

## SECCIÓN IV. INTRODUCCIÓN DE ENEMIGOS NATURALES: TEORÍA Y PRÁCTICA

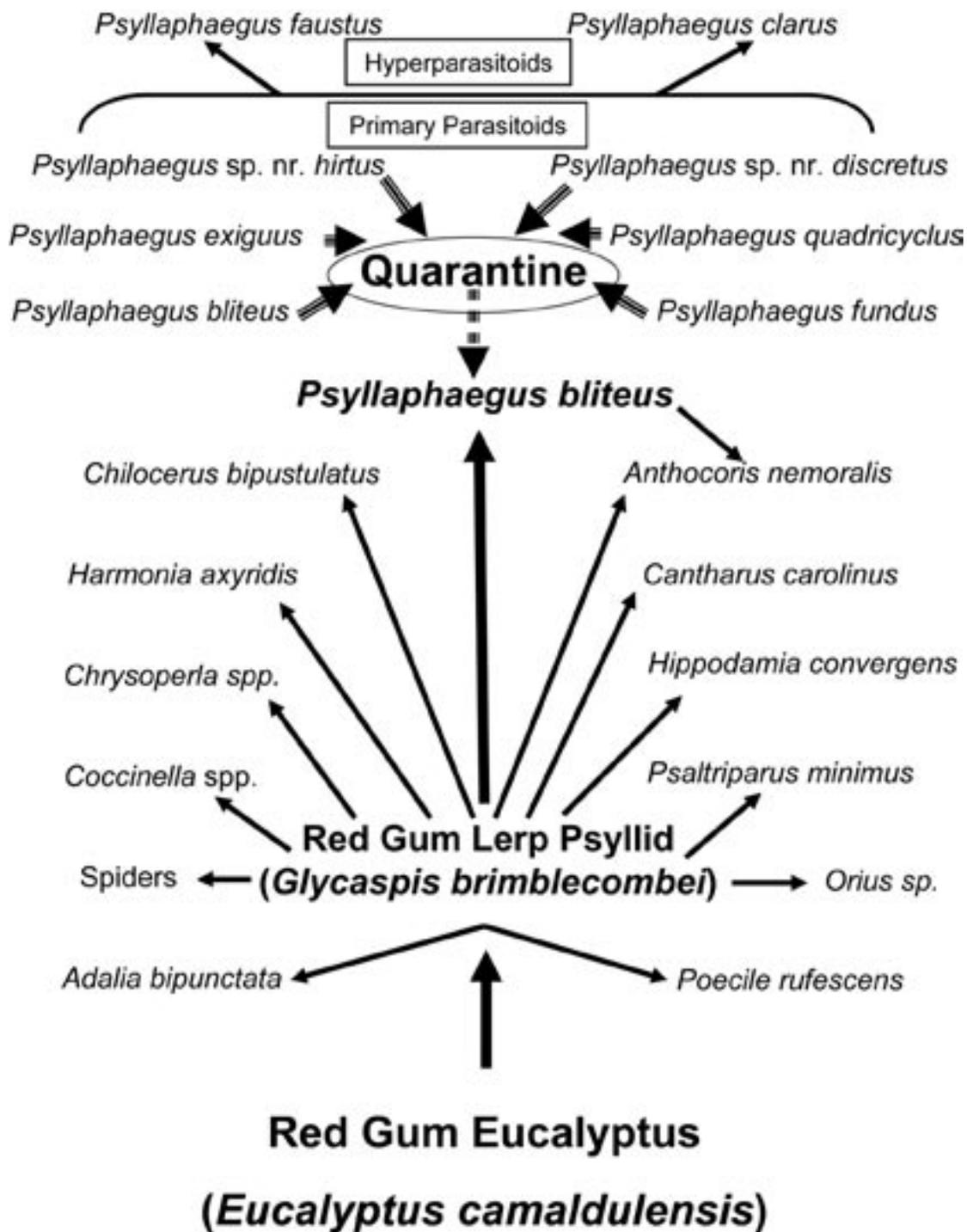
### CAPÍTULO 9: REDES DE INTERACCIÓN COMO SISTEMA CONCEPTUAL DEL CONTROL BIOLÓGICA

Las invasiones de especies y las introducciones para el control biológico ocurren dentro de comunidades ecológicas cuya composición puede afectar fuertemente los resultados de ambos procesos. Los componentes de las comunidades pueden retardar o facilitar las invasiones, logrando el control biológico espontáneo de los invasores o haciendo que los agentes de control biológico introducidos fallen, a través de la resistencia biótica. Similarmente, la predicción de los riesgos no planeados de las introducciones del control biológico procede de un inventario de las especies posiblemente afectadas en las comunidades, donde es liberado o diseminado el agente de control biológico. Mientras que los principales factores que afectan el éxito de las poblaciones de insectos son los efectos tróficos y las restricciones de recursos, el éxito de las plantas invasoras y de sus agentes de control biológico también es afectado por la competencia entre la planta a controlar y otras plantas en la comunidad. La ecología de la comunidad, por tanto, es una parte integral de la planeación y el entendimiento de los programas de control biológico.

#### TERMINOLOGÍA

Las pirámides tróficas de quién come a quién son llamadas *cadena alimenticias*. En el control biológico clásico de los insectos, los agentes tróficos superiores (en relación con la plaga) son los parasitoides y depredadores que atacan a la plaga. En el biocontrol de malezas, los insectos herbívoros son el nivel trófico de interés. Las especies en el siguiente nivel superior (hiperparasitoides en proyectos de insectos y parasitoides en proyectos de malezas) son fuerzas indeseables que son eliminadas en cuarentena, durante la importación. Los parasitoides o hiperparasitoides locales (nativos o exóticos) pueden, sin embargo, atacar al agente de control biológico en el país receptor, después de la liberación. Aunque generalmente esto no está completamente anulado, el impacto de los enemigos naturales introducidos, puede ocurrir en algunos casos, especialmente para los agentes de biocontrol de malezas.

Como pocas especies de herbívoros, parasitoides o depredadores son estrictamente monófagas, cada una ocupa un lugar en varias cadenas alimenticias enlazadas y el arreglo completo de estas relaciones forma la *red alimenticia*. Ver la **Figura 9-1** como ejemplo de red alimenticia de una planta introducida (eucalipto rojo), el insecto plaga invasor (psílido del eucalipto rojo) y sus enemigos naturales introducidos en California (EU).



**Figura 9-1.** El contexto de red alimenticia en el control biológico de artrópodos es ilustrado por el psílido del eucalipto rojo (*Glycaspis brimblecombei* Moore) y sus parasitoides en eucaliptos en California (EU), donde todos los componentes principales son especies introducidas. (Dibujo cortesía de Mark Hoddle.)

Cada especie está incrustada en una red alimenticia; la mortalidad del nivel trófico superior impuesta sobre ella por todos los consumidores existentes, los que pueden ser fuertes o débiles, es llamada *control natural*. Esta fuerza a menudo restringe la densidad de las especies nativas a niveles bajos, con excepciones tales como los escarabajos descortezadores y las polillas que periódicamente tienen explosión de poblaciones y las plantas que dominan sus comunidades. Para especies exóticas que existen en densidades a nivel de plaga, por definición, el control natural es insuficiente en la región invadida. La meta del control biológico clásico es aumentar el control de la plaga, añadiendo nuevas especies más efectivas de antagonistas.

Las especies también pueden ser limitadas por sus competidores. Esto es raro para los insectos herbívoros pero la *competencia interespecífica* es una fuerza importante que afecta las densidades de las plantas. La fuerza de la competencia planta-planta comúnmente afecta el éxito del invasor y el impacto de los agentes de control biológico de malezas. La invasión de los bosques hawaianos por *Miconia calvescens* DC., un árbol de sombra centroamericano, es el resultado del escape de sus enemigos naturales (Killgore *et al.*, 1999; Seixas *et al.*, 2004) y de su mayor tolerancia a la sombra, comparado con las plantas hawaianas nativas (Baruch *et al.*, 2000). Para las plantas, el daño de herbívoros y patógenos, y la competencia con otras plantas por recursos, son fuertes determinantes del número y la biomasa (Polis y Winemiller, 1996) y están ligados por su interacción (Blossey y Notzold, 1995; Blossey y Kamil, 1996). Blossey y Kamil (1996) usaron comparaciones experimentales de genotipos de plantas de *Lythrum salicaria* L. en los rangos nativo e invasor, para demostrar que su invasión en Norteamérica puede haber involucrado el escape de enemigos naturales y, en este ambiente natural libre de enemigos, la selección de genotipos de plantas que destinan más recursos a sus habilidades competitivas (crecimiento vegetativo), a expensas de la defensa de los herbívoros. Cuando las relaciones tróficas y las competitivas deben ser consideradas, la estructura es llamada una *red de interacción* (Wootton, 1994).

En términos generales, las restricciones al crecimiento de especies nativas o invasoras pueden venir del nivel trófico superior o inferior, originando los términos “*limitación arriba-abajo*” o “*limitación abajo-arriba*.” Las influencias “arriba-abajo” son relaciones antagonistas o de alimentación (depredación, parasitismo, herbivoría, infección), en las que una población es atacada o consumida de alguna manera por una especie del nivel trófico superior. Los ejemplos incluirían a una larva de lepidóptero alimentándose de una planta, un insecto parasítico atacando a la larva, un pájaro comiéndose a la avispa parasítica o a un hongo patógeno que ataque a cualquiera de dichos organismos.

Las influencias “abajo-arriba” actúan en la dirección opuesta, dentro de una red alimenticia, p. ej., desde niveles tróficos inferiores. Los insectos que forman agallas, por ejemplo, usualmente requieren que la estructura de la planta hospedera esté en un estado de desarrollo preciso para un ataque exitoso. La mosca sierra de la agalla del sauce del arroyo *Euvura lasiopsis* (Smith), sólo puede iniciar el ataque entre la apertura de la yema y la elongación del brote; de otra manera, los tejidos se vuelven demasiado duros. La cantidad de brotes en este estado de crecimiento limita la densidad de la mosca sierra de la agalla más que el ataque de enemigos naturales en los insectos inmaduros (Craig *et al.*, 1986). Similarmente, las densidades de las plantas pueden ser reguladas por la suficiencia y extensión de los recursos (suelo apropiado, lluvia, temperatura ambiental) mientras que los depredadores pueden tener regulada su densidad de población por la disponibilidad de la presa.

Además de las influencias arriba-abajo y abajo-arriba, hay interacciones competitivas por algún recurso limitado (luz, espacio o nutrientes) entre especies en el mismo nivel trófico (Figura 9-2).

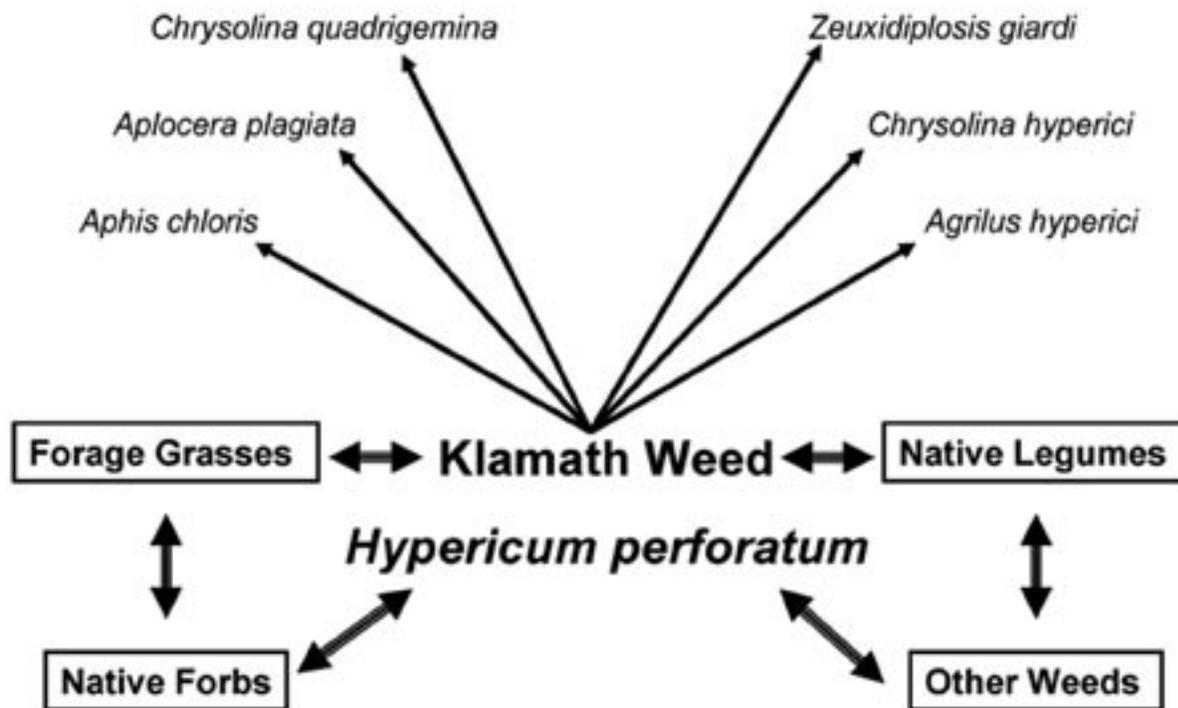


Figura 9-2. El contexto de red alimenticia en el control biológico de malezas es ilustrado por el de la hierba de San Juan (*Hypericum perforatum* L.) en California (EU). (Dibujo cortesía de Mark Hoddle.)

Cuál de estas influencias es más importante en la regulación del tamaño de la población de animales y plantas ha sido sujeto a experimentación extensivamente. Existen, y pueden ser comunes, las combinaciones de influencias en las que ninguna de las fuerzas solas es tan fuerte como para regular la densidad típica de una especie. Las fuerzas arriba-abajo y abajo-arriba pueden actuar simultáneamente, con las fuerzas abajo-arriba “regulando la escena” en la que actúan las fuerzas arriba-abajo (Stiling y Rossi, 1997). Además de variar con el tiempo, el balance relativo de las fuerzas arriba-abajo y abajo-arriba pueden variar espacialmente, debido a factores ambientales del habitat. En las comunidades de marismas saladas de la costa noreste del Atlántico, por ejemplo, los saltahojas herbívoros (*Prokelisia* spp.) son influenciados con más fuerza por la calidad de la planta y por la complejidad de la vegetación en la marisma baja (sujeta a mayor inmersión por las mareas, lo que limita la densidad de arañas) mientras que en la marisma alta, la depredación arriba-abajo realizada por arañas viene a ser más importante (Denno *et al.*, 2005). Más que ser relaciones estáticas, la importancia relativa de las diferentes influencias puede cambiar conforme cambian las circunstancias en la comunidad (como las invasiones por nuevas especies, las introducciones de enemigos naturales o el cambio en el clima).

## FUERZAS QUE REGULAN LA DENSIDAD DE POBLACIÓN DE LAS PLANTAS

Las plantas son afectadas comúnmente por la competencia por agua, luz o nutrientes, lo que se demuestra en el aumento del tamaño de las plantas, después de aclarar áreas con especies mezcladas. El aumento de tamaño a menudo conduce a un incremento en la reproducción, lo que puede resultar en un aumento en la densidad de la planta en las generaciones posteriores (Harper, 1977; Solbrig, 1981). El escenario para la competencia es el hábitat físico, el cual puede proveer de pocos o abundantes recursos. En hábitats estériles, la escasez de recursos físicos limita directamente a las plantas y hay poca competencia planta-planta (ver p. ej., Oksanen *et al.*, 1981, 1996). Conforme los hábitats mejoran y la producción primaria aumenta, la competencia entra en juego pero la herbivoría todavía puede no ser importante. Al aumentar más la productividad, los herbívoros también pueden ser sostenidos y la herbivoría puede volverse una influencia importante en la densidad de la planta. En sistemas naturales muy productivos, la mayor productividad sostiene a los enemigos de los herbívoros, lo cual puede suprimir a los herbívoros y la competencia planta-planta de nuevo se vuelve importante.

