo la corteza, en raíces o en tallos de plantas herbáceas. Algunas especies pequeñas originan agallas, otras circundan ramitas y algunas son minadoras de hojas.

Al menos 17 especies de cerambícidos y tres de bupréstidos han sido usadas en proyectos de control biológico. Los tres bupréstidos se establecieron al menos una vez, y dos especies han logrado algún nivel de control (Julien y Griffiths, 1998). *Agri-lus hyperici* (Creutzer) fue liberado en los EU, Australia, Canadá y Sudáfrica para controlar la hierba de San Juan (*H. perforatum*) y contribuye a su control en Idaho. *Lius poseidon* Nap fue liberado en *Clidemia hirta* (L.) D. Don en Hawaii pero su impacto no está claro. *Sphenoptera jugoslavica* Obenberger fue liberado en los EU y Canadá para el control de la centaurea difusa *Centaurea diffusa* Lamarck pero también utiliza otras especies de centaurea.

Los cerambícidos (**Figura 5-3**) han establecido con éxito poblaciones de campo en 10 casos pero sólo cuatro se consideran eficientes (Julien y Griffiths, 1998). *Al-cidion cereicola* Fisher fue liberado en Australia y Sudáfrica para el control de cactus



**Figura 5-3.** Larva de Cerambycidae en madera del árbol de melaleuca. (Fotografía cortesía de Matt Purcell, CSIRO.)

de los géneros *Harrisia* y *Cereus*. *Archlagocheirus funestus* (Thomson) fue liberado en Hawaii, Australia y Sudáfrica para controlar cactus del género *Opuntia*. *Megacyllene mellyi* (Chevrolat) fue liberado en Australia para el control del arbusto *Baccharis halimifolia* L. Se estableció sólo localmente pero redujo la densidad de la maleza hasta el 50% (Julien y Griffiths, 1998). *Plagiogammus spinipennis* (Thomson) se liberó en Hawaii, Guam, Palau y Sudáfrica para controlar *Lantana camara* L. Provee control parcial en Hawaii, en áreas de alta precipitación pluvial pero no es efectivo en localidades más secas.

## BRUCHIDAE (COLEOPTERA)

A menudo surgen conflictos de interés en relación con el control de árboles invasores ya que es posible que tengan usos económicos. Muchas especies de acacias exóticas, por ejemplo, son usadas en el sur de África para leña pero estas especies también ponen en peligro áreas florísticas únicas (Impson y Moran, 2004). En esta situación, el objetivo a menudo ha sido la selección de agentes de control biológico que reducirían la reproducción de la planta, sin matar a los árboles (Dennill y Donnelly, 1991). Las especies que comen semillas parecen ideales para este propósito y los brúquidos son depredadores bien conocidos, específicos de semillas. Los brúquidos son escarabajos pequeños, robustos, con élitros que no cubren la punta del abdomen. El cuerpo se adelgaza hacia el final anterior y la cabeza tiene un pico corto y ancho. Aunque atacan semillas de varias familias de plantas, son más prevalentes en Leguminosae (*sensu lato*). Usualmente ponen huevos simples en semillas o vainas aunque algunas veces ovipositan en flores. Las larvas barrenan las semillas y devoran el endosperma. Pueden desarrollarse completamente en una sola semilla o alimentarse en muchas semillas dentro de una vaina. Algunas especies prefieren semillas inmaduras, otras a las semillas maduras y algunas solamente atacan semillas sobre el suelo. Los brúquidos usualmente enpupan dentro de la semilla y después de completar el desarrollo cortan hoyos redondeados en la testa, a través de los cuales emergen.

Al menos 12 especies de brúquidos han sido usadas en esfuerzos de control, principalmente de malezas leguminosas, para reducir el potencial reproductivo de la planta. Once especies se han establecido exitosamente; otra especie (*Algarobius bottimeri* Kingsolver, liberada en Sudáfrica sobre *Prosopis* spp.) no se estableció. A pesar de los reportes de altos niveles de mortalidad de semillas, estos agentes generalmente son vistos como ineficientes. Sin embargo, dos especies, *Acanthoscelides puniceus* Johnson y *Acanthoscelides quadridentatus* (Schaeffer), introducidas a Tailandia, destruyen hasta el 80% de las semillas de *Mimosa pigra* L. en algunas áreas. Por otra parte, dos especies, *Algarobius prosopis* (LeConte) y *Neltumius arizonensis* Schaeffer, establecidas en Sudáfrica en un intento de controlar mezquites (*Prosopis* spp.) también destruyeron hasta el 70% de la semilla pero son vistas como ineficientes. La alimentación de semillas por el ganado y el reclutamiento de parasitoides nativos son consideradas las principales causas de su falta de impacto (Impson *et al.*, 1999).

### PYRALIDAE (LEPIDOPTERA)

La mayoría de la siguiente información es derivada de Munroe (1972). Es la tercera familia más grande de Lepidoptera. Las polillas son desde pequeñas hasta de tamaño moderado, con una proboscis larga proyectada hacia adelante. A menudo parecen ser de forma triangular cuando descansan. Muchas especies son opacas pero varias tienen colores notables. La familia es ubicua, ocurriendo en la mayoría de áreas y habitats. Aún algunas son acuáticas. El corion del huevo usualmente es delgado y los huevos son aplanados y en forma de lentes. Las pupas obtectas a menudo están encerradas en capullos sedosos aunque las formadas dentro de tejidos vegetales pueden ser desnudas.

Las larvas usualmente son cilíndricas, con cápsula cefálica bien formada, propatas y setas distinguibles. Los hábitos de alimentación larval son bastante variados y las especies pueden ser filófagas, barrenadoras o alimentarse en productos almacenados como la cera de abejas. A menudo se alimentan dentro de telarañas u hojas unidas con seda. Algunas son minadoras de hojas, otras viven dentro de tejidos llenos de aire en plantas acuáticas mientras que otras más tienen agallas y son completamente acuáticas.

Uno de los agentes de control biológico más famosos es la especie ficitina *Cactoblastis cactorum* (Bergroth), la cual controló exitosamente a los nopales (*Opuntia* spp.) en Australia. Al menos 26 especies de pirálidos han sido empleados en control biológico pero sólo la mitad establecieron poblaciones de campo y sólo seis contribuyeron a la supresión de las malezas por controlar: *Arcola malloi* (Pastrana) en la hierba del caimán, *C. cactorum* en *Opuntia* spp., *Euclasta gigantealis* Viette en *Cryptostegia grandiflora* (Roxb.) R. Br., *Niphograptus alboguttalis* (Warren) en lirio acuático, *Salbia haemorrhoidalis* Gueneé en lantana, y *Tucumania tapiacola* Dyar en *Opuntia aurantiaca* Lindley. Con la excepción de *C. cactorum* y *E. gigantealis* Viette, no se ha reportado que estas polillas hayan impactado significativamente a las malezas contra las que se liberaron.

### ARCTIIDAE (LEPIDOPTERA)

Las palomillas tigre a menudo son de colores brillantes con líneas, bandas o manchas visibles. En descanso, mantienen las alas sobre el cuerpo. Los huevos, a menudo puestos en grupos, usualmente son hemisféricos con la superficie esculpida. Las larvas tienen setas densas, a menudo coloreadas, arregladas en grupos o verrugas. Algunas especies tienen pelos urticantes. Las densas setas dan a las larvas apariencia velluda, de ahí que el nombre común de algunas sea “osos lanudos”. Las pupas se forman dentro de capullos creados principalmente con setas larvales y pequeñas cantidades de seda. Los hábitos alimenticios son variados, algunos son generalistas pero otros son altamente específicos. La mayoría son filófagos externos en plantas herbáceas o leñosas, algunos se alimentan en vainas y otros en líquenes. Cuatro especies han suprimido exitosamente a las malezas por controlar. *T. jacobaeae* contribuyó a la supresión de *Senecio jacobaea*, en Oregon, EU (McEvoy y Cox, 1991). Sin embargo, su redistribución posterior en los Estados Unidos no se recomienda porque también ataca algunas especies nativas de *Senecio*. *Rhynchopalpus brunellus* Hampson logra control parcial del rododendro indio *Melastoma malabathricum* L. en Hawaii. Después de los fallos

iniciales y de liberaciones repetidas en números masivos, la polilla arctúida *Pareuchaetes pseudoinsulata* Rego Barros finalmente se estableció en Sudáfrica y ahora empieza el control de *Chromolaena odorata* B. King & H. Robinson (Zachariades, com. pers.), como lo ha hecho en otros países (Julien y Griffiths, 1998).

#### DACTYLOPIIDAE (HEMIPTERA, ANTES HOMOPTERA)

Las cochinillas del nopal (**Figura 5-4**) están emparentadas con las escamas y los piojos harinosos. Son nativas de las regiones tropicales y subtropicales de América, donde se alimentan de cactus del género *Opuntia*. Las hembras producen ácido carmínico como sustancia defensiva, el cual es un importante pigmento rojo natural usado en



**Figura 5-4.** Colonias de *Dactylopius* sp. (Dactylopiidae) en cactus. (Fotografía cortesía de Bob Richard USDA-APHIS-PPQ.)

textiles, alimentos, bebidas y medicinas. Las cochinillas son insectos sésiles de cuerpo suave que residen debajo de una cubierta cerosa blanca lanuda. Se alimentan de jugos de cactus, usando sus partes bucales perforadoras-chupadoras para penetrar la superficie de la planta hospedera. Las hembras ápteras son mucho más grandes que los machos alados (de vida corta). Los huevos son puestos bajo el cuerpo de la hembra y eclosionan unas pocas horas después. Las hembras de primer estadio son muy activas, tienen filamentos cerosos largos en el dorso y son dispersadas por el viento (Moran *et al.*, 1982). Estas ninfas se fijan en un sitio de alimentación en un día o dos, e inme-

diatamente inician la secreción de la cubierta protectora. Después insertan sus partes bucales en el tejido vegetal e inician la alimentación. Sus patas y antenas se encogen y permanecen en ese lugar de ahí en adelante. Los machos dejan a la madre y se alejan para localizar una hembra para aparearse. La mayoría de esta información fue tomada de Mann (1969). Guerra y Kosztarab (1992) revisaron la biosistemática de la familia.

