

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 *Frankliniopsis* 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., *Frankliniopsis 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]- β -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 cochinélicos, 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.

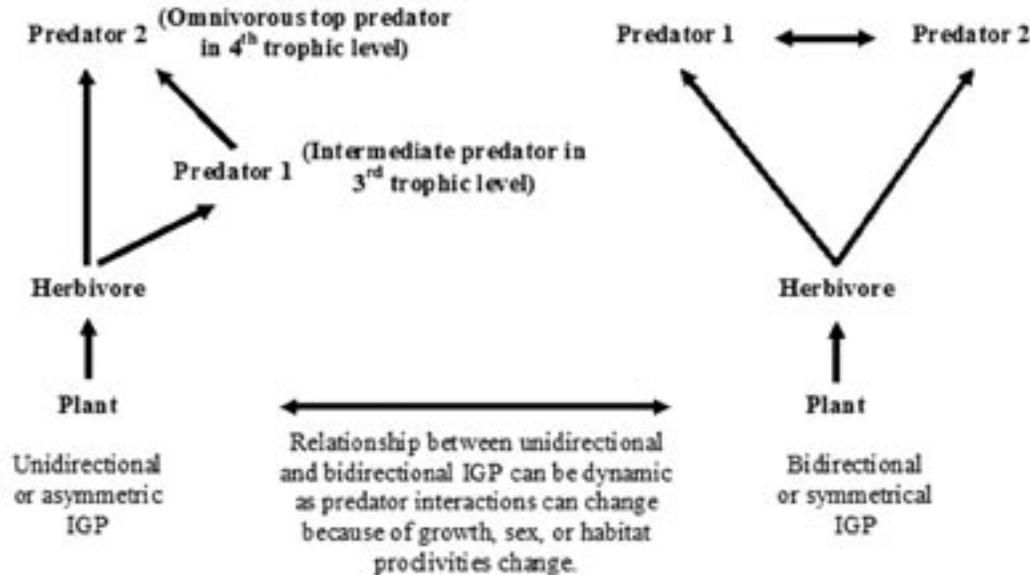


Figura 4-10. Cadenas tróficas que ilustran los dos tipos de DIG (depredación intragremial) que pueden ocurrir en sistemas de control biológico, involucrando dos organismos de nivel trófico superior (explotadores) y sus presas herbívoras comunes. Las flechas indican la dirección del flujo de energía. (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.