Los herbívoros que afectan plantas pueden ser generalistas o especialistas, nativos o exóticos. El control biológico de malezas generalmente involucra los efectos de los herbívoros invertebrados especializados que han coevolucionado con la maleza en su rango nativo de distribución. El traslado de plantas en forma de semillas a localidades distantes las separa del ataque de dichos herbívoros especializados. En la región invadida, muchas plantas exóticas pueden ser suprimidas por una combinación de recursos limitados, competencia de plantas y ataques de herbívoros generalistas locales, incluyendo vertebrados e invertebrados. En realidad, parece ser que los herbívoros generalistas vertebrados nativos, a menudo evitan que las plantas exóticas se conviertan en plagas pero este efecto se pierde cuando los vertebrados nativos son reemplazados por vertebrados exóticos, los cuales se alimentan de plantas exóticas (pero no de las nativas) que pueden haber desarrollado defensas (Parker *et al.*, 2006).

Sin embargo, algunas plantas no serán controladas por herbívoros generalistas nativos, los que junto con el escape de los enemigos naturales especializados, permitirá que estas plantas incrementen su densidad y se vuelvan malezas ambientales o económicas. Esto es cierto especialmente para plantas tóxicas, no comestibles o no alcanzables por vertebrados que pastan. La pérdida de enemigos naturales invertebrados es ilustrada por los insectos encontrados en la planta invasora *L. salicaria*. En Norteamérica, en la zona invadida sólo 59 especies fitófagas han sido registradas sobre esta planta, y ninguna le causa daño apreciable (Hight, 1990). En contraste, en su rango nativo en Europa, esta planta típicamente ocurre a baja densidad, en asociación con más de 100 especies de insectos fitófagos (Batra *et al.*, 1986), los que atacan todas las partes de la planta. Aunque la mayoría de estos herbívoros tienen impactos limitados, algunos dañan fuertemente a la planta. Esto ha sido demostrado por la disminución dramática en la biomasa de la planta, la producción de semillas y la abundancia en Norteamérica, después de que fueron introducidos estos importantes insectos (Blossey y Schat, 1997; Nötzold *et al.*, 1998; Stamm Katovich *et al.*, 1999; Landis *et al.*, 2003; Piper *et al.*, 2004). Los escarabajos crisomélidos *Galerucella* spp., liberados en áreas con la maleza en los Estados Unidos, defoliaron las plantas, lo que condujo a la reducción en tamaño de la planta, de las semillas producidas y de la densidad de la planta después de varios años.

La disminución de dicha maleza fue seguida de un mayor crecimiento de otras plantas en la comunidad, demostrando que la disminución de la competitividad de la maleza fue debida al daño por herbívoros (Corrigan *et al.*, 1998; Nötzold *et al.*, 1998; Landis *et al.*, 2003; Hunt-Joshi *et al.*, 2004).

Los practicantes del control biológico deberían asumir que es posible que la competencia con otras plantas sea parte del mecanismo por el cual los herbívoros introducidos reducen la densidad de muchas plantas invasoras, junto con el estrés por los factores climáticos y edáficos (Center *et al.*, 2005). Aunque existen algunos casos en que una sola especie de herbívoro ha logrado control completo de una planta introducida, p. ej., *Salvinia molesta* D.S. Mitchell y *Azolla filiculoides* Lamarck por *Cyrtobagous salivinae* Calder & Sands y *Stenopelmus rufinasus* Gyllenhal, respectivamente (Thomas y Room, 1986; Hill, 1999). En otros casos, el éxito claramente requirió de la acción conjunta de varias especies herbívoras, p. ej., *Sesbania punicea* (Cav.) Benth. controlada por *Trichapion lativentre* (Bèguin-Billecocq), *Rhysomatus marginatus* Fähræus y *Neodiplogrammus quadrivittatus* (Olivier).

## FUERZAS QUE REGULAN LA DENSIDAD DE POBLACIÓN DE LOS INSECTOS

La competencia interespecífica existe entre los insectos herbívoros, particularmente entre especies de escamas u otros Hemiptera que comparten la misma planta alimenticia. McClure (1980), por ejemplo, demostró los efectos negativos de la competencia entre dos densidades de especies de escamas del falso abeto, invasoras en Norteamérica. La competencia intraespecífica puede ser más común, particularmente para especies invasoras que ocurren en altas densidades (ver p. ej., McClure, 1979). Sin embargo, la competencia insecto-insecto no afecta benéficamente al control biológico de insectos, en una forma análoga a la que ocurre en el control biológico de malezas.

Algunas poblaciones de especies de insectos pueden estar limitadas por los efectos abajo-arriba, particularmente si las plantas alimenticias restringen el éxito de la oviposición. Cuando las plantas son altamente defendidas o cuando estructuras susceptibles están presentes sólo brevemente o en tiempos impredecibles, el crecimiento de la población del insecto puede ser restringido por la falta de plantas hospederas de calidad apropiada, como se mencionó antes para la mosca sierra de la agalla del sauce del arroyo.

En contraste con las fuerzas indicadas, muchos grupos de insectos fitófagos están limitados por parasitoides o depredadores especializados. Ésta es la razón por la que insectos como las escamas, áfidos y piojos harinosos rutinariamente aumentan hasta altas densidades cuando escapan de sus enemigos naturales, al invadir nuevas regiones. Las variadas formas en que las poblaciones de insectos invasores han sido reducidas fuertemente, después de la introducción de sus enemigos naturales en programas de control biológico clásico, demuestran la importancia de la regulación de la población por niveles tróficos superiores. La mosca blanca del fresno *Siphoninus phillyreae* (Halliday) (Bellows *et al.*, 1992a), la polilla de invierno *Operophtera brumata* (L.) (Embree, 1966), la mosca sierra del alerce *Pristiphora erichsonii* (Hartig) (Ives, 1976) y la escama roja de California *Aonidiella aurantii* (Maskell) (DeBach *et al.*, 1971), por ejemplo, fueron reducidas por 4, 2, 3 y 1 orden de magnitud, respectivamente,

enseguida de las introducciones de enemigos naturales contra dichas especies, en localidades donde eran invasoras.

Los grupos de insectos que tienen estados inmaduros que viven en lo profundo de medios protectores, tales como el suelo o tejidos vegetales, sin embargo, pueden estar menos accesibles a los enemigos naturales. Las especies que provocan la formación de agallas, los rizófagos o los insectos que viven en túneles en las plantas (especies barrenadoras o frugívoras) sufren menor mortalidad por enemigos naturales que los que se alimentan expuestos (Gross, 1991; Cornell y Hawkins, 1995; Hawkins *et al.*, 1997) y hay menos casos en los que tales plagas han sido suprimidas por enemigos naturales introducidos (Gross, 1991).

Puede ocurrir la supresión de poblaciones de insectos por enemigos naturales generalistas. La supresión continua de la polilla de invierno en Canadá, después de la introducción del parasitoide especialista *Cyzenis albicans* (Fallén) es debida, al menos en parte, a la depredación por escarabajos carábidos generalistas que atacan pupas no parasitadas de la polilla de invierno en el suelo (Roland, 1994). Similarmente, dos coccinélidos generalistas y las larvas de la mosca sírfida *Pseudodorus clavatus* (F.), fueron los agentes primarios responsables de limitar el crecimiento de las colonias del áfido café de los cítricos *Toxoptera citricida* (Kirkaldy) en Puerto Rico y la Florida (Michaud, 1999, 2003; Michaud y Browning, 1999).

Existen también unos pocos casos en que los patógenos introducidos han suprimido poblaciones de insectos: (1) el hongo *Entomophthora maimaiga* Humber, Shimazu & Soper, que pudo prevenir las explosiones de población de la polilla gitana *Lymantria dispar* (L.) en el noreste de los Estados Unidos (Webb *et al.*, 1999; Gillock and Hain, 2001) y (2) un virus de *Oryctes*, el cual suprimió al escarabajo rinoceronte *Oryctes rhinoceros* (L.) en palmas de coco en Samoa Occidental (Bedford, 1986). Sin embargo, estos dos ejemplos son inusuales y, en general, los patógenos raramente han demostrado que pueden restringir poblaciones de insectos dentro de estrechos límites de densidad. Las epidemias por baculovirus, por ejemplo, a menudo sólo ocurren después de que las plagas han alcanzado altas densidades, probablemente debido a la pobre transmisión del virus a bajas densidades.

## PREDICCIONES DE PLAGAS BASADAS EN REDES ALIMENTICIAS

### ARTRÓPODOS NATIVOS

En los sistemas naturales (p. ej., no agrícolas ni en plantaciones forestales) se esperaría que el control natural actuara para limitar la densidad de muchos insectos herbívoros nativos. En tales sistemas, las acciones de los enemigos naturales son típicamente complejas y toman lugar dentro de redes alimenticias con muchos eslabones (Hawkins *et al.* 1997). Sin embargo, las acciones humanas pueden conducir a la pérdida del control natural. Por ejemplo, los cultivos creados sin defensas contra insectos. Los cultivos sembrados en grandes campos uniformes, especialmente los perennes, pueden favorecer el incremento de la población de la plaga al eliminar el hallazgo del hospedero por la plaga. En plantaciones, la reducción en la vegetación asociada (comparada con bosques naturales) puede disminuir la disponibilidad de hospederos alternantes y de los recursos florales necesarios para los enemigos naturales, causando aún que algunas especies nativas se conviertan en

plagas serias. Además, tales plantaciones pueden consistir de plantas introducidas favorables para un herbívoro nativo local pero desfavorables para los enemigos naturales locales. Esto puede resultar en la pérdida del control natural porque los enemigos naturales locales están ausentes o no son efectivos dentro de la plantación, como lo demuestran las explosiones de población del insecto nativo *Oxydia trychiata* (Guénee) (Lep: Geometridae) en plantaciones de pinos exóticos en Colombia (Bustillo y Drooz, 1977), las que son un ejemplo de este proceso.

En algunos casos, el control natural puede actuar hasta cierto grado pero ser inadecuado para los propósitos humanos si aún a bajas densidades de la plaga causa pérdidas inaceptables. Las plagas que atacan directamente productos de alto valor como las frutas, se encuentran en esta categoría. En la producción de manzanas para fruta fresca, sólo puede ser tolerado alrededor del 1% de infestación por plagas de la fruta como la mosca de la manzana *Rhagoletis pomonella* (Walsh) o la polilla de la manzana *Cydia pomonella* (L.). El control natural no alcanza dicho nivel de supresión de la plaga. Similarmente, insectos vectores de fitopatógenos raramente son suprimidos a un nivel aceptable a través del control natural porque la transmisión de la enfermedad por unos pocos insectos infectados puede conducir rápidamente a grandes pérdidas económicas.

Basados en estas consideraciones, se puede esperar lo siguiente para los artrópodos herbívoros nativos: (1) En comunidades naturales de plantas, la mayoría de los herbívoros no será lo suficientemente común para dañar severamente las plantas. (2) La pérdida del control natural será una consecuencia común del cultivo o de la explotación forestal intensiva. (3) En campos de cultivo, las plagas indirectas (las que atacan una parte de la planta que no es directamente cosechada y vendida) como los ácaros, minadores de hojas, escamas o piojos harinosos, son más posibles de ser receptivas al control biológico que las plagas directas (especies que atacan el producto a vender), tal como los frugívoros. (4) Los métodos de cultivo orgánicos son más factibles para suprimir plagas nativas (aunque no todas ellas) que las plagas introducidas (las que probablemente carecen de enemigos naturales efectivos, a menos que hayan sido el objetivo exitoso de un programa previo de control biológico clásico). (5) Los herbívoros cuyas larvas se alimentan donde hay pocos enemigos naturales (suelo profundo o dentro de tejidos vegetales) son menos factibles de ser suprimidos por el control natural, a menos que otros estados de vida estén más expuestos. (6) Es posible que ocurra la interrupción del control natural por el uso de plaguicidas y puede ser remediada al cambiar sus patrones de uso.

## PLANTAS Y ARTRÓPODOS EXÓTICOS

La mayoría de las especies invasoras no son consideradas plagas. En parte, esto ocurre porque atacan plantas sin importancia económicas o, si los invasores son plantas, porque permanecen en áreas perturbadas y no invaden áreas naturales. Además, algunas especies simplemente fallan en obtener densidades dañinas, debido a los enemigos naturales locales generalistas (*resistencia biótica*), en combinación con los efectos del clima local y de las limitaciones en los recursos (ver p. ej., Gruner, 2005). Tal resistencia biótica puede tener su efecto concurrente con la invasión (tal que la especie nunca es registrada como plaga) o puede suceder con un retraso, después de que el invasor ha incrementado su den-

sidad de plaga. Por ejemplo, en Australia, las poblaciones del milpiés invasor *Ommatoiulus moreletii* (Lucas) declinaron después de un período inicial de alta densidad, debido al ataque de un nemátodo rhabdítico nativo (McKillup *et al.*, 1988). Ya que puede no estar inmediatamente claro si persisten las altas densidades asociadas con un nuevo invasor, es importante dejar que pase suficiente tiempo antes de iniciar un programa de control biológico clásico contra una nueva especie invasora, para saber si los enemigos naturales locales son capaces de suprimir la plaga (Michaud, 2003). También, en algunos casos, las poblaciones de especies invasoras son controladas más tarde por la invasión de sus propios enemigos naturales especializados desde su rango nativo de distribución (proceso llamado a veces *control biológico fortuito*). Por ejemplo, la escama de San José *Quadraspidiotus perniciosus* (Comstock) se ha diseminado por todo el mundo en material vegetal de frutales, desde su rango nativo original en la lejana Rusia pero uno de sus parasitoides especializados, *Encarsia perniciosi* (Tower), se dispersó junto con ella (Flanders, 1960), suprimiendo en parte a la escama invasora en las regiones nuevas.

Sin embargo, si una especie invasora ha persistido por muchos años a niveles dañinos, raramente será espontáneamente controlada por enemigos naturales (aunque ocasionalmente esto ocurre) y se requerirá la introducción de enemigos naturales especializados desde el rango nativo de la plaga (ver el Capítulo 10 sobre la teoría de la población como base de los conceptos del control biológico clásico).



# CAPÍTULO 10: EL PAPEL DE LA ECOLOGÍA DE POBLACIONES Y DE LOS MODELOS DE POBLACIÓN EN EL CONTROL BIOLÓGICO

JOSEPH ELKINTON

## CONCEPTOS BÁSICOS

La ciencia de la ecología de poblaciones proporciona la estructura conceptual y teórica dentro de la cual se practica la disciplina aplicada del control biológico. Los trabajadores del control biológico usan conceptos de ecología de poblaciones para predecir la eficiencia de los agentes considerados o para evaluar la eficiencia de los agentes que han sido liberados. Algunos practicantes del control biológico usan modelos de población para ayudarse en este proceso. Aquí se revisan los conceptos básicos de la ecología de poblaciones y se consideran las clases de modelos que han sido usados.