Los dactylopíidos se alimentan en cactus y aunque el número de especies en la familia no es grande (quizá 9 o 10), han jugado un importante papel en el control biológico exitoso de varias especies de cactus. Cuatro de seis especies (u ocho, dependiendo de la interpretación taxonómica) empleadas para control biológico se establecieron y lograron control de cactus problemáticos. *Dactylopius austrinus* De Lotto, por ejemplo, eliminó a *Opuntia stricta* (Haworth) Haworth en Australia (Julien y Griffiths, 1998) y en Sudáfrica (Hoffmann *et al.*, 1998a, b).

#### TEPHRITIDAE (DIPTERA)

Estas moscas (**Figura 5-5**) son insectos de tamaño pequeño a mediano, la mayoría con alas bandeadas. Las larvas hacen túneles en cabezas florales, forman agallas o se alimentan en frutas. Unas pocas son minadoras de hojas y, al menos una especie, vive en galerías de termitas. Las hembras tienen un ovipositor fuertemente esclerotizado, el que usan para insertar huevos dentro de tejido vegetal vivo.

Veintitrés especies han sido usadas en proyectos de control biológico, principalmente las que se alimentan en cabezas florales de cardos, centaureas y otras plantas, o especies que forman agallas. Diecisiete especies (74%) se han establecido pero sólo 7 especies (41%) han contribuido al control de malezas, todas de la familia Asteraceae.



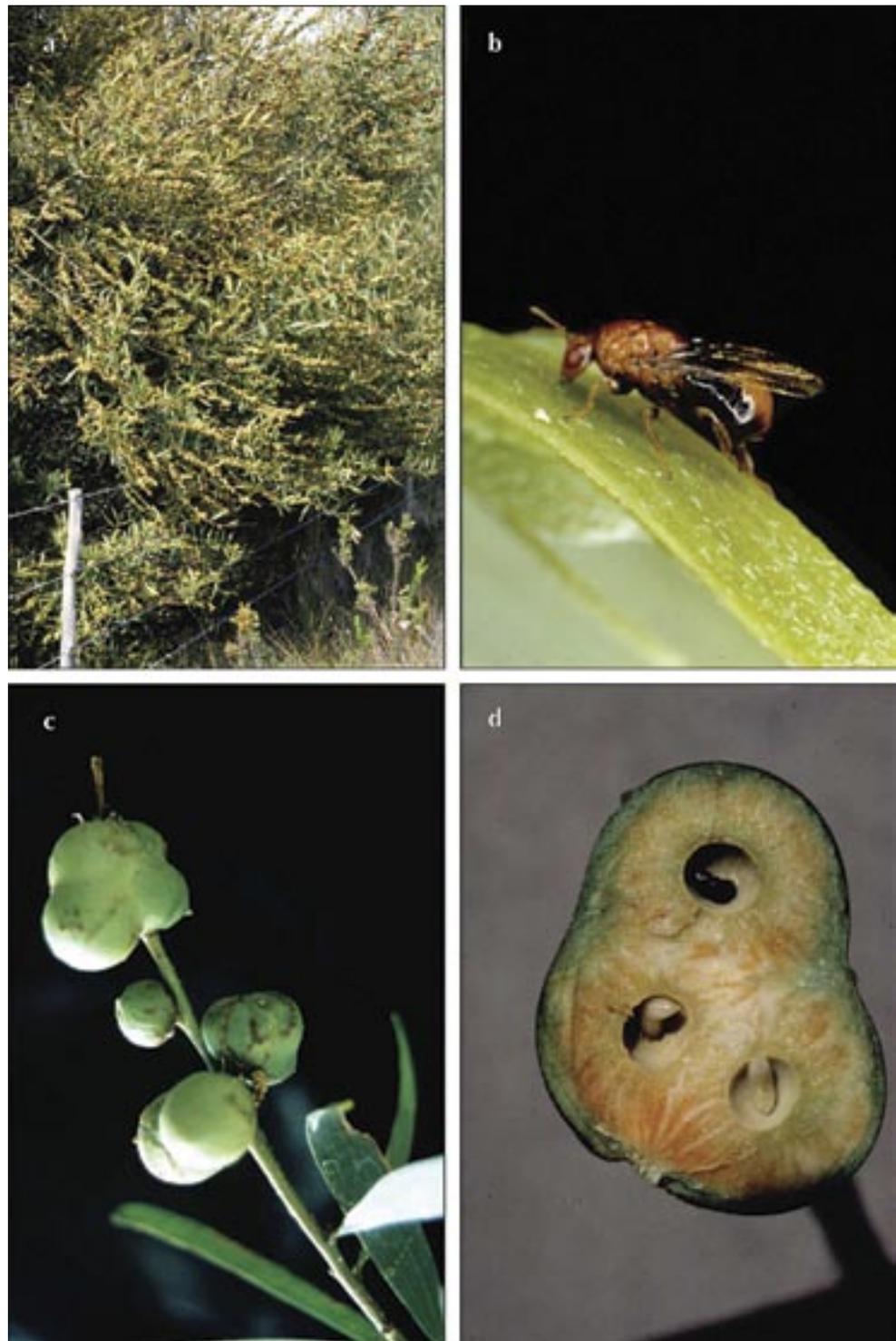
**Figura 5-5.** Adulto de la mosca de los capítulos *Urophora quadrifasciata* (Meigen). (Fotografía cortesía de Bob Richard USDA-APHIS-PPQ.)

#### PTEROMALIDAE (HYMENOPTERA)

Las avispas de las agallas afectan a las plantas al inducir la formación de agallas que desvían nutrientes para el crecimiento y la reproducción. Una especie, *Trichilogaster acaciaelongifoliae* (Froggatt) (**Figura 5-6a,b,c,d**) ha controlado al árbol invasor *Acacia longifolia* (Andrews) Willdenow, en Sudáfrica (Dennill and Donnelly, 1991).

#### ACARI

Solamente ácaros de las familias Eriophyidae, Tetranychidae y Oribatidae (o Galumnidae) han sido usados para el control biológico de malezas. Briese y Cullen (2001) revisaron el uso de ácaros como agentes de control biológico de plantas. Los eriofiidos (la información siguiente es de Kiefer *et al.*, 1982) son ácaros extremadamente pequeños (alrededor de 0.15 mm de longitud) que se alimentan de tejido vegetal.



**Figura 5-6.** (a) Agallas de *Trichilogaster acaciaelongifoliae* (Froggatt) (Hym: Pteromalidae) en *Acacia longifolia* (Andrews); (b) avispa de las agallas adulta; (c) acercamiento de la agalla; y (d) agalla bisectada mostrando larvas. (Fotografías cortesía de S. Nesar, PPRI)

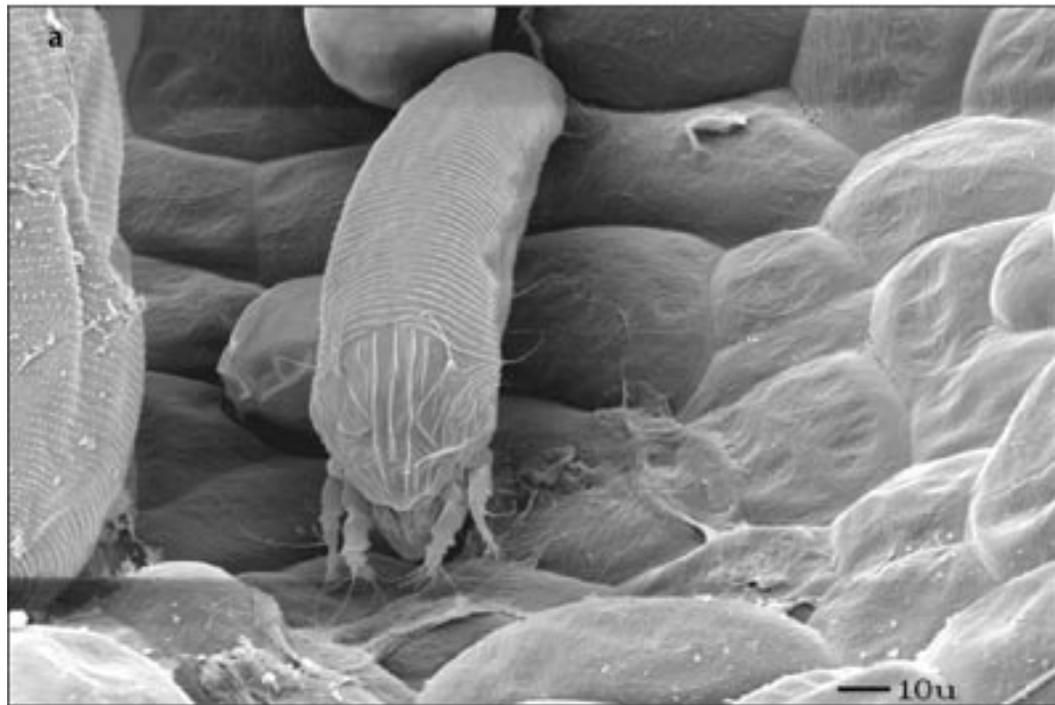
Son conocidos comúnmente como ácaros de agallas, del moho, de yemas o de ampollas y son fitófagos muy especializados. Como denotan sus nombres, algunas especies causan agallas mientras que otras se alimentan externamente y decoloran frutas u otras partes de las plantas. Son de cuerpo suave, en forma de huso o vermiculiformes, con dos regiones del cuerpo y dos pares de patas. El ciclo de vida de la mayoría de las especies es simple pero algunas especies que infestan árboles deciduos presentan un ciclo vital alternante más complejo, involucrando una forma invernante de la hembra morfológicamente distinta. Los formadores de agallas causan hipertrofia en las células vegetales, resultando en crecimiento anormal de tejido de hojas o de yemas y otras anormalidades. Los síntomas del daño de eriofíidos varía según la parte de la planta e incluye los siguientes: en yemas, brotes, tallos y ramitas – ampollas de yemas, rosetas de yemas y ramitas, y cesación de crecimiento, yemas descoloridas y escamas en yemas, yemas agrandadas, caída prematura de yemas, agallas, escobas de bruja, decoloración de brotes, tallos y ramitas; en flores – forma anormal, ampollas, decoloración, fallo en abrir, agallas, caída prematura; en frutas – forma anormal, ampollas, semillas dañadas, decoloración, agallas, endurecimiento, caída prematura; y en hojas – forma anormal o distorsión, ampollas, decoloración, crecimiento epidérmico como pelo (erineum), agallas, enfermedad del virus del mosaico, cesación de crecimiento, formación de redes o cubiertas, y enmohecimiento, bronceado y marchitamiento.

