

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 Sagraeinae). 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.

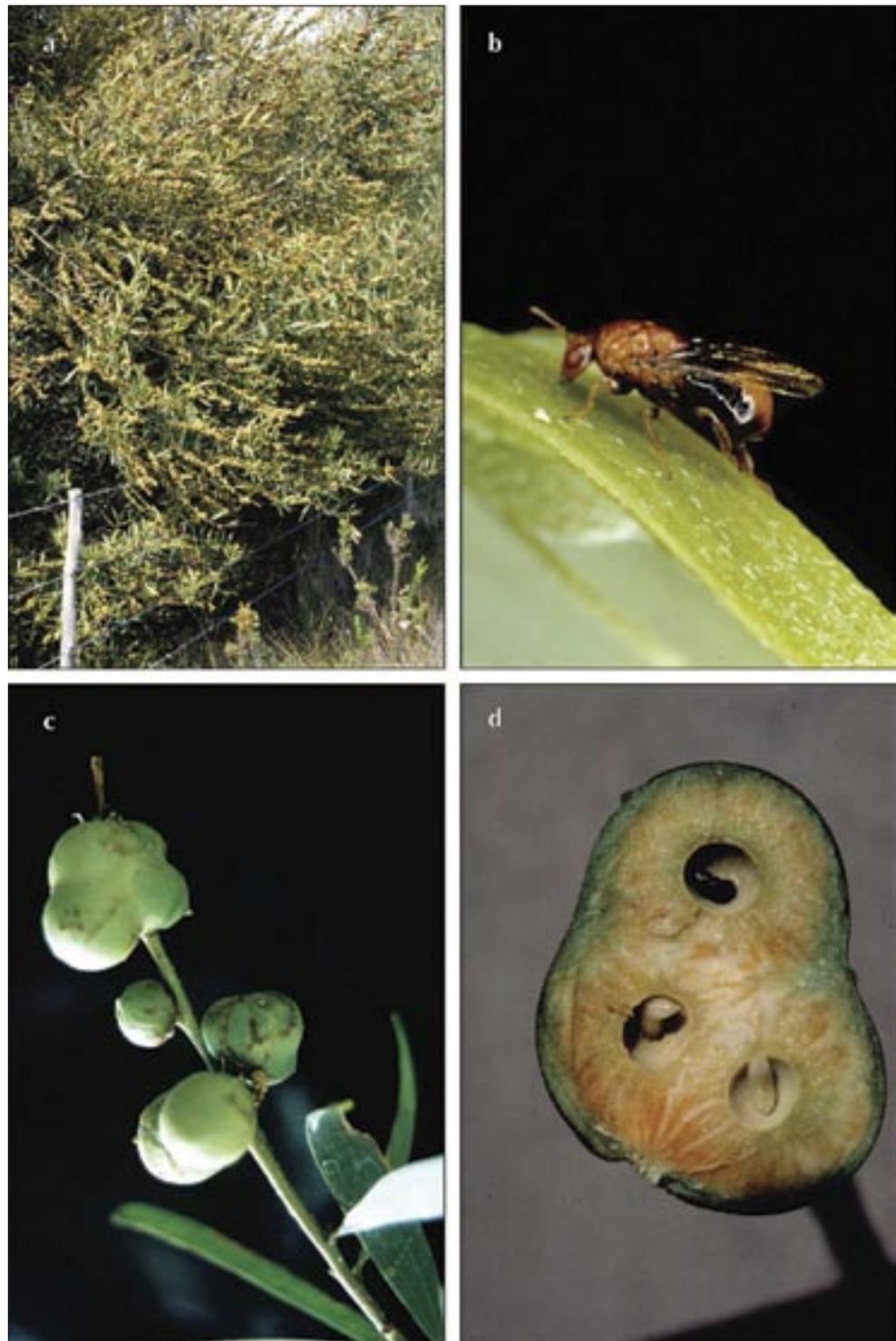


Figura 5-6. (a) Agallas de *Trichilogaster acaciaelongifoliae* (Froggatt) (Hym: Pteromalidae) en *Acacia longifolia* (Andrews); (b) avispa de las agallas adulta; (c) acercamiento de la agalla; y (d) agalla bisectada mostrando larvas. (Fotografías cortesía de S. Nesar, PPRI)

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 eriofidos 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-

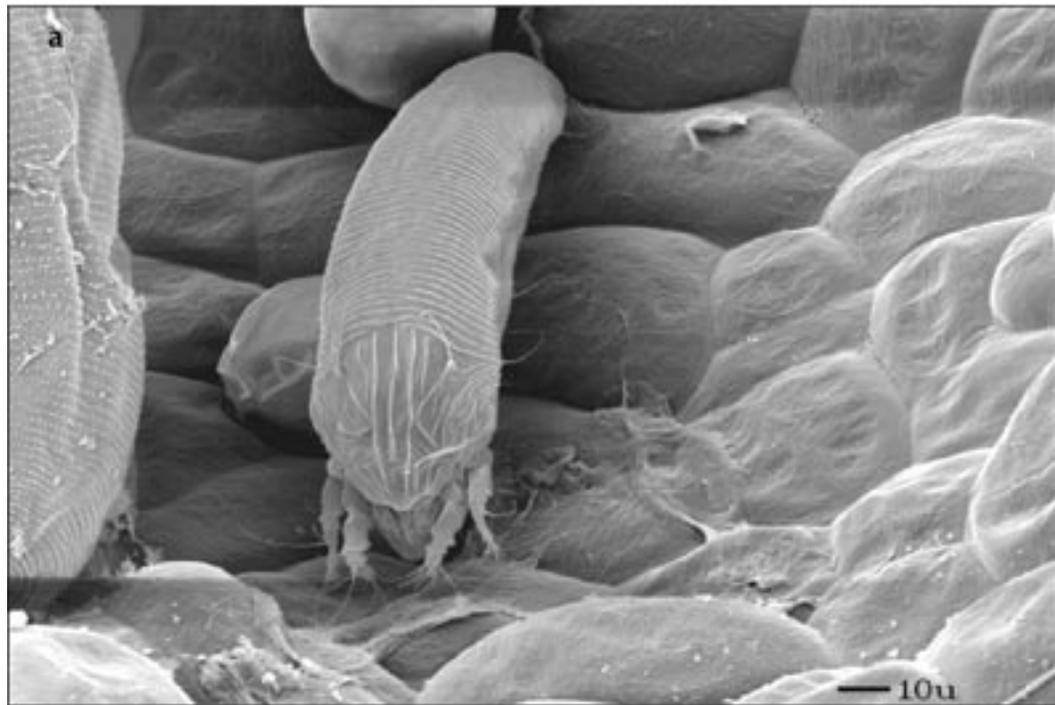


Figura 5-7. (a) El eriophíido *Floracarus perrepae* Knihinicki & Boczek, herbívoro asociado al helecho trepador del Viejo Mundo *Lygodium microphyllum* [Cav.] R. Br.; y (b) daño de *F. perrepae*. (Fotografías cortesía de John Goolsby, USDA-ARS)

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* (Labilardière) Wendland por *Uromykladium 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.