Una propiedad fundamental de la dinámica de la población de todas las especies es que el número o la densidad de individuos incrementará a una tasa siempre en aumento, cuando las condiciones sean favorables. El ejemplo más simple de tal crecimiento es ilustrado por la replicación de los organismos unicelulares. Una bacteria podría dividirse cada hora, de tal manera que una colonia que empezó con un individuo podría crecer así: 2, 4, 8, 16,..  $2^t$ , donde  $t$  es el número de horas o de replications. Con los insectos y muchos otros organismos, la tasa de replicación en cada generación es potencialmente mucho más rápida porque cada individuo produce bastante descendencia por generación, en lugar de sólo 2. Matemáticamente, este proceso se llama *crecimiento geométrico* y la ecuación general es:

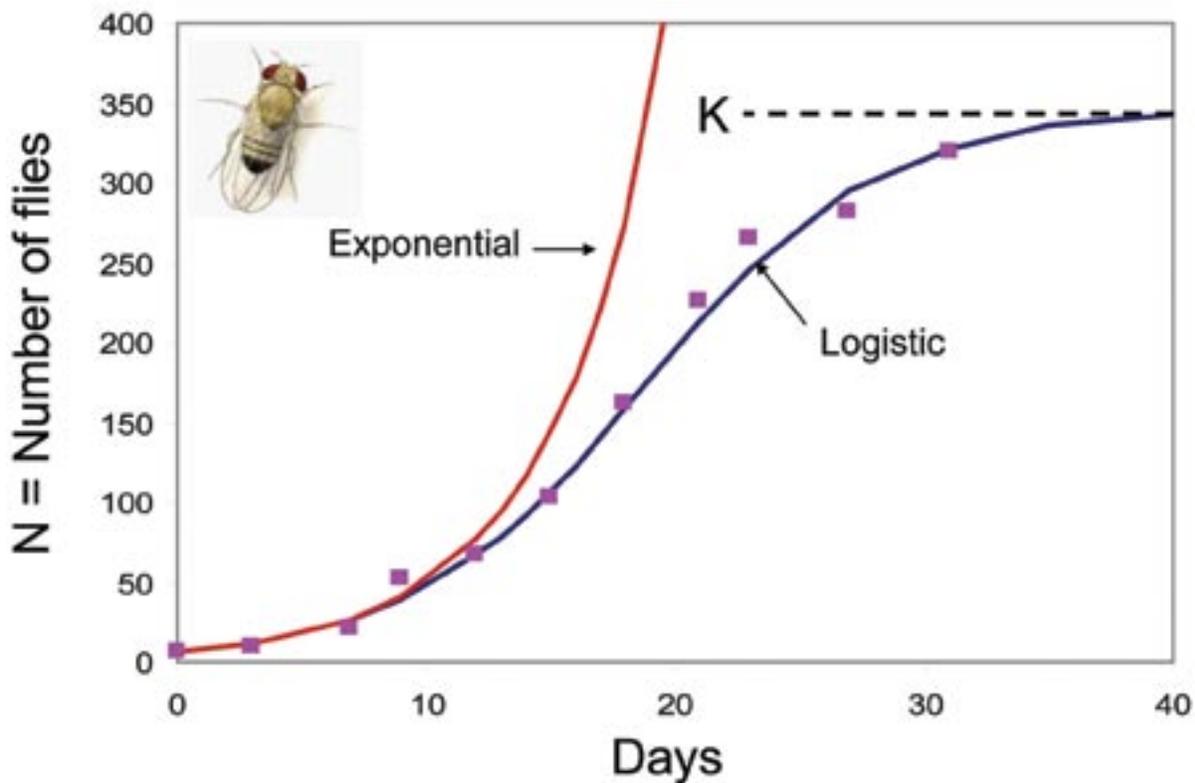
$$N_{t+1} = \lambda N_t = N_0 \lambda^{t+1} \quad (1)$$

donde  $N_t$  y  $N_{t+1}$  son el tamaño de la población en las generaciones  $t$  y  $t+1$  respectivamente,  $\lambda$  es la tasa de multiplicación por generación y  $N_0$  es el tamaño de la población inicial a  $t=0$ .

Para los organismos que se reproducen continuamente, el mismo proceso se expresa con la siguiente ecuación de *crecimiento exponencial* (2) (Figura 10-1):

$$\frac{dN}{dt} = rN \quad \text{o} \quad N_t = N_0 e^{rt} \quad (2)$$

donde  $N$  es el tamaño de la población o densidad,  $dN/dt$  es la tasa de crecimiento (el cambio en densidad por unidad de tiempo),  $N_0$  y  $N_t$  son definidos igual que en (1),  $e$  es la base de los logaritmos Naperianos y la constante  $r$  es la tasa de incremento instantánea *per capita*. Cu-



**Figura 10-1.** Ajuste del modelo logístico a una población de laboratorio de moscas de la fruta por Pearl (1927) y la tasa de crecimiento exponencial estimada de esta población, si se eliminan los efectos de la limitación de recursos.

ando las tasas de nacimiento y muerte son iguales,  $r = 0$  y la población cesa de crecer. Cuando la tasa de muerte excede la tasa de nacimientos,  $r$  es negativa y la población declina.

Es obvio que ninguna población puede crecer indefinidamente; tarde o temprano alcanzará una densidad arriba de la cual los individuos no pueden obtener los recursos que necesitan para sobrevivir. Esta densidad es conocida como la *capacidad de carga* del ambiente. Para diferentes especies en distintos habitats, la capacidad de carga estará determinada por la competencia por recursos particulares. Para las plantas del desierto, el agua es típicamente el recurso limitante. Para muchos animales, el suplemento de alimento determina la capacidad de carga. Conforme una población se expande hacia la capacidad de carga, la tasa de crecimiento disminuye. Este proceso es representado típicamente por la ecuación logística (3) (Figura 10-1), la cual se aplicó primero al crecimiento poblacional por Verhulst (1838) y más tarde de nuevo por Pearl y Reed (1920):

$$\frac{dN}{dt} = rN - \frac{rN^2}{K} \quad (3)$$

representa el crecimiento exponencial. El efecto del segundo término ( $rN^2/K$ ), a menudo llamado resistencia ambiental, aumenta conforme  $N$  se hace más grande. Conforme  $N$  se aproxima a  $K$ , la tasa de crecimiento ( $dN/dt$ ) se aproxima a cero.

Hay varias suposiciones inherentes al uso de la ecuación logística para representar el crecimiento de la población. La primera de ellas es que la densidad de población se aproximará y después permanecerá estable alrededor de la capacidad de carga ( $K$ ), a menos que sea perturbada de otro modo. En la actualidad, la mayoría de las poblaciones fluctúan en densidad, aún las poblaciones mantenidas en laboratorio bajo condiciones ambientales constantes. Otra suposición es que la forma de la curva es simétrica arriba y abajo del punto medio. En realidad, pocos sistemas de población, aún en laboratorio, siguen la trayectoria exacta predicha por la logística. La importancia de la ecuación logística es su contribución a la ecología teórica. Captura los procesos más básicos de la dinámica de población: el crecimiento exponencial y los efectos de los factores que limitan el crecimiento. Variaciones de la ecuación logística han sido exploradas por muchos individuos; en realidad, es el fundamento de muchos trabajos en la ecología de poblaciones teórica. Lotka (1925) y Volterra (1926) extendieron el modelo logístico para describir la competencia entre especies y las interacciones depredador-presa. Estos modelos han sido adaptados ampliamente al modelo de impacto de los agentes de control biológico en sus poblaciones hospederas, lo que se discute más adelante. May (1974, 1976) utilizó una versión discreta en el tiempo de la logística para demostrar la posible existencia del caos determinístico en la dinámica de las poblaciones naturales. Este trabajo sugiere que algunas de las fluctuaciones erráticas en la densidad que caracterizan a la mayoría de las poblaciones, fueron causadas no por la influencia de factores al azar como las condiciones variables del clima sino por las propiedades matemáticas inherentes del crecimiento de población y a los límites del crecimiento, incluyendo el impacto de los enemigos naturales que están incorporados en la ecuación logística. Otras aplicaciones de la logística incluyen modelos de redes alimenticias e interacciones entre muchas especies en una comunidad. Entonces, los modelos teóricos de este tipo han jugado un papel importante en la ecología de poblaciones.

Aunque no hay duda en que la competencia por recursos confiere un límite superior al crecimiento de todas las poblaciones, parece claro que muchas poblaciones de animales y plantas persisten a densidades muy por debajo de cualquier capacidad de carga obvia, determinada por la disponibilidad de recursos. El control biológico está basado en la suposición que los enemigos naturales pueden reducir las poblaciones de la plaga a bajas densidades y que muchas de las especies plaga más importantes son organismos invasores que han escapado de los enemigos naturales que las mantenían a bajas densidades, debajo de su capacidad de carga, en su país de origen. El control biológico clásico busca reunir las plagas con dichos enemigos naturales.

## DEPENDENCIA DE LA DENSIDAD

Las bajas densidades características de la mayoría de las especies fluctúan dentro de un rango de valores bastante estrecho. Para que una población permanezca a densidad constante, la tasa de nacimientos + inmigración debe ser igual a la tasa de muertes + emigración. Cada individuo debe, en promedio, reemplazarse a sí mismo con una descendencia sobreviviente. En realidad, para cualquier especie que persista en un período evolutivo, la tasa promedio de ganancia debe igualar a la tasa de pérdida promedio aunque estas cantidades pueden variar considerablemente año tras año. Los organismos que tienen alta mortalidad la compensan produciendo bastante descendencia. Por esta razón fundamental, la mayoría de los ecólogos de poblaciones creen que la mayoría de las poblaciones son

estabilizadas por factores que son *dependientes de la densidad*. Tales factores influyen en la tasa de nacimiento o la de muerte en una forma que varía sistemáticamente con la densidad, por lo que las poblaciones convergen en densidades en las que la tasa de nacimiento y la de muerte son iguales, y la densidad está en equilibrio. Dichos factores actúan como un sistema de retroalimentación negativo que es análogo a la regulación de la temperatura de una habitación por un termostato. Si las densidades incrementan por encima del valor de equilibrio, la tasa de muerte excede a la de nacimientos, y la población regresa al equilibrio. Si las densidades se reducen por debajo del valor de equilibrio, la tasa de nacimientos excede a la tasa de muerte y la densidad aumenta.

Estos conceptos fueron introducidos a la ecología por Howard y Fiske (1911), quienes trabajaron en la importación de parasitoides de la polilla gitana *Lymantria dispar* L. a Norteamérica, uno de los primeros proyectos grandes del control biológico. Ellos creían que las poblaciones no podían persistir mucho, a menos que tuviesen cuando menos un factor dependiente de la densidad que cause que la fecundidad promedio balancee la mortalidad promedio. El término ‘dependiente de la densidad’ fue acuñado por Smith (1935), otro proponente inicial del control biológico.

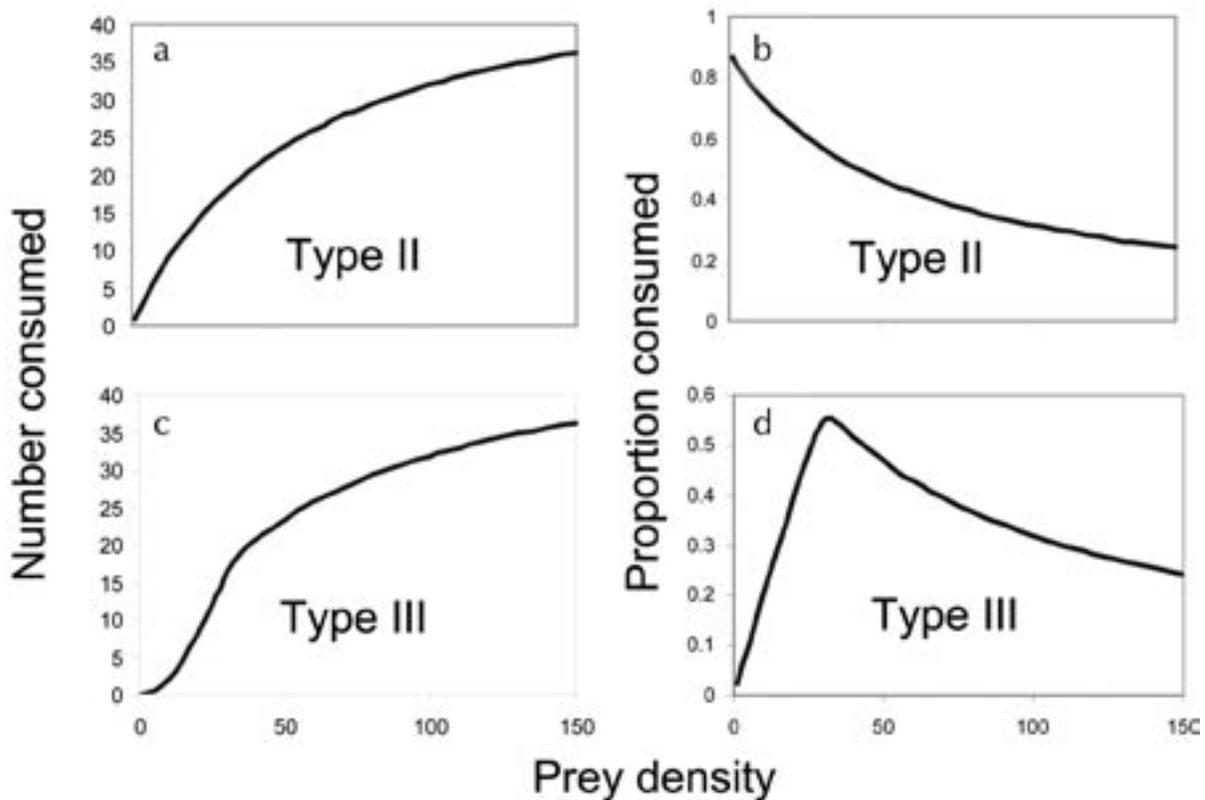
Los depredadores, patógenos y parasitoides a menudo causan mortalidad dependiente de la densidad a sus hospederos. La proporción o porcentaje de la población muerta por estos factores varía sistemáticamente con la densidad. Un aumento en la proporción que está muriendo con el incremento de la densidad es llamada *dependencia positiva de la densidad*; una disminución en la proporción que está muriendo al aumentar la densidad se llama *dependencia negativa o inversa de la densidad*. Un factor de mortalidad es *dependiente de la densidad* cuando la proporción muerta varía en formas que no están relacionadas con la densidad de población. Muchos factores abióticos, como la mortalidad causada por temperaturas debajo del punto de congelación, actúan en una forma que es independiente de la densidad. Aunque muchos ecólogos de poblaciones de insectos se enfocan en las fuentes de mortalidad, los cambios en la fecundidad dependientes de la densidad también pueden servir para estabilizar densidades o conducen a cambios en el crecimiento de la población, conforme aumenta la densidad. Ciertamente, la competencia por recursos es un proceso dependiente de la densidad que estabilizará una población en la capacidad de carga, si las causas de mortalidad no intervienen a densidades menores.

## RESPUESTAS FUNCIONALES Y NUMÉRICAS

La depredación o el parasitismo dependientes de la densidad pueden surgir de dos fuentes diferentes: la respuesta numérica y la respuesta funcional (Solomon, 1949). La *respuesta numérica* es un aumento en la densidad o el número de parasitoides o depredadores, en respuesta al incremento de la densidad del hospedero o de la presa. Puede originarse del aumento en la reproducción o de la supervivencia de la descendencia del parasitoide o depredador, inducida por aumentos en la disponibilidad de la presa o, a una escala local, puede surgir una respuesta de agregación donde parasitoides y depredadores son atraídos a sitios con alta densidad de presas.