Los tetraníquidos (Tetranychidae) son ácaros de cuerpo regordete que forman colonias en “telarañas” sobre el follaje de su planta hospedera. El ciclo de vida de los tetraníquidos consiste de huevo, larva, protoninfa, deutoninfa y adulto. Una fase quiescente ocurre entre cada estadio inmaduro: la ninfocrisálida, la deutocrisálida y la teliocrisálida, respectivamente (van de Vrie *et al.*, 1972). El apareamiento ocurre inmediatamente después de la emergencia de la hembra. Los huevos fertilizados producen hembras mientras que los no fertilizados producen machos. Las tasas de desarrollo de los inmaduros pueden ser influenciadas por la calidad de los alimentos así como por las condiciones ambientales (van de Vrie *et al.*, 1972). Se alimentan de jugos de plantas, punzando la epidermis de la hoja con dos estiletes quelicerales rectos, delgados, en forma de látigo. El daño es notable primero como áreas pequeñas, difusas y bronceadas en la superficie de la hoja, con puntos pequeños como rasguños aunque eventualmente pueden presentarse la clorosis y el color pardo extensivo del tejido. Comúnmente son controlados por ácaros fitoseídos generalistas.

Las especies de ácaros galumnoides ocurren en una amplia variedad de habitats, incluyendo musgo, hojarasca de bosque y madera en descomposición (Krantz, 1978) pero raramente se alimentan de hojas en plantas vivas (Walter y Proctor, 1999). Al menos dos especies se alimentan en tejido vegetal vivo. Cordo y DeLoach (1976) describen la biología y el ciclo de vida del ácaro del lirio acuático *Orthogalumna terbrantii* Wallwork. Las especies del género *Hydrozetes* barrenan y se alimentan en los ‘tallos’ de las lentejillas de agua (*Lemna* spp.) (Walter and Proctor, 1999).

Sólo cinco especies de ácaros han sido liberadas para el control biológico de malezas (Briese and Cullen, 2001). Todas se han establecido al menos en una región y han contribuído al control de malezas (Julien y Griffiths, 1998; Olckers y Hill, 1999; Briese y Cullen, 2001; Coombs *et al.*, 2004). Tres de las cinco son de la familia Eri-

ophyidae. El potencial para el uso de esta familia en control biológico fue revisado por Gerson y Smiley (1990), quienes notaron que los eriofidos aunque son lentos, a menudo son altamente específicos en los hospederos de los que se alimentan. Las tres especies de Eriophyidae liberadas han suprimido a las malezas por controlar: *Aceria malherbae* Nuzzaci contra enredaderas (*Convolvulus* spp.), *A. hyperici* contra la hierba de San Juan (*H. perforatum*) y *Eriophyes chondrillae* (Canestrini) contra *Chondrilla juncea* L. Se ha propuesto al eriofido *Floracarus perrepae* Knihinicki & Boczek (Figura 5-7a,b) para ser liberado en el Viejo Continente contra el helecho trepador del Viejo Mundo *Lygodium microphyllum* (Cav.) R. Br. en la Florida (Goolsby *et al.*, 2004a). *Cecidophyes rouhollahi* Kraemer fue aprobado para liberación en Canadá con-



**Figura 5-7.** (a) El eriophíido *Floracarus perrepae* Knihinicki & Boczek, herbívoro asociado al helecho trepador del Viejo Mundo *Lygodium microphyllum* [Cav.] R. Br.; y (b) daño de *F. perrepae*. (Fotografías cortesía de John Goolsby, USDA-ARS)

tra *Galium aparine* L. y *Galium spurium* L. (Sobhian *et al.*, 2004) pero no se estableció en Alberta, probablemente debido a insuficiente resistencia al frío (McClay, com. pers.). El tetraníquido *Tetranychus lintearius* Dufour ha sido liberado para controlar a *Ulex europaeus* L. pero su efectividad fue reducida por fitoseídos generalistas. El oribátido *O. terebrantis*, el cual probablemente se liberó accidentalmente en los Estados Unidos, ha sido liberado deliberadamente en varios países contra el lirio acuático con poco efecto aunque se reporta que causa daño severo a dicha maleza en Sudáfrica (Hill y Cilliers, 1999).

## HONGOS PATÓGENOS COMO AGENTES DE CONTROL BIOLÓGICO DE PLANTAS

El interés en el uso de fitopatógenos como agentes de control biológico de malezas se desarrolló después de 1970, basado en varios proyectos anteriores, en los que patógenos introducidos controlaron malezas invasoras. En 1971 y posteriormente, cepas de la roya *Puccinia chondrillina* Bubak & Sydow fueron llevadas desde Europa hasta Australia, donde controlaron dos de tres formas genéticas de la hierba esqueleto *C. juncea*, una plaga en campos de trigo (Hasan y Wapshere, 1973; Hasan, 1981). Los fitopatógenos de interés para el control biológico clásico de plantas invasoras son las royas y los tizones.

### ROYAS (ORDEN UREDINALES)

Muchas especies de royas son patógenos altamente específicos de plantas vasculares. Las royas, llamados así por sus uredinosporas rojas, dispersadas por el aire, son parásitos obligados. Las esporas para uso en liberaciones deben ser producidas en plantas vivas. Debido a que es posible que una roya afecte sólo unas pocas especies y a veces sólo una, muchas royas son candidatas excelentes para el control biológico clásico. Once de los 18 casos de introducciones exitosas de hongos contra malezas exóticas, enlistados por Julien y Griffiths (1998), son royas. Los más importantes han sido el control de la hierba esqueleto (*C. juncea*) por *P. chondrillina*, las moras y sus parientes (*Rubus* spp.) con *Phragmidium violaceum* (Schultz) Winter y *Acacia saligna* (Labiillardière) Wendland por *Uromycladium tepperianum* (Saccado) McAlpine.

Proyectos adicionales se han enfocado en el uso de royas. *Puccinia myrsiphylli* (Thuem.) Wint. ha sido liberada en Australia contra la enredadera de la novia *Asparagus asparagoides* (L.) Druce, una plaga en áreas naturales (Kleinjan *et al.*, 2004). La roya ha afectado fuertemente a la maleza indicada en los sitios de liberación (Morin *et al.*, 2002). Además, nuevas cepas de la roya de la mora (*P. violaceum*) han sido liberadas en Australia para suprimir moras invasoras no cultivadas (*Rubus* sp.) (L. Morin, com. pers.; Bruzzese, 1995; Evans *et al.*, 2004).

### TIZONES (ORDEN USTILAGINALES)

Muchos tizones son patógenos obligados de plantas vasculares. Muchos de ellos infectan plantas hospederas sistemáticamente; tales infecciones debilitan a las plantas y pueden impedir la producción de semillas. Las esporas son oscuras y fácilmente dispersadas por el aire. Tienen altos niveles de especificidad de hospederos y son buenos candidatos para el control biológico de malezas. El tizón blanco *Entylooma ageratinae*

Barreto & Evans fue introducido a Hawaii (EU), donde controló exitosamente a *hamakua pamakani* (la flor de la bruma) *Aegeratina riparia* (Regel) King & Robinson (Trujillo, 1985).

## **PECES COMO AGENTES DE CONTROL BIOLÓGICO DE PLANTAS**

Al menos 30 especies de peces han sido investigados para el control biológico de plantas acuáticas (van Zon, 1977). Especies generalistas de las familias Cyprinidae (carpas), Cichlidae y Osphronemidae han sido usadas para el control de malezas no específicas en diques de irrigación o en estanques, donde se desea la eliminación parcial o total de todas las macrofitas. El riesgo de tales peces para causar daños a plantas y peces nativos es alto. Cada introducción debe ser considerada cuidadosamente, tomando en cuenta el potencial de dispersión subsecuente a otros cuerpos de agua por inundación o la relocalización casual que haga la gente. Aunque muchas especies han sido consideradas, en realidad sólo la carpa antes mencionada ha sido usada ampliamente y en gran escala (van der Zwerde, 1990). En algunas instancias, híbridos estériles o triploides estériles son usados para minimizar el riesgo de establecer poblaciones reproductivas del pez introducido.



## CAPÍTULO 6: DIVERSIDAD Y ECOLOGÍA DE PATÓGENOS DE ARTRÓPODOS

### PARTE I: DIVERSIDAD DE PATÓGENOS DE ARTRÓPODOS

Los patógenos de artrópodos incluyen bacterias, virus, hongos, nemátodos y protozoarios (Brady, 1981; Miller *et al.*, 1983; Maramorosch y Sherman, 1985; Moore *et al.*, 1987; Burge, 1988; Tanada y Kaya, 1993). Los protozoarios, sin embargo, han tenido poca importancia en control biológico, siendo principalmente debilitadores más que letales para sus hospederos. Los microsporidios, anteriormente considerados protozoarios y ahora ubicados taxonómicamente con los hongos, tienen importancia relevante como agentes de control biológico clásico pero existe preocupación por el posible daño por infecciones a colonias de agentes de control biológico de artrópodos.

Los patógenos son una parte importante del control natural. Epizootias espontáneas de patógenos ocurren a veces en las poblaciones de plagas (Fuxa y Tanada, 1987) como, por ejemplo, las epidemias virales y fungosas que periódicamente diezman las larvas de la polilla gitana *Lymatria dispar* (L.) en Norteamérica (Gillock y Hain, 2001/2002). El uso de patógenos en control biológico clásico o aumentativo inoculativo ha incluido programas contra el escarabajo rinoceronte *Oryctes rhinoceros* (L.) en cocoteros de islas del Pacífico por un virus introducido de *Oryctes*, el control de la mosca sierra de la picea *Gilpinia hercyniae* (Hartig) en Canadá por un baculovirus, y el de la avispa de la madera *Sirex* por el nemátodo *Deladenus (Beddingia) siricidicola* (Bedding) en Australia. Aunque aun son escasos, los casos en que los patógenos de artrópodos son utilizados en control biológico clásico pueden incrementarse en el futuro.

La mayoría de la investigación sobre el uso de patógenos para control biológico, sin embargo, se ha enfocado en formular microorganismos para aplicación específica del sitio como bioplaguicidas (Cherwonogrodzky, 1980; Federici, 1999, 2007). Aquí se considera la biología de los grupos de patógenos mas importantes y los factores que afectan su dinámica de transmisión en el control natural. En los Capítulos 23 y 24 se discute el potencial de los patógenos de artrópodos como bioplaguicidas.

## PATÓGENOS BACTERIANOS DE ARTRÓPODOS

De los varios grupos de patógenos, las bacterias son las que han tenido más éxito en su uso comercial. Las bacterias sirven para este uso porque varias especies importantes pueden crecer en medios de fermentación y no requieren de métodos caros de cultivo. El mayor énfasis lo ha tenido *Bacillus thuringiensis* Berliner, la cual tiene al menos 65 subespecies y muchos miles de aislamientos. *Bacillus thuringiensis* es un complejo de subespecies que comúnmente se encuentra en habitats como suelo, hojarasca, heces de insectos y dentro de intestinos de insectos (Federici, 2007). Algunos productos de *B. thuringiensis* contienen bacterias vivas y proteínas tóxicas asociadas. El interés en *B. thuringiensis*, combinado con desarrollos en biología molecular, condujo a la producción de cultivos transgénicos (especialmente algodón y maíz) que expresan suficientes toxinas Bt para proteger a las plantas de las plagas clave. Mientras las bacterias como bioplaguicidas han permanecido como productos locales, las plantas transgénicas Bt han transformado el control de plagas en algunos cultivos (ver Capítulo 21). Para un breve recuento histórico acerca del desarrollo de cultivos Bt, ver Federici (2005).

Aunque muchas especies de bacterias pueden causar enfermedades en artrópodos, las que no forman esporas latentes (como las especies de *Pseudomonas*, *Aerobacter*, *Cloaca* o *Serratia*), usualmente causan la enfermedad sólo cuando el hospedero está fisiológicamente estresado. Sin embargo, una especie – *Serratia entomophila* Grimmont, Jackson, Ageron & Noonan, el agente causante de la enfermedad ámbar – ha sido desarrollado como bioplaguicida y es vendido en Nueva Zelanda para el control del escarabajo plaga de los pastos *Costelytra zealandica* (White), bajo el nombre de Invade (Jackson, 1990). Las formulaciones granulares de esta bacteria permanecen activas en suelos inoculados hasta por cinco meses (O’Callaghan y Gerard, 2005).

Las bacterias que forman esporas pueden infectar más fácilmente a hospederos sanos, después de la ingestión de esporas. Especies como *B. thuringiensis*, *Bacillus sphaericus* Neide y *Paenibacillus popilliae* (Dutky) (antes en *Bacillus* [Pettersson *et al.*, 1999]) son, en orden de importancia decreciente, los patógenos que han sido más investigados para su posible uso como bioplaguicidas.

*Paenibacillus popilliae* es un patógeno del escarabajo japonés *Popillia japonica* Newman y de otros escarabajos del césped. Las infecciones de este patógeno son llamadas “enfermedades lechosas” debido al color blancuzco de la hemolinfa de los hospederos enfermos. A pesar de la importancia de las plagas a controlar con este patógeno, *P. popilliae* ha fallado generalmente como bioplaguicida comercial (aunque todavía está disponible comercialmente) porque no produce esporas fácilmente cuando se cultiva en medios de fermentación (Lüthy, 1986). Ya que las esporas son el estado usado en productos bioplaguicidas, esto ha evitado la producción comercial económica. La ineficiencia en la producción masiva, combinada con un bajo nivel de eficacia después de la aplicación, ha disminuido el interés en este patógeno, reflejado en el hecho de que sólo 14 artículos de investigación fueron localizados en la base de datos de la CAB Internacional bajo dicho nombre entre 1999 y 2004.

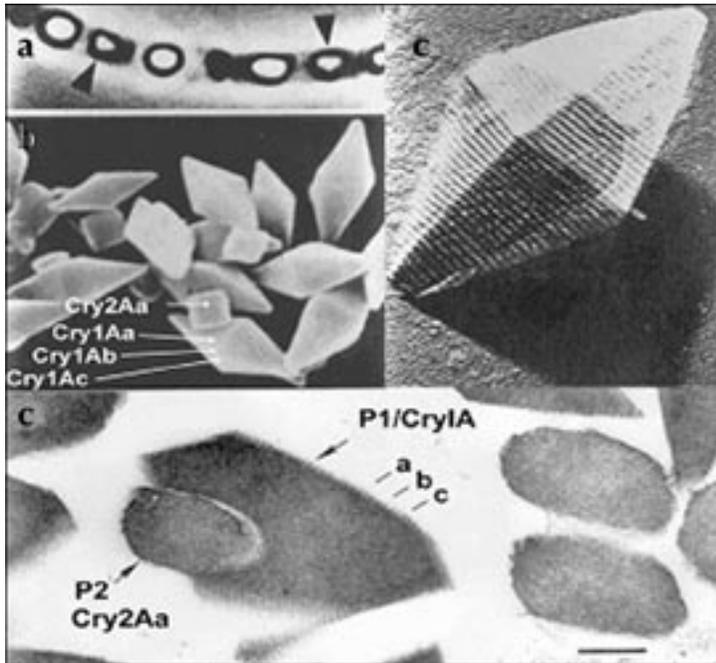
La segunda especie, *B. sphaericus*, es de interés porque mata larvas de mosquitos, tal como lo hace una subespecie de *B. thuringiensis* (*B.t. israelensis*, ver más adelante) (Singer,

1990; Baumann *et al.*, 1991; Charles *et al.*, 1996). Esta especie puede ser producida por fermentación, su actividad insecticida se debe a las toxinas cristalinas que son liberadas cuando el insecto digiere las esporas que ha ingerido con su alimento. El rango de hospederos de esta bacteria está limitado a unos pocos géneros de mosquitos (Wraight *et al.*, 1981; Singer, 1987; Osborne *et al.*, 1990). Los genes que codifican por la toxina han sido identificados y transferidos a otras bacterias (Baumann [P.] *et al.*, 1987, Baumann [L.] *et al.*, 1988; Baumann y Baumann, 1989). Los genes de *B. sphaericus* han sido usados para producir organismos recombinantes que expresan toxinas de esta especie y de *B. thuringiensis* (Park *et al.*, 2003, 2005). *Bacillus sphaericus*, ya sea sola o en combinación con otros materiales, sigue siendo de interés para el control de *Culex* spp. y de mosquitos que se crían en agua contaminada. Un producto comercial (VectoLex) está siendo probado (Shililu *et al.*, 2003; Brown *et al.*, 2004). El trabajo está enfocado en (1) buscar cepas más letales, (2) desarrollar métodos de cultivo más baratos para disminuir los costos de producción (Poopathi *et al.*, 2003), (3) manejar el desarrollo de la resistencia de los mosquitos (Park *et al.*, 2005) y (4) probar en campo los productos formulados. En general, este patógeno parece tener un nicho potencial como mosquitocida y la investigación sobre su avance como plaguicida continúa, como lo evidencian 225 artículos citados en CAB Internacional entre 1999-2004.