La *respuesta funcional* es un aumento en el número de presas tomada por el depredador o el parasitoide a una densidad incrementada de la presa. Los estudios de Holling

(1959, 1965) produjeron importantes contribuciones al entendimiento de la respuesta funcional. En experimentos de laboratorio, Holling colocó depredadores individuales con diferentes números de presas. Él demostró que el número de presas consumidas en un intervalo específico de tiempo se incrementó con el número disponible de presas pero en una tasa decreciente hacia el máximo superior (**Figura 10-2a**). Este efecto es causado por un límite superior en la capacidad de consumo del depredador y por el incremento en la proporción de tiempo dedicada a manejar un mayor número de presas, a expensas del tiempo que pasa buscando presas. Por encima de este límite, los incrementos posteriores en la densidad de la presa no ocasionan un consumo más alto. La proporción de la presa consumida contra la densidad de presa declina en forma constante (**Figura 10-2b**), ilustrando que la respuesta funcional es inherentemente dependiente inversa a la densidad. Sin una respuesta numérica, no es factible que los depredadores y parasitoides establezcan una población de hospederos. El trabajo posterior de Holling demostró que, bajo algunas condiciones importantes, la respuesta funcional puede conducir a la depredación dependiente de la densidad positiva. Siempre que los aumentos en la densidad de presas resulten en algún cambio en la conducta de búsqueda del depredador o del parasitoide, como cuando buscan más eficientemente o concentran sus esfuerzos en una especie en particular, el número tomado se acelerará con el aumento en la densidad del hospedero (**Figura 10-2c**) y la proporción tomada se incrementará (**Figura 10-2d**) encima del ran-



**Figura 10-2.** Número de presas consumidas por el depredador y proporción correspondiente consumida por uno de respuesta funcional tipo II (**a, b**) y de tipo III (**c, d**) (adaptado de Holling, 1965).

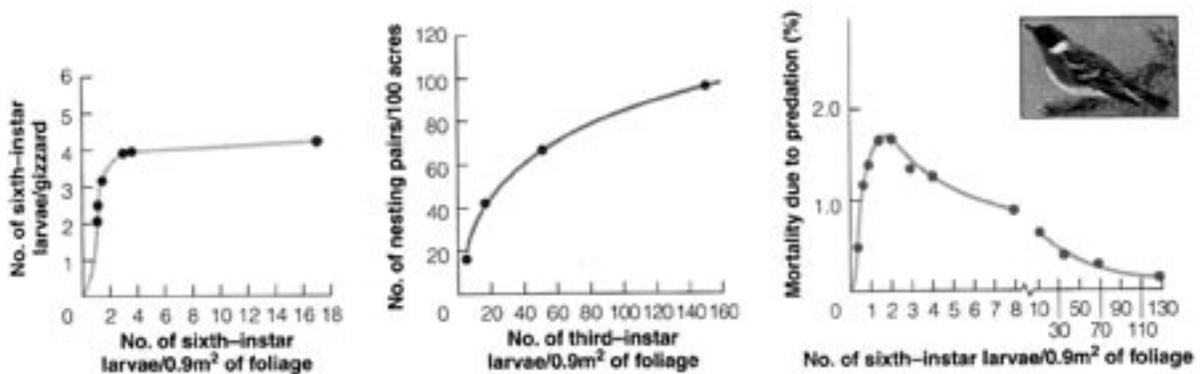
go más bajo de densidad de la presa. Holling la llamó una respuesta funcional tipo III, en contraste con el tipo II, el cual es la declinación continua en la proporción tomada, evidente siempre que no haya cambio en el comportamiento de búsqueda en respuesta a los cambios en la densidad de la presa (**Figura 10-2a,b**). Holling (1965) demostró una respuesta tipo III para musarañas buscando pupas de moscas sierra. Él imaginó que las respuestas tipo III son características de los vertebrados depredadores, los que tienen una capacidad relativamente alta de aprendizaje y cambio de comportamiento. Sin embargo, la respuesta funcional tipo III también se ha demostrado subsecuentemente en muchos insectos depredadores y parasitoides (ver p. ej., Hassell y Comins, 1977).

## ENEMIGOS NATURALES ESPECIALISTAS VS GENERALISTAS

Los enemigos naturales *especialistas* o *monófagos* son aquéllos que atacan una sola especie hospedera. Los *oligófagos* restringen sus ataques a un grupo de especies cercanamente emparentado. Los *generalistas* o *polífagos* atacan un amplio rango de especies hospederas. La distinción es importante porque los generalistas y los especialistas típicamente responden en forma muy diferente a los cambios en la densidad del hospedero. Es más probable que los especialistas exhiban una respuesta numérica a los cambios en densidad de su presa porque dependen sólo de esa fuente de alimento y su desarrollo estacional está ligado fuertemente con el de su presa. Los generalistas pueden exhibir poca o ninguna respuesta numérica porque dependen de muchos tipos de presas y pueden cambiar de una a otra, dependiendo cuál especie esté disponible. En realidad, es muy común para muchos enemigos naturales, especialmente los generalistas, exhibir dependencia inversa de la densidad, donde la mortalidad declina conforme aumenta la densidad de la presa y no puede entonces estabilizar densidades de las presas. Tales depredadores pueden, sin embargo, jugar un papel importante en la supresión de la densidad de la presa, aún cuando las densidades resultantes sean inestables o sean estabilizadas por otros factores. En sistemas anuales de cultivo, por ejemplo, el recurso vegetal y sus insectos plaga son efímeros y, a largo plazo, la estabilidad no es particularmente importante.

## DEPENDENCIA COMPLEJA DE LA DENSIDAD

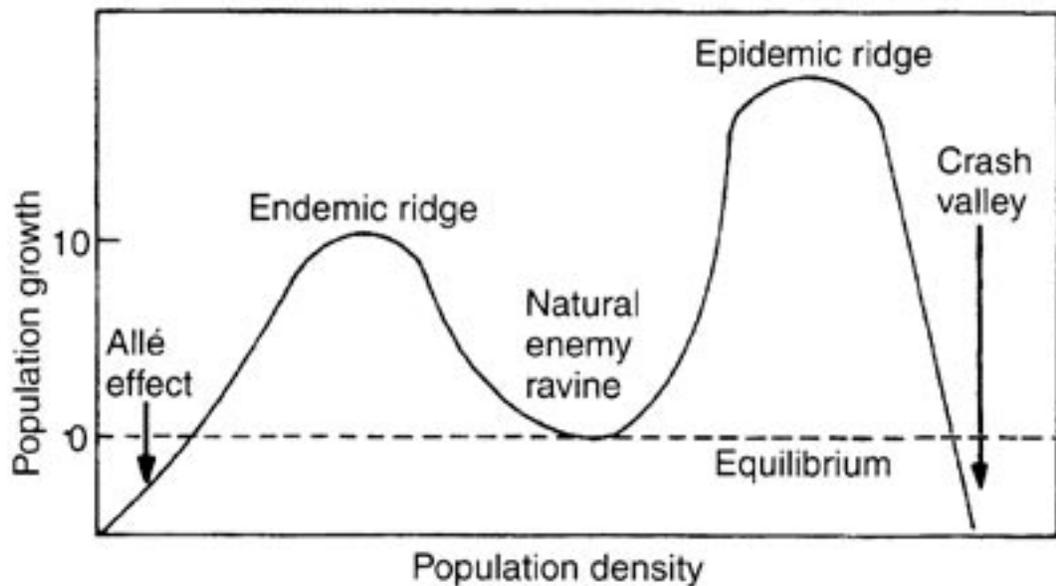
Muchos sistemas exhiben una *dependencia compleja de la densidad*, como cuando la mortalidad por enemigos naturales puede cambiar de positiva a negativa conforme aumenta la densidad del hospedero. Por ejemplo, la depredación por las aves sobre larvas de lepidópteros residentes en bosques, puede ser dependiente de la densidad más baja pero después cambia a dependencia inversa de la densidad conforme las densidades exceden las capacidades de los depredadores para responder numéricamente y la respuesta funcional se aproxima al límite superior del consumo de la presa (**Figura 10-3**) (Mook, 1963; Krebs, 2005). Bajo tales condiciones, la densidad de la presa puede “escapar” en una fase de explosión de población, la cual es característica de unas pocas especies. Las explosiones de población están sujetas típicamente a diferente grupo de factores dependientes de la densidad, como las enfermedades virales y el hambre, las que sólo son fuentes importantes de mortalidad cuando las densidades son altas. Estos factores pueden mantener poblaciones en un equilibrio a densidad alta pero más frecuentemente, causan el colapso de po-



**Figura 10-3.** Respuesta funcional (a) y respuesta numérica (b) de la curruca de pecho castaño (*Dendroica castanea*) a varias densidades del gusano de la yema de la picea *Choristoneura fumiferana* (Clemens) y el impacto combinado (c) en el porcentaje de larvas consumidas (datos de Mook, 1963; reimpresso con permiso de Krebs, 2005).

blaciones de vuelta a una fase endémica de baja densidad. En contraste, los depredadores generalistas que podrían consumir la mayoría de las presas individuales a baja densidad, es posible que sólo consuman una diminuta fracción de la población a densidad alta, aún cuando ataquen al mismo número o números más altos de individuos.

Southwood y Comins (1976) propusieron un “modelo sinóptico” como una característica general de los insectos que ocasionalmente entran a una fase de explosión de la población (**Figura 10-4**). Las primeras expresiones de esta idea pueden encontrarse en los escritos de Morris (1963) y de Campbell (1975). El modelo está representado por  $R_0$ , la tasa neta de reproducción, contra la densidad. En la figura resultante, la mayor mortalidad produce un “barranco del enemigo natural” (también llamado hoyo del depredador, ver



**Figura 10-4.** El modelo sinóptico de la dependencia compleja de la densidad (adaptado de Southwood y Comins, 1976; redibujado de Elkinton, 2003, con permiso de Elsevier).

Capítulo 27) a baja densidad, en el que la población es mantenida en equilibrio ( $R_0 = 1$ ) por los enemigos naturales. El “barranco del enemigo natural” separa dos “crestas”, una en la densidad alta y otra en la baja, donde la mortalidad es menor y la densidad de población aumenta. A densidad muy alta, otros factores de mortalidad como el hambre y la enfermedad causan que las poblaciones colapsen. En los extremos de la baja densidad un “efecto Allee” (Allee, 1931) entra en juego, causado por el fallo de los individuos para encontrar pareja y reproducirse. Las poblaciones en este rango declinan inexorablemente hacia la extinción. Tales densidades bajas son infrecuentes en la mayoría de las poblaciones naturales pero los efectos Allee han sido propuestos ampliamente como una razón por la que nuevos invasores a menudo van hacia la extinción y no consiguen establecerse, y el por qué los agentes de control biológico fallan en establecerse, si son liberados en números inadecuados (Hopper y Roush, 1993; Liebhold y Bascombe, 2003).

El modelo de Southwood y Comins ejemplifica un *sistema de equilibrio múltiple*, lo cual significa que la población está regulada y potencialmente estabilizada a más de una densidad. Morris (1963) propuso un modelo para el gusano de la yema de la picea *C. fumiferana* y el mecanismo que él imaginó está ilustrado en la **Figura 10-3c**. La depredación por generalistas es positivamente dependiente de la densidad a baja densidad pero inversamente dependiente a densidad alta. Se hace notar, sin embargo, que la mortalidad máxima causada por la curruca de pecho castaño en la **Figura 10-3c** es de 2% y que este pájaro es sólo uno de un grupo grande de enemigos naturales que atacan al gusano de la yema. El análisis subsecuente de la dinámica de población del gusano de la yema de la picea por Royama (1984), rechazó específicamente el modelo de equilibrio múltiple para este sistema. Por tanto, es importante entender que el modelo de Southwood y Comins es una descripción general pero no necesariamente universal, de los sistemas de explosión de la población.

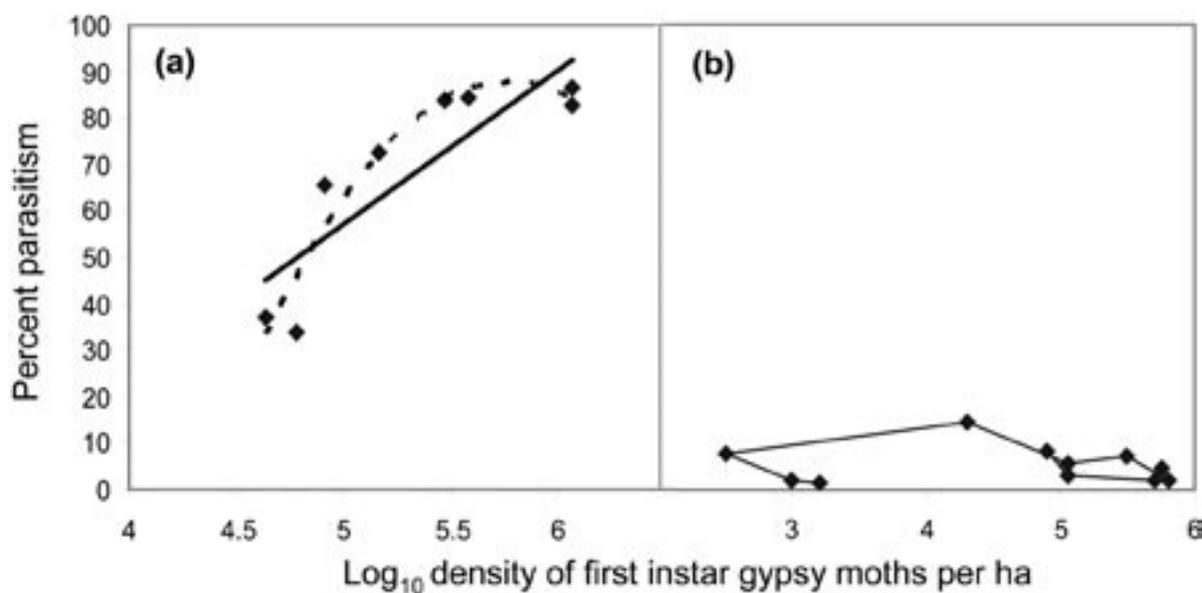
El modelo conceptual de Southwood y Comins (1976) cristaliza el pensamiento acerca de un atributo de los agentes de control biológico que ha sido obvio por mucho tiempo para los practicantes del control biológico. Algunos agentes son efectivos en suprimir o mantener densidades bajas del hospedero (en el barranco del enemigo natural) mientras que otros son efectivos solamente a densidad alta y pueden ser responsables de terminar las densidades de las explosiones de población. En el sistema de la polilla gitana, por ejemplo, se piensa que las densidades bajas del hospedero son mantenidas principalmente por la depredación de mamíferos pequeños (Liebhold *et al.*, 2000) mientras que las densidades de explosión de la población son reducidas invariablemente por una enfermedad viral (Doane, 1976). Es típico que las epidemias de enfermedades por baculovirus entre insectos están asociadas con densidades altas. Esto se origina en el modo de transmisión. Los insectos se infectan cuando ingieren partículas virales emitidas por hospederos muertos o moribundos, un evento que ocurre raramente a baja densidad pero con muy alta frecuencia a densidad alta. Los parasitoides también varían en su efectividad con la densidad de hospederos. Muchos sistemas hospedero/parasitoide son mantenidos indefinidamente a baja densidad del hospedero por los parasitoides que tienen buena habilidad de búsqueda; ellos pueden localizar hospederos y causar altos niveles de mortalidad cuando los hospederos son muy escasos. Los agentes con esta habilidad son considerados candidatos sobresalientes para el control biológico. Otros parasitoides, sin embargo, son más

efectivos a densidades de explosión de poblaciones. Por ejemplo, el taquinido parasitoide *Cyzenis albicans* (Fallén) es citado ampliamente como un éxito importante del control biológico al controlar las invasiones de la polilla de invierno *Operophtera brumata* (L.) en Nueva Escocia (Embree, 1960, 1965) y Colombia Británica, Canadá (Roland y Embree, 1995). El parasitoide causa alta mortalidad y la reducción a altas densidades pero el parasitismo es mucho menor en densidades endémicas, las cuales son mantenidas principalmente por escarabajos depredadores (Roland 1994; Roland y Embree, 1995). Una razón importante para esto es que *C. albicans* pone huevos microtipo en la superficie foliar que deben ser consumidos por el hospedero para poder ser infectado y *C. albicans* es atraído al follaje defoliado donde pone sus huevos. Cuando declinan las densidades de la polilla de invierno a niveles inferiores, no puede causar defoliación significativa y *C. albicans* no es capaz de encontrar follaje apropiado para la oviposición o desperdicia sus huevos en follaje dañado por otras especies.