*Bacillus thuringiensis* es el patógeno bacteriano de artrópodos más extensamente comercializado (Figuras 6-1, 6-2) (Beegle y Yamamoto, 1992; Entwistle *et al.* 1993; Whalon y Wingerd, 2003). Quizás tantos como 50,000 aislamientos han sido colectados, de los cuales 65 serotipos (basados en antígenos flagelares) han sido reconocidos y recibido nombre a nivel de subespecies. La mayoría de estos serotipos afectan larvas de lepidópteros, algunos como por ejemplo *B. t. kurstaki* han sido usados contra varios lepidópteros plaga de frutas, hortalizas y bosques. La subespecie *israelensis* es efectiva contra larvas de dípteros, incluyendo mosquitos, jejenes, moscas de las alcantarillas y micetofílidos (de Barjac, 1978; van Essen y Hembree, 1980; Mulla *et al.*, 1982). La subespecie *B. t. tenebrionis* infecta larvas de crisomélidos como el escarabajo de la papa de Colorado *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Herrnstadt *et al.*, 1987). Los insectos que ingieren esporas de *B. thuringiensis* mueren por el efecto combinado del envenenamiento por toxinas y la multiplicación de las bacterias. Los bioplaguicidas que contienen este patógeno son importantes en agricultura orgánica y en manejo integrado de plagas, por su compatibilidad con parasitoides y depredadores. El uso total, sin embargo, sigue siendo menor al compararlo con los insecticidas convencionales en los cultivos (Whalon y Wingerd, 2003).



**Figura 6-1.** Larvas de la polilla india de la harina (*Plodia interpunctella* Hübner) (oscuras) muertas por la bacteria *Bacillus thuringiensis* Berliner, contrastando con una sana (blanca). (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)



**Figura 6-2.** Microfotografías de células y toxinas de *Bacillus thuringiensis*: (a) células con esporas; (b) cristales purificados Cry1 y Cry2; (c) vista aumentada del cristal tipo proteína Cry1; y (d) vista de cristal (P2) cuboidal incrustado Cry2A en el cristal piramidal (P1). Barra en D = 200 nm. (Reimpresas con permiso de Springer, con modificación del pie de figura, de Federici, 2007: microfotografía en (C) por C. L. Hannay.)

Los genes Bt, sin embargo, han sido usados para producir variedades de cultivos resistentes a plagas (Vaeck *et al.*, 1987) y su adopción por el productor ha sido extensa. En 2006, aproximadamente el 50% de todo el algodón y del maíz sembrado en los Estados Unidos fueron variedades Bt. Altas tasas de uso similares también ocurren en algunos otros países (James, 2002; Shelton *et al.*, 2002). Cuando las toxinas Bt expresadas por la planta controlan plagas clave, el uso de plaguicidas disminuye, permitiendo mucha mayor sobrevivencia de enemigos naturales en el cultivo (Dively y Rose, 2003; Naranjo y Ellsworth, 2003) (ver Capítulo 21). Es posible que se presente resistencia a las toxinas Bt, liberadas como aspersión de bioplaguicida o por plantas transgénicas (Tabashnik *et al.*, 1990) y por tanto el monitoreo y manejo para retrasar la resistencia son aspectos importantes del uso de las toxinas de este patógeno. También se han originado problemas sociales más amplios por el uso de los cultivos Bt (Gray, 2004).

## PATÓGENOS VIRALES DE ARTRÓPODOS

De las varias familias de virus de insectos (Entwistle, 1983; Moore *et al.*, 1987; Tanada y Kaya, 1993), sólo Baculoviridae (Granados y Federici, 1986) (con una excepción) es importante como bioplaguicida o como causante de epizootias naturales (Figuras 6-3, 6-4). Los baculovirus usualmente matan a sus hospederos y se sabe que sólo infectan



**Figura 6-3.** Larva de la polilla tigre de manchas plateadas *Lophocampa argentata* (Pack.) muerta por un baculovirus, colgando en la posición cabeza abajo que facilita la contaminación del follaje con virus del cadáver en desintegración. (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library)



**Figura 6-4.** Microfotografía de nucleopoliedrovirus en tejido de la hipodermis del gusano soldado *Spodoptera exigua* (Hübner). (Fotografía cortesía de J. V. Maddox; reimpresa de Van Driesche, R. G. and T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso)

insectos (Payne, 1986). Esta familia contiene a los nucleopoliedrovirus (NPV por su sigla en inglés) y a los granulovirus (GV por su sigla en inglés). Los virus no oclusivos (p. ej., el virus de *Oryctes*), anteriormente colocados en Baculoviridae, ahora no tienen clasificación (Jackson *et al.*, 2005). Para información sobre aspectos moleculares del ciclo de infección del baculovirus y la organización de su genoma, ver Blissard y Rohrmann (1990).

Un rol de los baculovirus en el control biológico es que como patógenos naturales, causan ciclos periódicos de enfermedad. Tales patógenos podrían ser especies nativas locales o virus introducidos dirigidos a una especie invasora. Fuxa (1990) enlistó 15 casos en

que los baculovirus fueron introducidos y establecidos exitosamente contra insectos plaga invasores. El nivel de control, sin embargo, raramente es alto, a menos que los niveles de virus sean aumentados artificialmente. Unas pocas introducciones de virus han controlado a las plagas. Un nucleopoliedrovirus de la mosca sierra invasora *G. hercyniae* suprimió permanentemente a la plaga después de que el virus fue introducido accidentalmente al este de Canadá (Balch y Bird, 1944). Más deliberadamente, la introducción intencional de un virus no oclusivo del escarabajo del coco *Oryctes rhinoceros* (L.) suprimió a la plaga en palmas de coco por casi cuatro años en islas del Pacífico sur pero requiere un manejo continuo para mantener su eficacia (Zelazny *et al.*, 1990; Mohan y Pillai, 1993).

Los baculovirus también pueden ser formulados como bioplaguicidas. Sin embargo, ya que todos los virus son parásitos obligados, deben ser criados en insectos vivos o en cultivos de células de insectos. Consecuentemente, pocos virus han tenido éxito como productos comerciales porque los costos de producción son altos y el uso del producto está limitado por una alta especificidad del hospedero. En la ausencia de productos provechosos producidos por negocios privados, algunos bioplaguicidas virales han sido producidos con fondos públicos. En Brasil, el apoyo del gobierno condujo al desarrollo del virus de la nucleopoliedrosis del defoliador de la soya *Anticarsia gemmatalis* Hübner (Moscardi, 1983, 1999); este bioplaguicida ha sido adoptado por algunos productores de soya (Corrêa-Ferreira *et al.*, 2000).

## PATÓGENOS FUNGOSOS DE ARTRÓPODOS

Los hongos pueden ser agentes del control biológico clásico, bioplaguicidas o parte del control natural a través de las epidemias que periódicamente causan en algunos artrópodos (Goh *et al.*, 1989; Carruthers y Hural, 1990). Los hongos tienen poca importancia en el control biológico por conservación porque las manipulaciones para crear epidemias por hongos, con demanda en localidades específicas, generalmente no son prácticas o no están disponibles.

Los casos exitosos de control biológico clásico de insectos usando hongos introducidos han sido pocos. El hongo *Zoophthora radicans* (Brefeld) Batko de Israel fue introducido en Australia para ayudar en la supresión del áfido *Therioaphis trifolii* (Monell) f. *maculata* (Milner *et al.*, 1982). La introducción accidental del hongo asiático *Entomophaga maimaiga* Humber, Shimazu & Soper en el noreste de los Estados Unidos causó alta mortalidad de las larvas de la polilla gitana (Webb *et al.*, 1999) y se cree que ha mantenido a la plaga bajo control, al menos en Nueva Inglaterra (EU), desde 1990.

La mayoría de la investigación con hongos como agentes del control biológico se ha enfocado en los esfuerzos para desarrollarlos como bioplaguicidas (Ferron, 1978; Gillespie, 1988; Bateman and Chapple., 2001; Bateman, 2004). El desarrollo exitoso de micoinsecticidas ha sido frustrado por los rangos estrechos de hospederos y por la pobre germinación de las conidias después de la aplicación (Moore y Prior, 1993). Un producto para controlar a la langosta africana del desierto *Schistocerca gregaria* Forskal y a otros saltamontes plaga ha sido desarrollado basado en *Metarhizium flavoviride* Gams (= *M. anisopliae* var. *acridum*). Este producto ha sido promovido por grupos de ayuda internacional como una solución ambientalmente más segura para controlar langostas en

África; también ha sido probado en Asia y Suramérica con altos niveles de mortalidad de saltamontes en pruebas de campo (Li *et al.*, 2000; Magalhães *et al.*, 2000; Zhang *et al.*, 2000). Una especie australiana de *Metarhizium* (Green Guard®) está registrada actualmente para usarla en Australia contra langostas (Lawrence, 2006).

En algunos casos, los micoplaguicidas aplicados actúan como agentes de control biológico clásico, reproduciéndose a niveles suficientemente altos para continuar causando mortalidad a niveles significativos por varios años, sin tener que repetir la aplicación. Éste es el caso, por ejemplo, con *Beauveria brongniartii* (Saccardo) Petch, el cual fue aplicado en pastizales y huertos de Suiza para controlar al escarabajo *Melolontha melolontha* L. Este hongo ha sido detectado en el suelo 14 años después de la aplicación (Enkerli *et al.*, 2004), por lo que se creyó que contribuyó al éxito del producto en el control de la plaga (Zelger, 1996).

Más de 400 especies de hongos que infectan insectos han sido reconocidas (Hall y Papierok, 1982). Su taxonomía está incluida en Brady (1981) y McCoy *et al.* (1988) mientras que su biología, patología y uso en control de plagas es discutida en Steinhaus (1963), Müller-Kögler (1965), Ferron (1978), Burges (1981a), McCoy *et al.* (1988), Tanada and Kaya (1993) y Khetan (2001). La mayoría de la atención se ha enfocado alrededor de 20 especies (Zimmermann, 1986) de 12 géneros (Roberts y Wraight, 1986). Incluyen a *Lagenidium* (considerado ahora no un hongo verdadero sino un miembro del Reino Straminipila), *Entomophaga*, *Neozygites*, *Entomophthora*, *Erynia*, *Aschersonia*, *Verticillium*, *Nomuraea*, *Hirsutella*, *Metarhizium*, *Beauveria* y *Paecilomyces* (hongos verdaderos, del Reino Eumycota).

#### LAGENIDIUM (REINO STRAMINIPILA)

Los miembros de este género infectan larvas de mosquitos y no requieren de un hospedero alternante para completar su ciclo de vida. *Lagenidium giganteum* Couch está registrado como un producto de control de plagas en los Estados Unidos.

#### ENTOMOPHAGA, ENTOMOPHTHORA, NEOZYGITES, Y ERYNIA

Los hongos de este grupo (todos Entomophthoraceae) son importantes como patógenos que ocurren naturalmente pero que no esporulan bien en medios de fermentación y no son usados como bioplaguicidas. Los hospederos incluyen larvas de lepidópteros, escarabajos, áfidos y ácaros. Para conocer su taxonomía y biología, ver MacLeod (1963), Waterhouse (1973), Remaudière y Keller (1980), Humber (1981), Ben-Ze'ev *et al.* (1981) y Wolf (1988).

#### HONGOS IMPERFECTOS (=DEUTEROMYCOTA)

Las especies de *Aschersonia*, *Verticillium*, *Nomuraea*, *Hirsutella*, *Metarhizium*, *Beauveria* y *Paecilomyces* pertenecen a los Hongos Imperfectos. Éste es un grupo artificial de especies cuyas formas sexuales (la base para la clasificación de hongos) no han sido encontradas o que por otras razones no pueden ser colocados con confianza en otros grupos de hongos. *Hirsutella thompsonii* Fisher es un patógeno bien estudiado de ácaros eriofidos (McCoy, 1981). *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin tiene



**Figura 6-5.** Adulto del picudo del arroz, *Sitophilus oryzae* (L.), en vista lateral, con hifas de *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin emergiendo del cadáver. (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

un amplio rango de hospederos (**Figura 6-5**) y actualmente está registrado como plaguicida en los Estados Unidos (de Hoog, 1972). *Beauveria brongniartii* está registrado en Suiza contra escarabajos. Se han desarrollado especies de *Metarhizium* para controlar langostas. Especies de *Paecilomyces*, *Verticillium* y *Aschersonia* han sido estudiadas como patógenos de moscas blancas, áfidos y escamas.

## NEMÁTODOS QUE ATACAN ARTRÓPODOS

De las más de 30 familias de nemátodos, nueve tienen potencial para el control biológico de insectos. Existen dos casos en los que los nemátodos introducidos han suprimido un insecto invasor. En Australia, el faenopsitilénquido *D. siricidicola*, introducido desde Nueva Zelanda, logró el control efectivo de la avispa europea de la madera *Sirex noctilio* (Fabricius), una plaga importante en plantaciones de pinos (Bedding, 1984). En Florida, el esteinernemátido *Steinernema scapterisci* Nguyen & Smart fue importado para el control en pastos del grillo topo invasor *Scapteriscus* (Parkman *et al.*, 1993, 1996).

Además de dichos casos, casi todo el interés en nemátodos para control biológico de insectos ha sido en la producción comercial de esteinernemátidos y heterorhabditidos para ser usados como bioplaguicidas (Gaugler y Kaya, 1990; Kaya, 1993; Grewal *et al.*, 2005; Adams *et al.*, 2006). Estos nemátodos albergan bacterias simbióticas aptas para matar rápidamente al hospedero (Kaya, 1985; Burnell y Stock, 2000).

### STEINERNEMATIDAE Y HETERORHABDITIDAE

Muchas especies de *Steinernema* y *Heterorhabditis* (**Figuras 6-6, 6-7**) han sido comercializadas como bioplaguicidas (Gaugler y Kaya, 1990; Kaya, 1993; Kaya y Gaugler, 1993; Tanada y Kaya, 1993; Bullock *et al.*, 1999; Koppenhöfer y Fuzy, 2003). Estas familias de nemátodos han sido usadas como agentes de control comercial de plagas porque tienen los siguientes atributos (Poinar, 1986):

- amplio rango de hospederos
- habilidad para matar al hospedero en menos de 48 horas



**Figura 6-6.** Nemátodos *Steinernema carpocapsae* (Weiser) emergiendo de un hospedero muerto en el agua. (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)



**Figura 6-7.** Acercamiento de un nemátodo *Steinernema* sp. (Fotografía cortesía de R. Gaugler; reimpressa de Van Driesche, R. G. and T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

- capacidad para crecer en medios artificiales
- un estado infeccioso durable capaz de ser almacenado
- carencia de resistencia del hospedero
- seguridad aparente para el ambiente

Estos nemátodos invaden hospederos a través de aberturas naturales (boca, espiráculos, ano) o hieren y penetran el hemocele. Bacterias de los géneros *Xenorhabdus* o *Photorhabdus* son liberadas y matan rápidamente al hospedero. Entonces, los nemátodos se desarrollan saprofiticamente en el cadáver. Ver Lewis *et al.* (2006) para una revisión de la ecología y conducta de estos nemátodos, en relación con su uso en el control de plagas, y a Grewal *et al.* (2006) para información sobre la quimorrecepción de los nemátodos y su biología en relación al calor y la sequía. Gaugler y Kaya (1990) y Kaya y Gaugler (1993) proporcionan información sobre la cría de estos nemátodos y su uso para control de plagas. Solamente son efectivos en ambientes húmedos, tales como el



**Figura 6-8.** Las larvas de Scarabaeidae infestadas con nemátodos *Heterorhabditis* sp. cambian a un color rojo característico, en contraste con el color crema de las no infestadas (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

suelo o follaje húmedo en climas tropicales. Las especies de Heterorhabditidae hacen que los cadáveres hospederos cambien a rojo brillante (**Figura 6-8**). Para algunas especies, se han establecido mercados comerciales y desarrollado sistemas de producción a gran escala (Kaya, 1985; Gaugler y Kaya, 1990).

### PHAENOPSITYLENCHIDAE

El nemátodo *D. siricidicola* fue introducido de Nueva Zelanda a Australia, donde contribuyó sustancialmente a la supresión de una plaga primaria de plantaciones de coníferas, la avispa europea de la madera *S. noctilio* (Bedding, 1984). El nemátodo infecta larvas pero no mata al hospedero. Después invade los ovarios de la avispa adulta y destruye los huevos. Sin embargo, la avispa continúa ovipositando pero en lugar de huevos, deposita nemátodos en nuevos árboles, diseminando al nemátodo.

## PARTE II. ECOLOGÍA DE PATÓGENOS DE ARTRÓPODOS

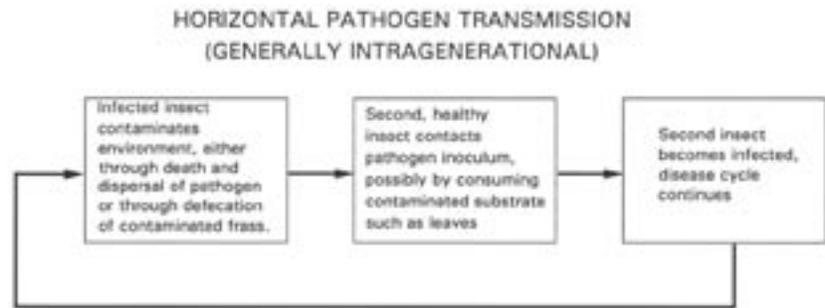
### CICLO DE VIDA GENERALIZADO DE PATÓGENOS DE ARTRÓPODOS

Para entender el valor de cualquier patógeno como parte del control natural que afecta a una plaga, se debe entender la biología del patógeno. Para completar sus ciclos de vida exitosamente, la mayoría de los patógenos debe contactar a un hospedero, poder entrar a su cuerpo, reproducirse dentro de uno o más tejidos del hospedero y emitir algún estado de vida que subsecuentemente contacte e infecte nuevos hospederos. La forma en que un patógeno en particular hace estas cosas, influenciará fuertemente los tipos de hospederos que infecte y el impacto que tendrá en la densidad promedio del hospedero. Aquí se discuten estos procesos y se comparan entre diferentes grupos de patógenos. Cuando son usados como bioplaguicidas, algunos aspectos de la biología del patógeno como la eficiencia de transmisión, pasan a ser menos importantes.

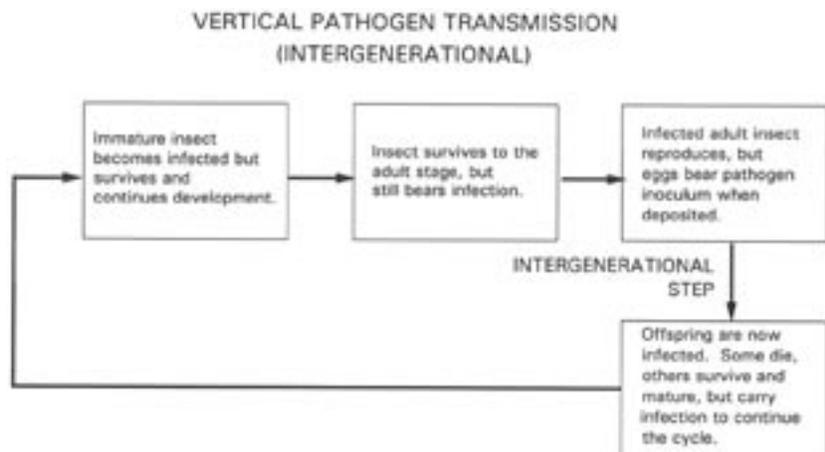
### CONTACTO CON EL HOSPEDERO

La mayoría de los patógenos de artrópodos carecen de un estado móvil (excepto los nemátodos y los mohos acuáticos como *Lagenidium* spp.). Por tanto, el contacto con el hospedero depende de la oportunidad de los encuentros con los hospederos y las esporas u otro estado infeccioso que es transportado por el viento, la lluvia u otros organismos. La eficiencia del contacto entre un patógeno y sus hospederos es determinada por los patrones espaciales del estado infeccioso y por el del hospedero, y la sobrevivencia del estado infeccioso a través del tiempo. Los cuerpos de inclusión de los nucleopoliedrovirus en los cadáveres de larvas de la polilla gitana enferma (*L. dispar*), por ejemplo, son liberados cuando los cadáveres se rompen. Los cuerpos de inclusión de los virus están concentrados inicialmente cerca del sitio de la muerte del hospedero pero después se distribuyen sobre el follaje cercano (especialmente en el follaje directamente debajo de los cadáveres de los hospederos) debido a la lluvia (Woods y Elkinton, 1987). Similarmente, el viento redistribuye las conidias fungosas que inicialmente estaban concentradas cerca de los cadáveres de los hospederos hacia nuevas localidades por todo el habitat.