Todos los proponentes iniciales del control biológico (Nicholson, 1957; DeBach, 1964a; Huffaker y Messenger, 1964) no tenían duda en que la dependencia de la densidad era una característica clave de los sistemas exitosos de control biológico. El grado en que los ataques del enemigo natural necesita ser dependiente de la densidad nunca ha sido resuelto por completo. Murdoch *et al.* (1995) consideraron varios estudios de los casos de los proyectos de control biológico más exitosos en la historia y concluyeron que casi ninguno mostró evidencia convincente de la dependencia de la densidad. Estos ejemplos incluyeron a *C. albicans* controlando a la polilla de invierno *O. brumata* en Canadá y a los parasitoides *Aphytis* controlando a la escama roja de California *Aonidiella aurantii* (Maskell). Este último sistema ha sido estudiado intensamente por Murdoch y sus colegas (resumido recientemente por Murdoch *et al.*, 2005) y todavía no hay evidencia de que la dependencia de la densidad haya sido detectada. Aquí se discuten ambos ejemplos.

La falla en muchos sistemas para demostrar la mortalidad dependiente de la densidad, causada por agentes exitosos de control biológico, se origina en la posibilidad que la persistencia de muchos de ellos fue principalmente un proceso de *metapoblación*. Dicho término, acuñado por Levins (1969), se refiere a la idea de que las poblaciones naturales de la mayoría de las especies consisten de muchas subpoblaciones que están parcialmente aisladas una de otra y que la dispersión de los individuos entre las subpoblaciones ocurre en un grado limitado. Se ha sugerido por mucho tiempo que los enemigos naturales pueden realmente conducir a sus hospederos y, por consecuencia, a ellos mismos, a la extinción dentro de estas subpoblaciones. Con tal de que esto pase en forma asincrónica entre subpoblaciones, la dispersión y la emigración de hospederos y enemigos naturales entre subpoblaciones podría recolonizar las subpoblaciones extintas, y la metapoblación como un todo podría persistir indefinidamente. Nicholson y Bailey (1935) invocaron esta idea para explicar la persistencia de los sistemas hospedero-parasitoide de cara a las extinciones predichas por su modelo. Andrewartha y Birch (1954) usaron esa idea para explicar la persistencia de muchas especies en la ausencia de los procesos dependientes de la densidad. Varios investigadores han intentado modelar los procesos de metapoblación (ver Hanski, 1989 para su revisión) y han demostrado que pueden realmente causar la persistencia prolongada de la población pero no indefinida, en ausencia de factores estabilizadores dependientes de la densidad.

La mayoría de los estudios de campo de agentes de control biológico toma medidas del porcentaje de parasitismo o de mortalidad en parcelas repetidas para una o más generaciones. Las parcelas de mortalidad contra la densidad del hospedero revelan una *dependencia espacial de la densidad* que es una variación de la mortalidad y la densidad entre poblaciones en diferentes localidades. En contraste, el trabajo teórico en modelos de sistemas de población se enfoca en la *dependencia temporal de la densidad*, que representa la variación entre generaciones del hospedero en una sola localidad. Es importante entender que la dependencia espacial de la densidad puede o no conducir inevitablemente a la dependencia temporal de la densidad. Todo depende de los detalles de las respuestas funcional y numérica que resultan en la dependencia de la densidad de los ataques de los enemigos naturales. Por ejemplo, Gould *et al.* (1990) demostraron que la mortalidad de la polilla gitana causada por el parasitoide taquírido generalista *Compsilura concinnata* (Meigen), se incrementó dramáticamente con la densidad de la polilla gitana en una serie de poblaciones experimentales, creadas en parcelas de 1 ha con diferentes densidades en varias localidades en el mismo año (Figura 5a). La respuesta dependiente de la densidad fue evidentemente de comportamiento por parte de la mosca. No estuvo clara la extensión a la cual tales respuestas ocurrirían en estudios donde la densidad varió temporalmente en lugar de espacialmente. Sólo en estudios posteriores se midió la respuesta reproductiva de la mosca a cambios en la densidad de la polilla gitana. En el caso de *C. concinnata*, una respuesta numérica a través de las generaciones de la polilla gitana estuvo altamente restringida a su naturaleza multivoltina que requiere completar en sus hospederos de 3



**Figura 10- 5.** (a) Porcentaje de mortalidad de la polilla gitana *Lymantria dispar* (L.) causado por la mosca parasítica *Compsilura concinnata* (Meigen) en una serie de poblaciones experimentales con diferente densidad, el mismo año (de Gould *et al.*, 1990); (b) Serie de tiempo del porcentaje de mortalidad causado por *C. concinnata* en un estudio de 10 años de la polilla gitana, en poblaciones que ocurren en forma natural (de Williams *et al.*, 1992). La línea gruesa en 10-5B conecta generaciones consecutivas. Las densidades de la polilla gitana fueron convertidas partiendo de masas de huevos/ha en el original a larvas de primer estadio/ha, asumiendo que cada masa de huevos daba origen a 300 larvas (figuras redibujadas con permiso de Elsevier).

a 4 generaciones, tarde en el verano. En realidad, un estudio del parasitismo en 10 años, en poblaciones de polilla gitana que ocurrieron en forma natural (Williams *et al.*, 1992) no reveló evidencia de la dependencia temporal de la densidad y mucho menores niveles de parasitismo por *C. concinnata* (Figura 10-5b). Una parte importante de la diferencia entre los dos estudios fue la escala espacial. Explosiones de población de la polilla gitana tienden a ocurrir sincronizadamente en la escala espacial de muchos km<sup>2</sup>. La habilidad de esta mosca para regular densidades bajas de polilla gitana no está determinada. Es posible que realmente pueda jugar un papel estabilizador en la supresión de explosiones incipientes de la población que ocurren en una escala espacial no mayor de unas pocas hectáreas. Otros estudios han demostrado que la dependencia de la densidad es detectable en algunas escalas espaciales pero no en otras, notablemente el trabajo de Heads y Lawton (1983) sobre el minador de la hoja del acebo (*Phytomyza ilicis* Curtis).

## DETECCIÓN DE LA DEPENDENCIA DE LA DENSIDAD

Algunas de las dificultades para detectar la dependencia de la densidad en poblaciones naturales, son de naturaleza estadística. Los datos de población que han sido analizados para la dependencia de la densidad son de dos tipos fundamentales. En algunos sistemas, hay datos de porcentaje de parasitismo o de mortalidad así como mediciones de la densidad del hospedero. En otros sistemas, los únicos datos disponibles son los números de hospederos presentes en generaciones sucesivas. Los datos del último tipo son conocidos como *datos de series de tiempo* y se han propuesto diversas pruebas para detectar en ellos la existencia de los procesos dependientes de la densidad. Si las poblaciones fueran reguladas por factores dependientes de la densidad, entonces las densidades tenderían a incrementarse a baja densidad y a disminuir en alta densidad. Por tanto, el cambio en lotes

de población ( $R$ ), donde  $R = \log \frac{N_{t+1}}{N_t}$  vs  $\log N_t$  debería tener pendiente negativa en las

poblaciones reguladas (ver p. ej., Smith, 1961). Sin embargo, varios investigadores demostraron que los análisis de regresión aplicados a parcelas de este tipo eran tendenciosos y que típicamente tendrían una pendiente negativa, sugiriendo una dependencia positiva de la densidad aún cuando no existiera (Watt, 1964; Eberhardt, 1970; Royama, 1992). Autores subsecuentes propusieron pruebas estadísticas más sofisticadas que involucren las de bootstrap o técnicas relacionadas (Pollard *et al.*, 1987; Dennis y Taper, 1994). Estas pruebas también tienen limitaciones estadísticas. En primer lugar, carecen de poder estadístico. Se necesitan datos de 20-30 generaciones para encontrar dependencia de la densidad confiable, si existe (Solow y Steele, 1990; Dennis y Taper, 1994). Los conjuntos de datos tan grandes son escasos en ecología. En segundo lugar, la presencia ubicua de la medición del error puede desviar estas pruebas (Shenk *et al.*, 1998; Freckelton *et al.*, 2006).

Los problemas para detectar la dependencia de la densidad son menos severos cuando los datos son de porcentaje de mortalidad en estados de vida particulares y de densidad del hospedero en generaciones sucesivas. Sin embargo, los puntos de datos no son independientes de una generación a la siguiente, por lo que la regresión estándar de cuadrados

mínimos no es válida si se aplica a datos de este tipo. Vickery (1991) ofrece una solución del remuestreo similar a la de Pollard *et al.* (1987) para datos de series de tiempo, tal como se discutió antes.

Los retrasos de tiempo en las respuestas dependientes de la densidad son comunes en los sistemas de población. Por ejemplo, es típico que un depredador o parasitoide responda numéricamente a los cambios en la densidad de su hospedero pero esta respuesta típicamente se retrasa al menos una generación, en relación con el hospedero. El resultado es que la densidad máxima del depredador y, por tanto, máxima mortalidad del hospedero, ocurrirá después de que el hospedero ha declinado dramáticamente, después de alcanzar su máxima densidad. Las parcelas de mortalidad vs densidad pueden no revelar una relación positiva entre las dos, aún si está claro que el depredador está regulando a su hospedero. Tales respuestas son conocidas como *dependencia retrasada de la densidad*. Un grupo diferente de técnicas se ha desarrollado para detectarla.

La primera de estas técnicas fue de naturaleza gráfica (Hassell y Huffaker, 1969; Varley *et al.*, 1973). Turchin (1990) y Royama (1992) propusieron pruebas estadísticas basadas en los métodos analíticos de Box y Jenkins (1976) que tenían amplia aplicación en econometría y en ciencias físicas. Turchin (1990) usó este método para demostrar que datos de series de tiempo en 10 de 14 especies de Lepidoptera de bosques en Europa presentaban una significativa dependencia retrasada de la densidad. Otros autores han señalado las limitaciones estadísticas de estos procedimientos (p. ej., Williams y Liebhold, 1995). La conclusión es que, detectar la dependencia de la densidad cuando existe o evitar la demostración falsa de la dependencia de la densidad, sigue siendo un reto en los sistemas de muchas poblaciones.

## MODELOS DE POBLACIÓN

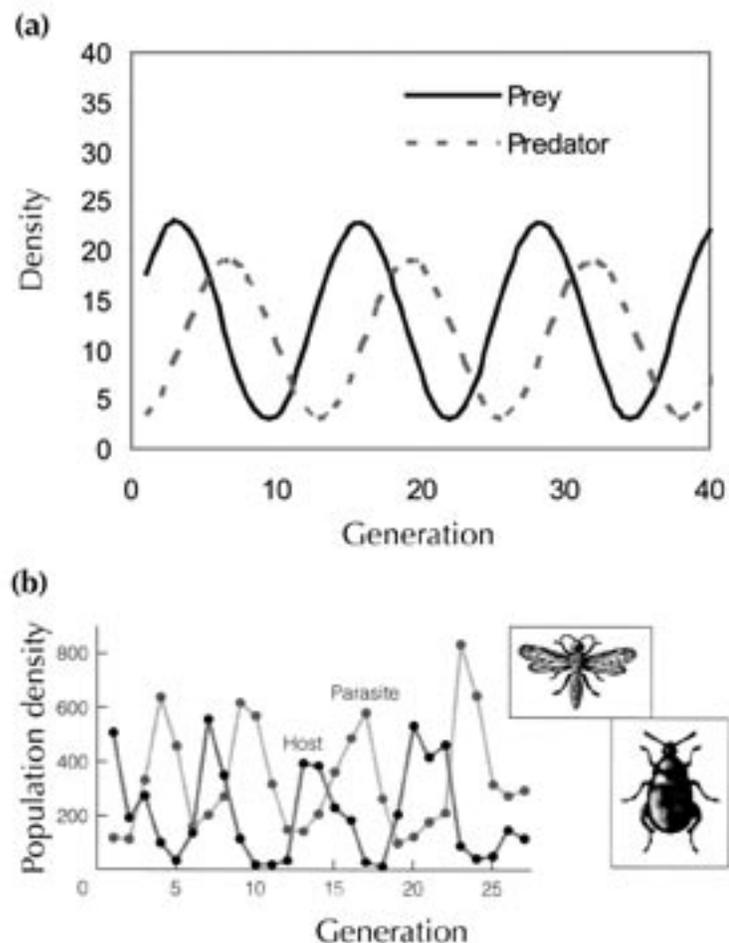
### MODELOS DE LOTKA-VOLTERRA

Un enfoque importante de la ecología de poblaciones ha sido desarrollar modelos de población para estudiar los efectos de los enemigos naturales sobre su presa. Mucho se ha avanzado desde las expresiones matemáticas simples que relacionan la densidad de la presa con los cambios en la densidad de los depredadores o parasitoides especialistas. Un enfoque, iniciado por A. J. Lotka (1925) y V. Volterra (1926) vincula una modificación simple a la ecuación logística, agregando un término que representa el consumo de presas en densidades del hospedero y del depredador:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= r_1N - k_1PN, \\ \frac{dP}{dt} &= -r_2P + k_2PN,\end{aligned}\tag{7}$$

donde  $N$  y  $P$  son las densidades respectivas del hospedero y del depredador, y las tasas de crecimiento de la población dadas por  $dN/dt$  y  $dP/dt$ . En la primera ecuación, el primer término representa el crecimiento exponencial del hospedero ( $r_1N$ ) en ausencia del depredador mientras que en la segunda ecuación, el primer término representa la disminución exponencial del depredador ( $-r_2P$ ) en ausencia del hospedero. El segundo término en cada

ecuación representa los efectos de la depredación, la cual es determinada por la tasa de encuentro del hospedero y el depredador, y es proporcional a  $P \cdot N$ . El modelo predice *una oscilación depredador-presa* (Figura 10-6a), caracterizada por la dependencia retrasada de la densidad. Los cambios en la densidad del depredador o del parasitoide se retrasan después de los de su hospedero. Las tasas de ataque más altas sobre el hospedero ocurren a una densidad máxima del depredador, la cual ocurre después de que ha declinado la densidad de la población del hospedero. Los estudios de laboratorio de la interacción depredador-presa frecuentemente muestran tales oscilaciones depredador-presa como en el bien conocido estudio de Utida (1957), con un parasitoide del gorgojo del fríjol Azuki *Callosobruchus chinensis* (L.) (Figura 10-6b). Las implicaciones para el control biológico fueron que deberían esperarse poblaciones del hospedero que fluctúen después del establecimiento de un agente de control biológico, más bien que persista necesariamente a una densidad de equilibrio constante.



**Figura 10-6.** (a) La oscilación depredador-presa como lo predice un modelo de Lotka –Volterra (según Elkinton, 2003); (b) Oscilación hospedero-parasitoide del picudo del fríjol Azuki en cultivo de laboratorio (según Utida, 1957; reimpresso con permiso de Krebs, 2005).

## MODELOS HOSPEDERO-PATÓGENO

Anderson y May (1980, 1981) desarrollaron modelos para la interacción de hospederos y patógenos, análogos a los de Lotka y Volterra para depredador y presa. En su fórmula, los hospederos existen en dos estados: susceptible  $S$  e infectado  $I$ . Ellos presentaron una serie completa de modelos. La anotada a continuación (modelo G de Anderson y May, 1981 sigue la anotación usada por Dwyer, 1991) es para entomopatógenos que tienen un estado de transmisión de vida libre  $P$  como las esporas de hongos patógenos o los cuerpos de oclusión de los baculovirus de insectos:

$$\frac{dS}{dt} = r(S + I) - bS - vSP \quad (8)$$

Tasa de cambio de individuos susceptibles = reproducción – muertes no por enfermedad – transmisión

$$\frac{dI}{dt} = vSP - (\alpha + b)I \quad (9)$$

Tasa de cambio de individuos infectados = transmisión – muerte de individuos infectados

$$\frac{dP}{dt} = \lambda I - \mu P - v(S + I)P \quad (10)$$

Tasa de cambio de patógenos en el ambiente = liberación desde individuos no infectados – descomposición del patógeno – consumo de patógenos por el hospedero

Aquí  $S$  es la densidad (o número) de hospederos susceptibles,  $I$  es la densidad de hospederos infectados,  $P$  es la densidad de patógenos de vida libre afuera del hospedero. El modelo expresa las tasas de cambio instantáneo de estas tres variables. Los parámetros de la tasa *per capita* son:  $v$  es la constante de transmisión (esencialmente la tasa de encuentros de hospedero y patógeno),  $r$  es la tasa reproductiva del hospedero,  $b$  es la tasa de muerte no inducida por patógenos,  $\alpha$  es la tasa de muerte inducida por patógenos,  $\lambda$  es el número de partículas del patógeno (progenies) producidas por un cadáver de un hospedero infectado, y  $\mu$  es la tasa de descomposición del patógeno fuera del hospedero. Los términos en el modelo original que representan la recuperación de hospederos desde la infección son omitidos porque la recuperación es considerada insignificante en la mayoría de las asociaciones insecto forestal/baculovirus.

Anderson y May aplicaron sus modelos al gusano europeo de la yema del alerce *Zeiraphera diniana* Guenée, un insecto que periódicamente defolia bosques de alerce en los Alpes europeos. Ellos estimaron parámetros del modelo, partiendo de la literatura, y encontraron que su modelo predijo oscilaciones en la densidad del hospedero que concuerdan cercanamente a las registradas en el campo por Auer (1968). Oscilaciones regulares de la densidad han sido reportadas desde hace tiempo para varios insectos forestales. El trabajo pionero de Anderson y May sugirió que los patógenos podrían ser responsables de estas oscilaciones. Además, demostraron que existe un umbral de densidad del hospedero debajo del cual las infecciones no pueden ser sostenidas en la población del hospedero y la persistencia del patógeno depende de su habilidad para sobrevivir en el ambiente, fuera del hospedero. Entonces, aún cuando la prevalencia del patógeno declina a cero en la

fase de baja densidad del hospedero, no importa si solo el patógeno fue responsable de la conducta dinámica que involucra ciclos de explosiones de población (al menos en el modelo). Es importante notar, sin embargo, que varios estudios en el gusano de la yema del alerce han sugerido que otros factores, incluyendo los efectos de la defoliación en la calidad de la planta hospedera (Benz, 1974), pueden causar los ciclos de población y que algunas explosiones de población de la plaga no han sido acompañadas por epizootias del virus (Baltensweiler y Fischlin, 1988). Este ejemplo ilustra el punto importante de que un modelo puede mimetizar con éxito un conjunto particular de datos pero que no implica que el modelo necesariamente sea una descripción correcta del sistema.

Los modelos de Anderson-May han sido extendidos por muchos investigadores a otros sistemas hospedero-patógeno y los modelos que se adaptaron incluyen factores adicionales y detalles de la biología hospedero-patógeno. Por ejemplo, Briggs y Godfray (1995) agregaron la estructura del estado de vida (p. ej., larvas, pupas, adultos) a los modelos de Anderson/May e investigaron la conducta de versiones alternas, incluyendo aquéllas en que sólo el estado larval es susceptible y la transmisión puede o no ocurrir hasta después de la muerte de los hospederos infectados. Sus modelos exhibieron una dinámica compleja, incluyendo la ocurrencia de ciclos con duraciones iguales o menores al tiempo de desarrollo del hospedero. Briggs y Godfray (1996) exploraron la conducta de los modelos donde el hospedero es regulado a un equilibrio de baja densidad por algunos otros factores pero ocasionalmente escapa a una fase de explosión de población que está regulada por el patógeno. Dwyer *et al.* (2004) aplicaron un modelo similar al sistema de la polilla gitana.

## MODELOS DE NICHOLSON-BAILEY

Una clase diferente de modelos, apropiada para poblaciones de parasitoides y hospederos con generaciones discretas, fue iniciada por Thompson (1924) y Nicholson y Bailey (1935). Estos modelos fueron ecuaciones de diferencia, en contraste con las ecuaciones diferenciales del tipo de Lotka-Volterra. La forma general del modelo expresa la densidad del hospedero o de la presa  $N$  en la generación  $t+1$  como:

$$N_{t+1} = \lambda N_t f(N_t, P_t), \quad (11)$$

donde  $\lambda$  es la tasa de aumento por generación del hospedero en ausencia de parasitismo y  $f(N_t, P_t)$  es la proporción de los hospederos que escapan al parasitismo en la generación previa ( $t$ ). Similarmente, el número de parasitoides en la siguiente generación  $P_{t+1}$  es dado por:

$$P_{t+1} = cN_t [1 - f(N_t, P_t)], \quad (12)$$

donde  $(1-f(N_t, P_t))$  es la proporción de hospederos atacados por parasitoides en la generación  $t$ , y  $c$  es el número de la progenie sobreviviente del parasitoide producida por el hospedero parasitado. La notación  $f(N_t, P_t)$  tiene vigencia para cualquier función de  $N_t$  y  $P_t$ . Variaciones en el modelo involucran la incorporación de diferentes factores en  $f(N_t, P_t)$ . La versión más simple para  $f(N_t, P_t)$  propuesta originalmente por Thompson (1924) y en una forma diferente por Nicholson y Bailey (1935), asume que todos los hospederos son

igualmente posibles de ser atacados y que los parasitoides buscan “al azar”, de manera que la proporción que escapa está dada por el término cero de la distribución de Poisson. En otras palabras, los ataques u oviposiciones del parasitoide están distribuidas al azar entre los hospederos disponibles, incluyendo los ya parasitados, y entonces la proporción de los que escapan a los ataques es dada por  $f(N_t, P_t) = e^{-aP_t}$ . El parámetro ‘a’ es una medida de la eficiencia de búsqueda del parasitoide. Este modelo predice que los hospederos y parasitoides experimentarán oscilaciones en la densidad de amplitud aún en aumento hasta que ambos se extingan. Como se indicó antes, Nicholson y Bailey invocaron los procesos de metapoblación como una explicación posible para la persistencia a largo plazo de tales sistemas, pero Nicholson (1957) fue un proponente principal de la existencia universal de factores estabilizadores de la dependencia de la densidad en poblaciones naturales. Al inicio de los 1960s, M. P. Hassell, R. M. May y sus colegas empezaron una exploración, extendida por varias décadas, de los factores que estabilizarían las interacciones hospedero-parasitoide en modelos de este tipo. Estos factores incluyeron la *interferencia mutua de parasitoides, la agregación de los hospederos o de los ataques de los parasitoides y la variación en la susceptibilidad del hospedero*. La agregación de los ataques del parasitoide pueden ser dependientes de la densidad, la cual es dirigida hacia áreas con alta densidad de hospederos (Hassell y May, 1973) o puede no estar relacionada o ser independiente de las áreas con alta densidad de hospederos (May, 1978); ambas clases de agregación estabilizarán los modelos de Nicholson-Bailey (Pacala y Hassell, 1991). Revisiones de esta literatura pueden ser encontradas en Hassell (2000). El modelo propuesto por May (1978) para la agregación de los ataques del parasitoide, independiente de la densidad del hospedero ilustra muy bien esta clase de modelos:

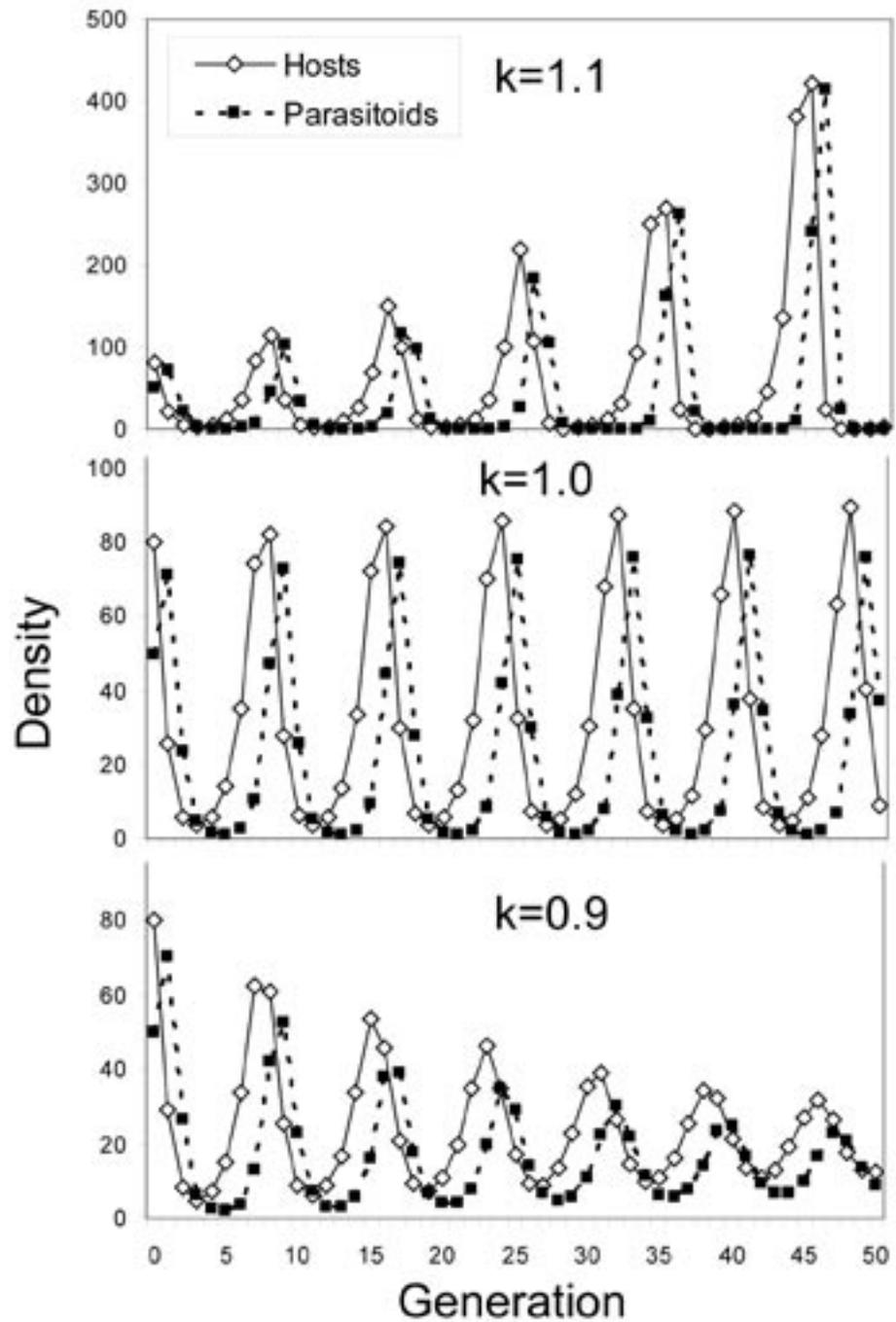
$$N_{t+1} = N_t \lambda \left( 1 + \frac{aP_t}{k} \right)^{-k} \quad (13)$$

Aquí, la sobrevivencia del hospedero  $f(N, P) = \left( 1 + \frac{aP_t}{k} \right)^{-k}$  es el término cero de la dis-

tribución binomial negativa que es ampliamente usada para representar patrones de dispersión agregada. El parámetro k es una medida de agrupación o agregación, en este caso de ataques del parasitoide. May (1978) demostró que los valores de  $k < 1$  (alta agregación) produjeron oscilaciones disminuidas que convergían en una densidad de equilibrio mientras que los valores de  $k > 1$  (baja agregación) produjeron oscilaciones divergentes que resultaron en la eventual extinción del hospedero y el parasitoide, como en el modelo original de Nicholson-Bailey (**Figura 10-7**).

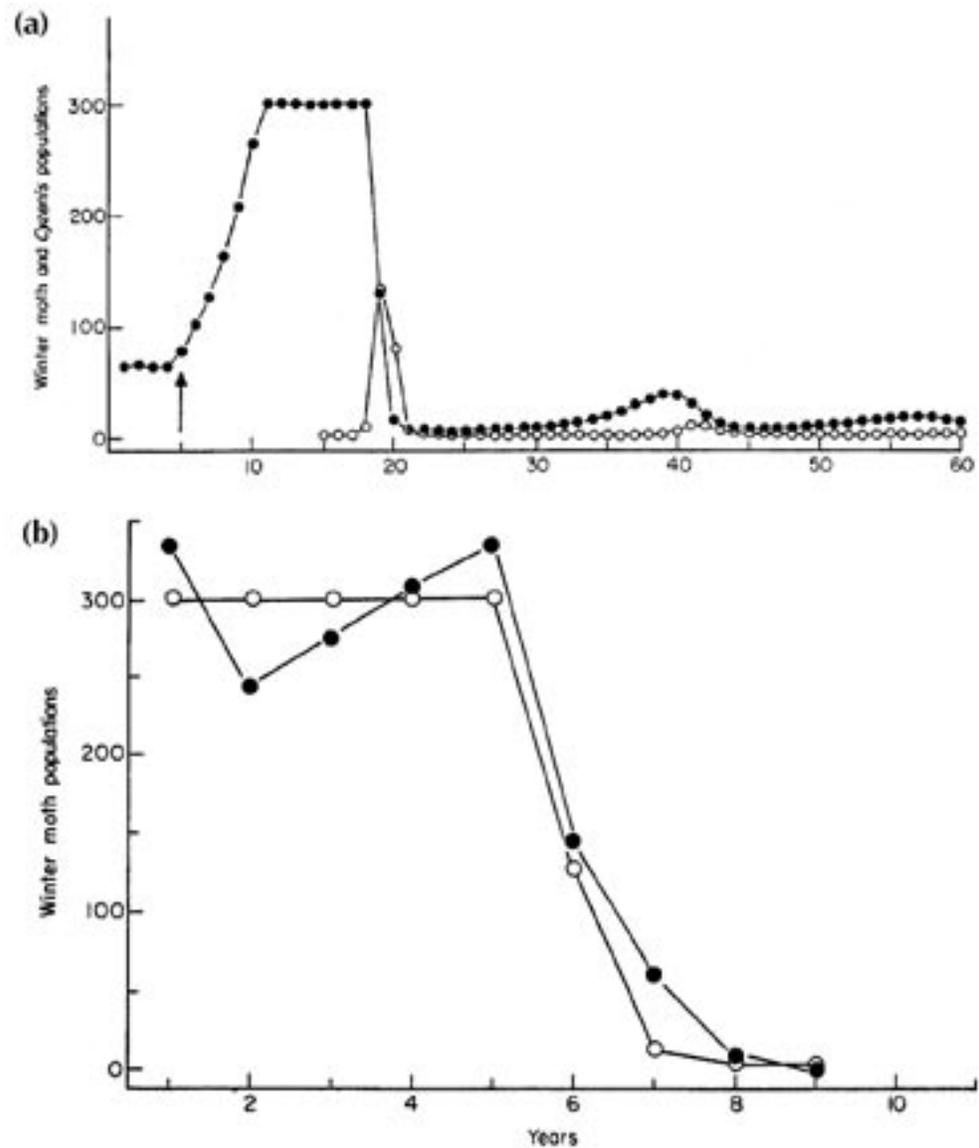
## APLICACIÓN AL CONTROL BIOLÓGICO DE LA POLILLA DE INVIERNO

La mayoría del trabajo con modelos del tipo de Nicholson-Bailey se ha enfocado en la exploración de varias ideas teóricas, como las características generales que causan la estabilidad completa. Sin embargo, Hassell (1980) usó sólo una versión ligeramente más compleja de (13) para modelar explícitamente uno de los éxitos del control biológico