La dispersión de los patógenos entre un grupo de hospederos es llamada *transmisión horizontal* (Figura 6-9). Unos pocos patógenos son transmitidos entre generaciones de hospederos de la madre a su descendencia (*transmisión vertical*) (Figura 6-10), un proceso que elimina la necesidad de contactar nuevos hospederos al



**Figura 6-9.** La transmisión horizontal de patógenos ocurre entre miembros de la misma generación, usualmente por el contacto físico con cadáveres o heces de individuos infectados. (Fotografía cortesía de J. V. Maddox; reimpresión de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)



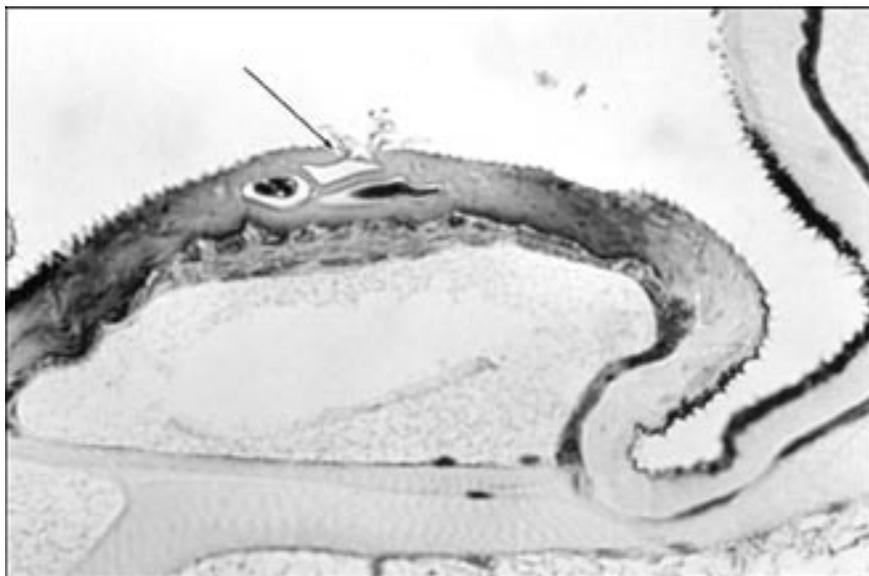
**Figura 6-10.** La transmisión vertical de patógenos ocurre entre miembros de dos generaciones seguidas, usualmente de la madre a su descendencia, a través de los huevos. (Fotografía cortesía de J. V. Maddox; reimpresión de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

azar. Algunos patógenos son aptos para buscar activamente a sus hospederos. Algunos nemátodos entomopatógenos usan señales químicas como el  $\text{CO}_2$  y las heces de los hospederos para detectarlos (Ishibashi y Kondo, 1990) y después se mueven hacia ellos nadando en el agua entre las partículas del suelo. Similarmente, las zoosporas móviles de las especies acuáticas de *Lagenidium* nadan activamente hacia sus hospederos (en respuesta a compuestos químicos emitidos por ellos) o hacia la luz (que los lleva a la superficie del agua, donde se encuentran las larvas de los mosquitos) (Carruthers y Soper, 1987).

## PENETRACIÓN AL HOSPEDERO

Una vez el patógeno ha contactado al hospedero, debe penetrar su cuerpo y alcanzar los tejidos susceptibles. La cutícula del artrópodo le brinda protección contra muchos patógenos. La mayoría de las bacterias y los virus no pueden cruzar la cutícula externa y deben entrar a los artrópodos a través de la capa delgada del intestino medio, después de haber sido ingeridos. El consumo de alimento que está contaminado por patógenos es una ruta importante de contagio para los artrópodos masticadores. Los artrópodos succionadores, en contraste, escapan a la exposición de dicha contaminación al alimentarse de los fluidos internos de la planta, los que están relativamente libres de microbios entomopatógenos. Como consecuencia, los insectos chupadores como los áfidos son menos afectados por patógenos como bacterias y virus que deben entrar al hospedero por ingestión.

En contraste, algunos nemátodos y hongos son más aptos para penetrar el integumento del insecto. Los nemátodos esteinernemátidos y heterorhabdítidos pueden entrar a los hospederos a través de heridas o de los espiráculos, usando presión mecánica y enzimas. Los heterorhabdítidos también pueden cortar el integumento con una estructura como un diente. Los nemátodos *Deladenus* usan un estilete para entrar al hospedero. Los hongos usan estructuras especiales llamadas hifas de penetración para ejercer presión mecánica sobre la cutícula, junto con la producción de enzimas capaces de digerir la quitina de la cutícula (**Figura 6-11**).



**Figura 6-11.** Microfotografía de la penetración de la cutícula de la mosca sierra del pino *Diprion similis* (Hartig) por la hifa de un hongo (flecha). (Fotografía cortesía de M. G. Klein publicada por Klein y Coppel [1973] *Annals of the Entomological Society of America* 66:1178-1180; reimpresa de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

## REPRODUCCIÓN DENTRO DEL HOSPEDERO

Cuando el patógeno ha penetrado al hospedero, debe reproducirse en un tejido susceptible. Algunos patógenos pueden hacerlo en virtualmente todos los tejidos pero otros requieren tejidos específicos. El virus no oclusivo de *Oryctes*, por ejemplo, se reproduce principalmente en el cuerpo graso y en el epitelio del intestino medio. El rango de tejidos que un patógeno puede infectar influye en la cantidad de estados infecciosos del patógeno que pueden producirse por hospedero. Los patógenos que infectan todos los tejidos pueden ser más económicos de cultivar que los que causan infecciones más selectivas.

Algunos patógenos como los baculovirus que son parásitos obligados de células vivas, sólo se reproducen mientras el hospedero todavía está vivo. En contraste, los nemátodos esteinernemátidos y heterorhabdítidos son principalmente saprófitos y la mayor parte de su reproducción ocurre después de que los hospederos han muerto por las bacterias simbióticas asociadas. Consecuentemente, los nemátodos son aptos para usar la mayoría de los tejidos del hospedero para su reproducción.

## ESCAPE DESDE EL HOSPEDERO MUERTO

Para completar su ciclo de vida, un patógeno debe escapar del viejo hospedero y encontrar nuevos. En el caso especial de la transmisión vertical (de la madre a su descendencia), el patógeno contacta nuevos hospederos cuando la madre contamina sus propios huevos. Usualmente, sin embargo, el patógeno debe abandonar el hospedero muerto, entrar a un ambiente más grande y de alguna manera, contactar un nuevo hospedero. Si un patógeno mata a su hospedero, la descendencia del patógeno puede escapar del cadáver cuando se descompone, tal como ocurre cuando las larvas de lepidópteros muertas por virus se ablandan y caen en pedazos. La descendencia de los hongos entomopatógenos (conidias) escapa de los cadáveres de los hospederos cuando hifas especiales (conidióforos) crecen a través de la cutícula del cadáver y producen conidias dispersadas por el aire. La liberación de las conidias de algunas especies de hongos es pasiva pero otros las descargan en forma eruptiva. Los nématodos pueden dejar los hospederos en varias formas, dependiendo del grupo de nemátodos. En los esteinernemátidos y los heterorhabdítidos, tanto los jóvenes como los adultos pueden nadar y alejarse de los cadáveres en el agua entre las partículas del suelo. En otros grupos, los nemátodos pueden ser dispersados a través del tracto reproductivo del hospedero durante los intentos de oviposición de los hospederos infectados.

## RESERVAS Y ESTADOS DE DESCANSO DE LOS PATÓGENOS

Enseguida de la liberación de los patógenos infecciosos al medio ambiente, la continuidad de la población del patógeno depende del contacto con nuevos hospederos. Ya que la presencia del hospedero en tiempo y espacio puede ocurrir sólo en algunas áreas y ser impredecible, los patógenos requieren de adaptaciones para la dispersión y la persistencia. La dispersión en el medio ambiente es llevada a cabo principalmente por el viento y la lluvia, el contacto con el hospedero generalmente es casual. Los encuentros al azar con nuevos hospederos son más probables si los hospederos están

congregados. Insectos como las moscas blancas, áfidos y larvas de lepidópteros u otros insectos que tienen brotes de población de alta densidad, son especialmente favorables para la transmisión de la enfermedad. Los insectos reproducidos en colonias en laboratorios o en crías comerciales, a menos que se críen individualmente, también son especialmente susceptibles a la propagación de la enfermedad, debido a la proximidad de los individuos y a la alta densidad poblacional.