**Figura 10-7.** Efectos estabilizadores de la agregación del parasitoide, independientes de la densidad del hospedero en el modelo de May (1978). Cuando la agregación es baja ( $k > 1.0$ ), el modelo predice oscilaciones en aumento que resultan en la eventual extinción del hospedero y el parasitoide. Cuando la agregación es alta ( $k < 1.0$ ), el modelo converge en un equilibrio estable.

más notables de todos los tiempos: el control de la polilla de invierno *O. brumata* en Nueva Escocia, Canadá, con la introducción del taquinido parasitoide *C. albicans* (Embree, 1960, 1965). El modelo fue posible debido a los estudios detallados del ciclo vital de la polilla de invierno, efectuados por Varley y Gradwell (1968, Varley *et al.*, 1973) en Inglaterra y de las explosiones de población de la polilla de invierno por Embree (1965), antes y después de que la población fuera suprimida permanentemente por la liberación de *C. albicans*. La información de esta tabla de vida condujo a Hassell a dividir la tasa de incremento generacional completa  $\lambda$  en los componentes debidos a la fecundidad ( $f$ ) y a la sobrevivencia  $s$  de estados vitales sucesivos, debida a la acción de otros factores de mortalidad:  $\lambda = f s_1 s_2 \dots s_n$ . En algunos casos, la sobrevivencia de estados vitales fueron funciones de la densidad del hospedero. Para modelar el impacto del parasitismo de *C. albicans*, Hassell usó el mismo término de la binomial negativa como en la ecuación (13) y estimó el parámetro de agregación  $k$  de datos de campo, en los números de larvas de *C. albicans* por larva de la plaga, en datos colectados en el sitio de campo de Varley y Gradwell en Inglaterra. Él encontró que  $k$  aumentó con la densidad del hospedero, por lo que en su modelo,  $k$  no fue una constante como en May (1978) sino una función de la densidad del hospedero. Otros cambios agregaron una respuesta funcional a los estimados del parámetro de eficiencia de búsqueda 'a'. Para más detalles, ver Hassell (1980). El modelo resultante hizo un extraordinario trabajo al estimar el patrón temporal observado de la disminución de la polilla de invierno y el aumento del parasitismo en Nueva Escocia (**Figura 10-8**) como fue documentado por Embree (1965, 1966, 1971) así como el equilibrio resultante a baja densidad, y las fluctuaciones periódicas en la densidad de la polilla de invierno. El trabajo complementario de Roland (1994) exploró el papel de los depredadores pupales en el mantenimiento de las poblaciones canadienses de la polilla de invierno a baja densidad, en una forma completamente similar a la documentada por Varley y Gradwell en Inglaterra. Roland (1988) elaboró la hipótesis de que la presencia de *C. albicans* ayudó a proporcionar una fuente alimenticia a los depredadores de pupas en los meses de invierno, reforzó las poblaciones de depredadores que después tuvieron un mayor impacto en las pupas de la polilla de invierno en el verano y contó para el incremento de la depredación de la polilla de invierno que el análisis de Roland sugirió que ayudaron a causar el colapso de las poblaciones de alta densidad de la plaga en Norteamérica. Como se indicó antes, el que un modelo pronostique exactamente la dinámica completa de un sistema de población en un conjunto dado de datos, no implica que el modelo sea necesariamente un conteo completo o correcto de cómo trabaja el sistema. Modelos alternativos, basados en otras fuentes de mortalidad, también podrían funcionar bien. Por tanto, mientras el modelo de construcción es un componente importante de cualquier tentativa para entender el comportamiento de un sistema, cualquier modelo debería ser recibido con sano escepticismo.



**Figura 10-8.** Aplicación de la versión modificada del modelo de May (1978) por Hassell (1980) para predecir la dinámica de los ataques de *Cyzenis albicans* (Fallén) a la polilla de invierno en Nueva Escocia. Figura de Hassell (1980) con permiso. **(a)** Densidad simulada de poblaciones de la polilla de invierno y de *C. albicans* después de su introducción en Nueva Escocia. La flecha representa el cambio entre los parámetros del modelo característicos de poblaciones de baja densidad en Inglaterra, con los característicos de la explosión de población en Nueva Escocia. **(b)** Comparación de las densidades de la polilla de invierno predichas por el modelo con las observadas por Embree (1966) en Nueva Escocia durante el período 1958-1963, cuando *C. albicans* se estaba estableciendo en la población.

## ATRIBUTOS DESEABLES DE LOS AGENTES DE CONTROL BIOLÓGICO

Beddington *et. al.* (1978) intentaron resumir lo que habían aprendido de los muchos estudios teóricos de modelos de sistemas hospederos/parasitoides que podrían ser útiles para los practicantes del control biológico. Ellos revisaron los modelos en el grupo de Nicholson/Bailey para determinar cuáles características resultan en un valor bajo de la densidad de equilibrio predicha en presencia del parasitoide, expresada como una proporción de la capacidad de carga del hospedero, en ausencia del parasitoide. En otras palabras, se enfocaron en los atributos que producían la reducción más grande en la densidad, en proporción a la densidad sin el parasitoide. Concluyeron que las propiedades más importantes de los agentes efectivos del control biológico son la alta eficiencia de búsqueda y la alta habilidad de agregación. Estas conclusiones se aplicaron a parasitoides especialistas pero no a los polífaos.

Murdoch y Stewart-Oaten (1989) analizaron después el papel estabilizador de la agregación en los modelos de Nicholson-Bailey (Hassell y May, 1973; May, 1978; Pacala y Hassell, 1991). Ellos también elaboraron ecuaciones análogas a las de Lotka-Volterra que permitían la redistribución continua de parasitoides a regiones de densidad alta del hospedero, durante la duración de la vida del hospedero y del parasitoide. Los modelos Nicholson-Bailey permiten solamente la redistribución al inicio de cada generación del hospedero mientras que la mayoría de los parasitoides pueden responder continuamente a cambios en la densidad del hospedero, conforme ocurran durante la vida de ambas especies. Confirmaron las conclusiones de Hassell y May (1973), que la agregación del parasitoide estabiliza los modelos de Nicholson-Bailey, al reducir la eficiencia del parasitoide. Sin embargo, notaron que hay un intercambio entre la agregación del parasitoide dependiente de la densidad y la densidad de equilibrio del hospedero. Específicamente, conforme aumenta la agregación dependiente de la densidad ( $\mu$ ), la estabilidad se incrementa (Figura 10-9) pero también la densidad de equilibrio del hospedero. La implicación fue que los ecólogos teóricos deberían poner más atención en la densidad de equilibrio del hospedero y menos en la estabilidad porque la primera era más importante en términos de efecto práctico. Murdoch *et al.* (2003) argumentaron que el intercambio entre la estabilidad y

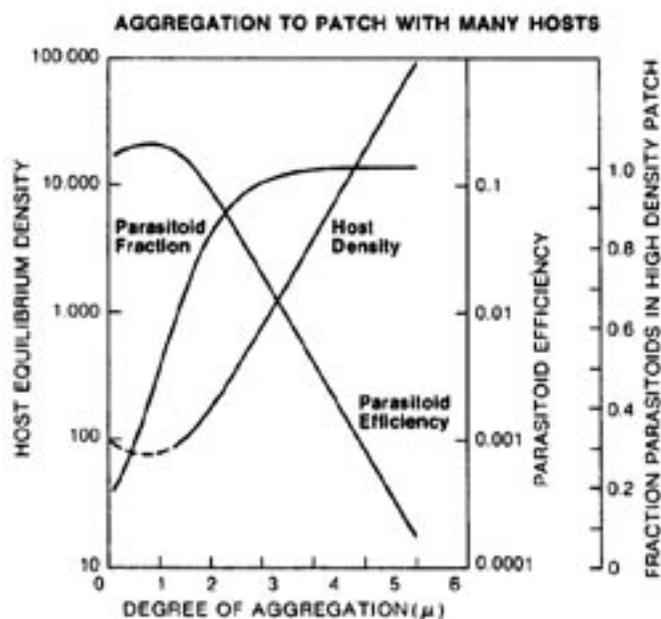


Figura 10-9. Intercambio entre la estabilidad y la densidad de equilibrio del hospedero como una función de la agregación del parasitoide en áreas con alta densidad de hospederos en el modelo de Hassell y May (1973), tomado de Murdoch y Stewart-Oaten (1989).

la densidad de equilibrio del hospedero fue una característica general de muchos modelos relacionados de la interacción hospedero-parasitoide. Después demostraron que con las ecuaciones análogas de Lotka-Volterra que permiten el reacomodo continuo de parasitoides hacia áreas con alta densidad del hospedero, los efectos de la agregación del parasitoide fueron muy diferentes a los resultados obtenidos con los modelos de Nicholson-Bailey. La agregación del parasitoide dependiente de la densidad usualmente desestabiliza el sistema. La agregación del parasitoide dependiente de la densidad (como en May, 1978) no tuvo efecto en la estabilidad del sistema. Varios autores (ver p. ej., Godfray y Pacala, 1992) que criticaron los detalles matemáticos de Murdoch y Stewart Oaten (1989) pero que continuaron modelando la agregación del parasitoide dentro y entre generaciones (Rohani *et al.*, 1994), confirmaron estas conclusiones generales. Éstas fueron (1) que la agregación dependiente de la densidad dentro de una generación, destruye la influencia estabilizadora entre la agregación de la generación y entonces tiene poco efecto total en la estabilidad, y (2) que la agregación dependiente de la densidad dentro de una generación, no tuvo efecto en la habilidad de la agregación entre la generación para estabilizar un sistema.

Godfray y Waage (1991) usaron un modelo simple de tiempo continuo y retraso de tiempo (del tipo de Lotka-Volterra) para ayudar a seleccionar el mejor de dos parasitoides encírtidos como candidatos a la introducción en África occidental, para controlar el piojo harinoso del mango *Rastrococcus invadens* Williams, una importante plaga invasora en mangos y cítricos. Su modelo indicó que la especie *Gyranusoidea tebygi* Noyes lograría una densidad de equilibrio del hospedero mucho menor que la de la otra especie (*Anagyrus* sp.) en un rango de posibles valores del parámetro (eficiencias de búsqueda), por lo que concluyeron que sería mejor enfocar la cría y los esfuerzos de liberación en *G. tebygi*. Los resultados del modelo se publicaron después de que esta especie había sido liberada pero ilustran el uso posible de tales modelos para ayudar a decidir a los trabajadores del control biológico en cuáles agentes promisorios enfocar su labor.

## MODELOS DE DISPERSIÓN ESPACIAL

Ya se discutieron los modelos que tratan cada población como una unidad aislada. Se señaló que la mayoría de las especies consiste de metapoblaciones y que la dispersión es un componente importante en la dinámica de todas las poblaciones. Uno de los primeros esfuerzos para modelar la dispersión de poblaciones fue el de Skellum (1952), quien agregó términos a un modelo tipo de Lotka-Volterra para representar la dispersión, además del crecimiento poblacional. Skellum ajustó este modelo a datos de la dispersión en Europa de la rata almizclera, una especie invasora originaria de Norteamérica. Investigadores posteriormente han usado modificaciones al modelo de Skellum para representar la diseminación de enemigos naturales liberados en poblaciones de insectos. Por ejemplo, Dwyer y Elkinton (1995) combinaron un modelo hospedero-patógeno tipo Anderson-May con una formulación de dispersión tipo Skellum para modelar la diseminación de un baculovirus liberado desde un punto en una población de polilla gitana libre de la enfermedad. Dwyer *et al.* (1998) extendieron este modelo para analizar la dispersión del patógeno fungoso de la polilla gitana que fue introducido accidentalmente a Norteamérica y su diseminación,

iniciando en 1989 (Hajek *et al.*, 1990a). Muchos otros investigadores han tratado de modelar la dispersión de enemigos naturales. Por ejemplo, Harrison (1997) usó un modelo de dispersión de la polilla *Orgyia vetusta* (Boisduval) y de sus parasitoides en el habitat de matorral costero de California, para demostrar que la dispersión de taquínidos desde las áreas con alta densidad de hospederos es la que evita explosiones de población poco dispersas de dicha polilla.

## SIMULACIONES COMPLEJAS

Los modelos descritos hasta ahora son relativamente simples. Contienen un pequeño número de parámetros o variables y dejan fuera mucha de la biología conocida del hospedero y de sus enemigos naturales. Los ecólogos teóricos se enfocaron en esos modelos porque pueden ser analizados por varias herramientas matemáticas y pueden ser usados para resolver cuestiones de significancia ecológica general. Ellos esperan que los modelos capturen las características esenciales de los sistemas que representan. En contraste, los ecólogos aplicados a menudo se han dirigido a modelos más complejos porque desean entender la compleja interacción entre las variables ambientales y bióticas que cuentan para las fluctuaciones de densidad de una especie particular de interés. Con los computadores modernos, virtualmente no hay límite para la complejidad que es posible construir en dichos modelos, pero eso no significa que las simulaciones resultantes necesariamente sean útiles o reveladoras. Muchos modelos altamente complejos de sistemas de plagas importantes fueron elaborados en los 1970s y 1980s, cuando los computadores de alta velocidad estuvieron disponibles, pero la mayoría fueron abandonados porque estaban basados en cientos de parámetros estimados que excedían el conocimiento disponible sobre las interacciones de muchos enemigos naturales y de factores ambientales que influyen en la dinámica de estos sistemas de población. Típicamente, fallaron en predecir exactamente el comportamiento de los sistemas que representaban y a menudo eran demasiado complicados para entenderse. Un ejemplo especialmente familiar al autor fue el modelo del Sistema de Vida de la Polilla Gitana, elaborado por el US Forest Service (Sheehan, 1989; Sharov y Colbert, 1994), con la participación de muchos colegas que investigaban a la plaga. El modelo predecía el crecimiento de grupos de árboles y de poblaciones de la polilla gitana bajo la influencia de un complejo de enemigos naturales que incluía 10 parasitoides introducidos, establecidos en Norteamérica, a partir de uno de los esfuerzos más antiguos y más grandes de control biológico. Sin importar las numerosas décadas de investigación, el impacto de estos parasitoides en el sistema es muy pobremente entendido. El modelo incluía a estos parasitoides, junto con patógenos y depredadores nativos, de los cuales hay muchas especies. El problema fue que casi nada se sabía de la dinámica de las poblaciones de ninguna de estas especies y bastante del modelo se basaba en conjeturas. No es sorprendente afirmar que pocos investigadores de la polilla gitana tuvieron mucha fe en las predicciones del modelo y que nunca fue evaluado o probado (Sharov, 1996). En cambio, mientras más se conocía sobre la dinámica del sistema de la polilla gitana, se pudieron desarrollar modelos mucho más simples (ver, p. ej., Wilder *et al.*, 1994; Dwyer *et al.*, 2004). Los modelos altamente complejos elaborados para muchos otros sistemas de plagas primarias también terminaron en modelos que fueron abandonados. Ha habido relativamente poca discusión sobre las lecciones aprendidas a partir de estos esfuerzos de

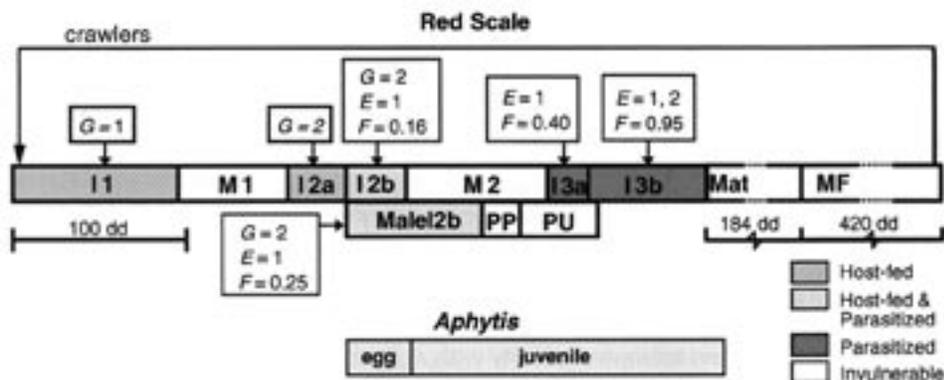
modelos masivos (pero ver Liebhold, 1994; Logan, 1994; Sharov, 1996). Como resultado de estas fallas, muchos ecólogos de poblaciones y trabajadores del control biológico se desilusionaron de los modelos como una tentativa viable para entender el control biológico.