Cuando los hospederos son escasos en el tiempo o espacio, la supervivencia del patógeno requiere que tenga algún estado durable que pueda persistir por períodos bastante largos. Esto incrementa la posibilidad de que algunos patógenos eventualmente puedan contactar hospederos. Las esporas de las especies de *Bacillus* y los cuerpos oclusivos de los baculovirus son ejemplos de estados durables del patógeno. Dichos estados terminan en el suelo, donde persisten. La lluvia puede salpicar el suelo sobre el follaje, lo que mueve algunas esporas o virus de regreso al follaje, dando una oportunidad para que los nuevos hospederos ingieran patógenos.

## EPIDEMIOLOGIA: ¿QUÉ CONDUCE A LOS BROTES DE ENFERMEDADES?

Las epizootias son brotes de enfermedad en una población animal y son parte del control natural. Las epizootias de baculovirus y de hongos entomopatógenos son comunes mientras que las de bacterias como *B. thuringiensis* son raras. La probabilidad de que ocurra una epizootia está influenciada por las características del hospedero y del patógeno, la densidad de población y distribución del hospedero, y las condiciones ambientales como la temperatura, lluvia y humedad. El estudio de cómo afectan dichos factores a los brotes de enfermedades se llama *epizootiología* (ver Fuxa y Tanada, 1987 para una discusión de la epizootiología de enfermedades de insectos). Enseguida se describen las características del hospedero, del patógeno o del medio ambiente que conducen a una epizootia. Sin embargo, cuando los patógenos son usados como bioplaguicidas, aplicados en grandes cantidades donde se necesitan, la dinámica natural es remplazada por condiciones impuestas artificialmente y entonces aún algunos patógenos con dinámica de transmisión pobre (como *B. thuringiensis*) pueden ser útiles como bioplaguicidas.

### CARACTERÍSTICAS DEL HOSPEDERO QUE INFLUYEN EN LA TASA DE ENFERMEDAD

Entre los factores del hospedero que pueden afectar el desarrollo de una epizootia están su densidad, distribución espacial, salud, edad, estatus de la muda y comportamiento. Ya que el estado de dispersión de un patógeno, como las conidias fungosas o los cuerpos de oclusión virales, disminuyen en abundancia como el cubo de la distancia desde el hospedero previamente infectado más cercano, las tasas de contacto con nuevos hospederos son más altas cuando los hospederos están cerca. La transmisión de la enfermedad aumenta cuando los insectos están en colonias reproductivas (como los áfidos) o en grupos (como los gusanos de bolsa) o presentan distribución espacial significativamente agregada (como las moscas blancas). Para insectos masticadores como las larvas de lepidópteros, la transmisión horizontal se facilita por el contacto con heces o fragmentos de cadáveres de hospederos, lo cual es más posible en altas densidades de dichas larvas, como en las explosiones de población de la polilla gitana.

La salud de los hospederos también afecta la transmisión del patógeno porque los hospederos estresados por otros patógenos o por la pobre nutrición por condiciones físicas adversas, a menudo son menos resistentes a la infección. Los individuos enfermos también pueden aumentar la dispersión del patógeno al efectuar comportamientos inusuales. Los individuos infectados frecuentemente mueren en posiciones relativamente altas en su planta hospedera o en el habitat. Algunas larvas de lepidópteros infectadas con virus migran hacia arriba (quizá como respuesta al hambre) y mueren en las puntas de las ramas, una conducta que posiciona al cadáver para contaminar el follaje inferior conforme el cadáver se desintegra.

Similarmente, la edad y estatus de la muda afecta la susceptibilidad a la infección. Las larvas jóvenes de lepidópteros a menudo son más susceptibles a *B. thuringiensis* y a los virus. Los insectos recién mudados, en los que la cutícula es todavía más bien delgada, son más susceptibles a los hongos. Por el contrario, la muda puede evitar la infección en algunos insectos, si las conidias son esparcidas sobre la cutícula seca antes de penetrar al hospedero.

#### CARACTERÍSTICAS DEL PATÓGENO QUE INFLUYEN EN LA TASA DE ENFERMEDAD

Las características del patógeno que influyen en la tasa de enfermedad incluyen la infectividad, virulencia, producción de toxinas, naturaleza del ciclo de vida del patógeno así como la densidad, distribución y persistencia del estado de dispersión del patógeno. El genotipo del patógeno influye en la infectividad y virulencia en un hospedero dado. La infectividad es la habilidad del patógeno para penetrar el cuerpo del hospedero y la virulencia es la habilidad para causar la enfermedad, ya dentro del hospedero. Los patotipos varían significativamente con respecto a cuál especie hospedera puede ser atacada con éxito. En los hongos, las cepas pueden variar en el nivel de las enzimas producidas por la penetración de las hifas, cambiando su infectividad con el hospedero. En *B. thuringiensis*, los aislados difieren en los tipos y cantidades de las toxinas que producen. Estas diferencias en toxinas determinan cuáles grupos de hospederos son susceptibles a las infecciones letales por aislados particulares de *B. thuringiensis*.

Los ciclos de vida de los patógenos varían desde simples hasta altamente complejos, algunos requieren de hospederos alternantes. Los ciclos de vida complejos pueden limitar la transmisión del patógeno si los hospederos alternantes o las condiciones especiales están disponibles en sólo algunos habitats o períodos. El requerimiento de copépodos u ostrácodos como hospederos alternantes por hongos Straminipila del género *Coelomomyces*, por ejemplo, significa que la reproducción continua de este patógeno seguida por la aplicación artificial, sólo es posible si dichos hospederos están presentes (Tanada y Kaya, 1993).

La densidad, distribución y persistencia de los estados infecciosos de un patógeno son importantes en la determinación de la tasa normal de una enfermedad y en la frecuencia e intensidad de las epizootias. La presencia de un estado infeccioso del patógeno es insuficiente para causar epizootias en la ausencia de condiciones ambientales favorables. Sin embargo, fuentes abundantes y persistentes de estados infecciosos del patógeno en el habitat favorecen la ocurrencia de epizootias.

La dispersión de un patógeno dado en el habitat dependerá de la naturaleza del mecanismo de liberación desde el hospedero. Es más probable que las conidias fungosas diseminadas por el viento sean dispersadas más ampliamente que los virus liberados por la licuefacción de los cadáveres de los hospederos, con la contaminación local del follaje en la zona de goteo debajo de los cadáveres. La persistencia de los estados infecciosos del patógeno será fuertemente influenciada por su tolerancia a factores físicos dañinos, particularmente la luz ultravioleta, altas temperaturas y resequedad. Algunos microhabitats, especialmente el suelo y los espacios protegidos como grietas en la corteza, ofrecen condiciones físicas más favorables a la sobrevivencia del patógeno. El contacto del hospedero con estas zonas o el movimiento de material desde ellas a otras áreas donde los hospederos se alimentan, serán influencias importantes en las tasas de infección.

#### FACTORES AMBIENTALES QUE INFLUYEN EN LA TASA DE ENFERMEDAD

La temperatura, humedad, desecación, luz y las características del suelo influyen en los brotes de la enfermedad (Benz, 1987). Los efectos de la temperatura en la tasa de enfermedad son complejos. Los cambios de temperatura pueden afectar directamente no sólo al patógeno o al hospedero sino que el efecto en la tasa de enfermedad sólo puede ser entendido considerando también el impacto de diferentes temperaturas en la conducta, crecimiento y movimiento del hospedero. La ruta de entrada del patógeno puede afectar este proceso. Para organismos en los que la ingestión de alimento contaminado es la principal ruta de entrada, las infecciones sólo pueden ser adquiridas a temperaturas que permitan a los hospederos alimentarse. Para los hongos, los cuales entran al hospedero a través del integumento, las infecciones pueden ser adquiridas a temperaturas debajo de aquéllas a las que los hospederos se alimentan, si las temperaturas son favorables para la germinación de las esporas del hongo y para el crecimiento de las hifas.

La humedad, el agua libre y las condiciones desecantes son importantes en algunas situaciones. Los niveles altos de humedad generalmente favorecen los brotes de hongos, promoviendo la germinación de las conidias existentes y la formación de conidias nuevas en los cadáveres. La alta humedad y la humedad del suelo también favorecen las epizootias por nemátodos. Las tasas de enfermedades bacterianas y virales son menos influenciadas por estos factores. La lluvia tiene relativamente poco efecto directo en las tasas de enfermedad y no lava cantidades significativas de los estados infecciosos del patógeno de la superficie de las plantas (Benz, 1987). En contraste, la desecación es un factor de mortalidad importante para muchos patógenos, incluyendo nemátodos y bacterias; muchos patógenos tienen estados especiales adaptados para resistir la desecación. Éstos incluyen los cuerpos oclusivos de los baculovirus, las esporas de algunas bacterias (*Bacillus*), las esporas de descanso de los hongos y los huevos y estados de descanso juveniles de algunos nemátodos.

Es bien conocido el efecto deletéreo de la luz del sol, especialmente de la luz ultravioleta, sobre los baculovirus. Los baculovirus depositados en el haz de las hojas expuestas a la luz del sol, son inactivados típicamente en un período corto, desde unas pocas horas hasta unos pocos días. Las esporas fungosas también son sensibles a la luz

---

pero las conidias de muchas especies están protegidas por pigmentos que absorben la luz. El suelo, debido a que a menudo está húmedo y oscuro, es un lugar favorable para la sobrevivencia de los estados en descanso de bacterias, baculovirus y hongos. El pH y el contenido orgánico del suelo pueden influir en la tasa de degradación de los patógenos, así como la composición de las especies y la abundancia de microorganismos del suelo. Por tanto, el manejo del suelo utilizado en agricultura puede influir en la tasa de enfermedad en cultivos de campo (ver el Capítulo 22 sobre el control biológico por conservación).