## APLICACIONES: *APHYTIS* Y LA ESCAMA ROJA DE CALIFORNIA

Sin importar estas fallas iniciales, los esfuerzos para elaborar modelos detallados de población han continuado en varios proyectos de control biológico. Los ecólogos teóricos que construyeron modelos de sistemas de control biológico ahora entienden la necesidad de adoptar un balance entre la complejidad y la simplicidad del modelo. Los modelos más útiles son aquéllos que incluyen sólo la suficiente complejidad para capturar la esencia del sistema de la población bajo estudio. A menudo es el caso de que sólo elaborando modelos de complejidad intermedia pueden ser entendidas las razones del éxito de programas particulares de control biológico y el comportamiento dinámico de las poblaciones de hospederos bajo control biológico. Ya se ha ilustrado cómo Hassell (1980) usó un modelo muy simple para describir el control biológico de la polilla de invierno por *C. albicans*. Ahora se ilustra este proceso con otro de los sistemas más exitosos e investigados en la historia del control biológico, la escama roja de California *A. aurantii*, en cítricos. El parasitoide *Aphytis melinus* DeBach fue introducido a California desde India en 1957 (Debach y Sunby, 1963). Rápidamente desplazó al parasitoide previamente establecido *Aphytis lignanensis* Compere, particularmente en los sitios más áridos del interior. Este sistema ha sido estudiado en detalle por W. D. Murdoch y sus colegas por varias décadas. Varios modelos, simples o complejos, fueron elaborados y culminaron en un modelo (Murdoch *et al.* 2005) que explica la estabilidad a baja densidad de la interacción hospedero-parasitoide. El sistema es uno de los sistemas de control biológico más simples, involucrando sólo al parasitoide especialista *A. melinus* y a su hospedero. Ningún otro parasitoide o depredador juega un papel importante en el control de la plaga. El parasitoide mantiene lo que parecen ser densidades del hospedero muy estables, en varios órdenes de magnitud debajo de su capacidad de carga. Mantiene la estabilidad en varias escalas espaciales, incluyendo la del árbol individual, de manera que la estabilidad no se origina como un proceso de metapoblación con subpoblaciones localmente inestables. Sin importar su simplicidad, la causa de la evidente estabilidad del sistema ha probado ser muy difícil de entender. Varios estudios han fallado en demostrar el parasitismo dependiente de la densidad temporal de *A. melinus* en este sistema, en cualquier escala espacial. Los modelos simples invariablemente predicen oscilaciones inestables en la densidad de la escama y la extinción del parasitoide. Varios estudios han examinado y eliminado posibles causas de dicha estabilidad. Por ejemplo, Reeve y Murdoch (1985) probaron y refutaron la idea de que la estabilidad era causada por un refugio parcial del parasitismo en el centro del árbol.

Murdoch *et al.* (2005) construyeron un modelo detallado que incorpora mucho de lo que han aprendido en varias décadas sobre este sistema y fue elaborado a partir de versiones del modelo inicial (Murdoch *et al.*, 1985, 1987 1996). El modelo está estructurado por estados de vida, lo que significa que representa el desarrollo y el parasitismo de los estados de vida sucesivos del hospedero y del parasitoide. Los diferentes estados de vida se

muestran en la **Figura 10-10**. El modelo consiste de una serie de ecuaciones diferenciales que representan las tasas de cambio de los diferentes estados de vida del hospedero y del parasitoide. La implementación del modelo en computador involucró actualizar diaria-



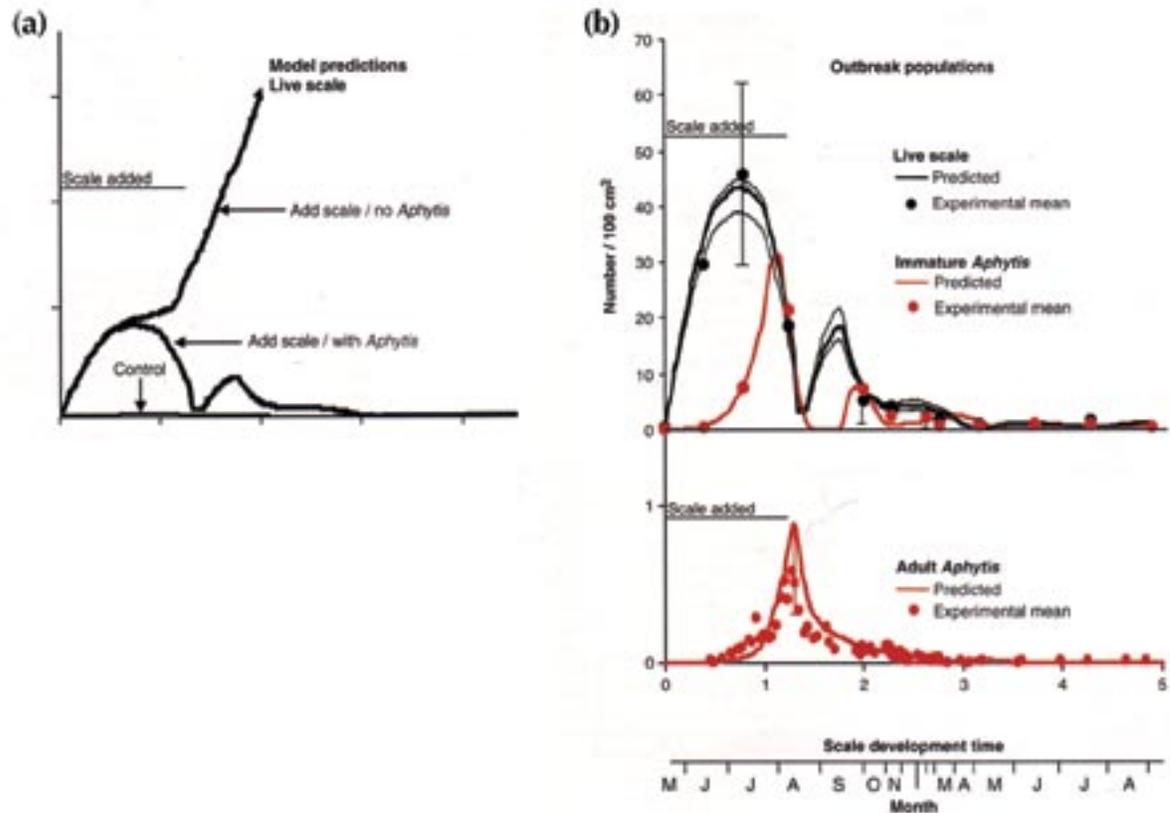
**Figura 10-10.** Estados de vida de la escama roja de California *Aonidiella aurantii* (Maskell) y de *Aphytis melinus* DeBach representados en el modelo de Murdoch et al. (2005). La amplitud de cada estado indica la duración (días-grado). G, ganancia en equivalentes de huevo en una comida; E, número de huevos puestos; F, fracción de hembras; I, estadío; M, muda; machos y hembras distinguibles después de I2a. Hembras adultas invulnerables: Mat, hembras maduras; MF, hembras productoras de ninfas de primer estadío. PP, PU, prepupas y pupas de machos, respectivamente.

mente la variable de cada estado (densidad de estados de vida), basada en pasos de tiempo fisiológico o días-grado. El modelo predijo cercanamente el resultado de un experimento manipulado que involucró crear explosiones de población de la escama en árboles individuales, y documentar la respuesta resultante de *A. melinus* y su efecto en la densidad de la escama (**Figura 10-11**). Murdoch *et al.* (2005) después manipularon los parámetros del modelo para entender su sensibilidad a varios factores que cuentan en la estabilidad a baja densidad del sistema. El principal fue la existencia de un estado adulto de vida larga que es invulnerable al parasitoide y a un tiempo de desarrollo rápido del parasitoide, en relación con el del hospedero.

Este ejemplo representa una de las pocas simulaciones detalladas que predice el resultado de manipulaciones particulares hospedero-parasitoide en experimentos de campo y permite a los investigadores a entender los factores que cuentan para la dinámica observada del sistema. El diseño del modelo fue posible gracias a las décadas de investigación biológica en varios aspectos del sistema y su relativa simplicidad, involucrando un solo hospedero y un parasitoide dominante. Pocos otros sistemas de control biológico tienen tal simplicidad. Ésta es una razón importante de por qué la construcción de modelos y las simulaciones han jugado un papel relativamente modesto hasta la fecha, en la mayoría de los proyectos de control biológico. Sin embargo, el ejemplo ilustra el potencial que los modelos tienen para dilucidar la dinámica del sistema.

Este capítulo no discute los modelos de control biológico de malezas. El impacto de los agentes de control biológico de plantas es fundamentalmente diferente al de los artrópodos. El agente raramente mata la planta entera y tiene un impacto variable en

## REPORTS



**Figura 10-11.** Modelo de la interacción de *Aphytis melinus* DeBach y la escama roja de California *Aonidiella aurantii* (Maskell) y resultados del aumento de campo de la ninfa de primer estadio de la escama reportado en Murdoch et al. (2005). (a) Densidad de escamas vivas predicha por el modelo. La escama eventualmente aumenta exponencialmente en ausencia de *Aphytis* pero regresa a densidad de control con la presencia de *Aphytis*. (b) (Arriba) Curvas oscuras, predicción del modelo; curvas claras, densidades más altas (el retraso de *Aphytis* es la más corta) y más bajas (las tasas de muerte de escamas inmaduras son más altas) predichas cuando los parámetros aumentan o disminuyen, individualmente, en un 10%. Líneas verticales, rango de densidades de escamas vivas (cuatro árboles experimentales) en fechas, cuando la predicción es la más lejana de la media observada. (Abajo) Líneas verticales, rango del dato más cercano al pico cuando los conteos fueron hechos en los cuatro árboles. Los parámetros del modelo fueron estimados independientemente de los datos experimentales. Figura de Murdoch et al. (2005), con permiso.

diferentes partes de la planta. Entonces, los modelos construidos para representar este proceso son fundamentalmente diferentes a los usados para poblaciones de insectos. Para un ejemplo reciente de un análisis basado en modelo de un control biológico de malezas, ver el trabajo de Shea *et al.* (2006) sobre el manejo del cardo nudoso *Carduus nutans* L. en Australia.

Hay muchos otros modelos que han sido elaborados para sistemas particulares de control biológico. No es posible o necesario revisarlos aquí. El propósito de este capítulo ha sido exponer a los lectores a algunas de las principales clases de modelos simples que forman la base de modelos más complejos, dirigidos a simular sistemas particulares de

hospederos-enemigos naturales. Ejemplos de modelos que han sido desarrollados para el control biológico incluyen el trabajo de Gutiérrez y colegas sobre el control biológico del piojo harinoso de la yuca *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero por el encírtido *Apoanagyrus* (antes *Epidinocarsis*) *lopezi* (De Santis) en África (Gutierrez *et al.*, 1988). Otro ejemplo es un modelo de Barlow *et al.* (1996) sobre el impacto de *Sphexophaga vesparum vesparum* (Curtis), liberado en Nueva Zelanda como agente de control biológico de las avispas Vespidae introducidas *Vespula vulgaris* (L.) y *V. germanica* (F.).

En conclusión, todos los trabajadores en control biológico comparten una herencia común de conceptos básicos en ecología de poblaciones, como el crecimiento exponencial y logístico de la población, la dependencia de la densidad y las respuestas funcionales y numéricas. Estos conceptos proporcionan una estructura que permite a los científicos en control biológico, pensar claramente acerca de los proyectos en que trabajan. La construcción de modelos teóricos simples de las interacciones hospedero-parasitoide y depredador-presa han permitido a los ecólogos entender la dinámica básica que puede esperarse de dichos sistemas. El trabajo con estos modelos ha producido un entendimiento de algunos de los atributos que se buscan en los agentes eficientes de control biológico. Muchos de estos atributos, sin embargo, como la alta eficiencia de búsqueda y el crecimiento rápido de la población en relación con la del hospedero, se originan del sentido común y de la experiencia práctica en el control biológico. Hay un cierto número de ejemplos de la aplicación exitosa de los modelos de población a los sistemas reales de control biológico pero estos ejemplos a menudo fueron elaborados mucho después de que fueron liberados los agentes de control biológico. El desarrollo del modelo exitoso depende de datos de campo y laboratorio que pueden tomar muchos años en adquirirlos. Muchos esfuerzos iniciales para construir simulaciones complejas fallaron debido a la demasiada complejidad o porque requerían datos que excedían por mucho a los datos disponibles. Sin embargo, los ejemplos citados en este capítulo ilustran lo que es posible y que solamente construyendo modelos de población se puede entender la interacción de los hospederos, enemigos naturales y los factores ambientales que resultan en la dinámica de poblaciones observada y el éxito o fracaso de los agentes de control biológico. Los ejemplos discutidos aquí son relativamente pocos debido a la típica carencia de suficientes datos de campo que permitan una adecuada construcción de modelos.

## CAPÍTULO 11: CONTROL BIOLÓGICO CLÁSICO

### INTRODUCCIÓN

La introducción de enemigos naturales como una forma de control biológico incluye (1) el *control biológico clásico*, en el que la plaga por controlar es una especie invasora y los enemigos naturales son especies del rango de distribución nativo de la plaga, y (2) el *control biológico de nueva asociación*, donde no hay asociación evolutiva previa entre la plaga y los enemigos naturales introducidos. Algunas de las plagas en los proyectos de nueva asociación son nativas. Otras son especies invasoras cuyo origen es desconocido o cuyos enemigos naturales asociados son insuficientes para suprimir la población de la plaga.

### CONTROL BIOLÓGICO CLÁSICO

#### JUSTIFICACIÓN DEL CONTROL BIOLÓGICO CLÁSICO

La *justificación ecológica* del control biológico clásico se fundamenta en el hecho que muchas especies invasoras alcanzan altas densidades debido a la ausencia de sus enemigos naturales especializados que se encuentran en su rango nativo, los cuales se quedaron atrás en el proceso de invasión. El control biológico es un proceso ecológico aplicado que reasocia las plagas con sus enemigos naturales, importándolos. Ya que muchas especies, en altas densidades, dañan las comunidades que invaden (Capítulo 7), su supresión es ecológicamente benéfica para un amplio rango de especies nativas. De esta manera, el control biológico clásico del adélgido lanudo del falso abeto *Adelges tsugae* Annand está justificado como un medio de preservar áreas con árboles nativos y también las otras especies nativas dependientes de los falso abetos como habitat. Similarmente, el control biológico del helecho trepador del Viejo Mundo *Lygodium microphyllum* (Cav.) R. Br. se justifica porque es la única forma práctica de evitar la destrucción de las comunidades isleñas arbóreas tropicales del Parque Nacional de los Everglades y de los humedales adyacentes.

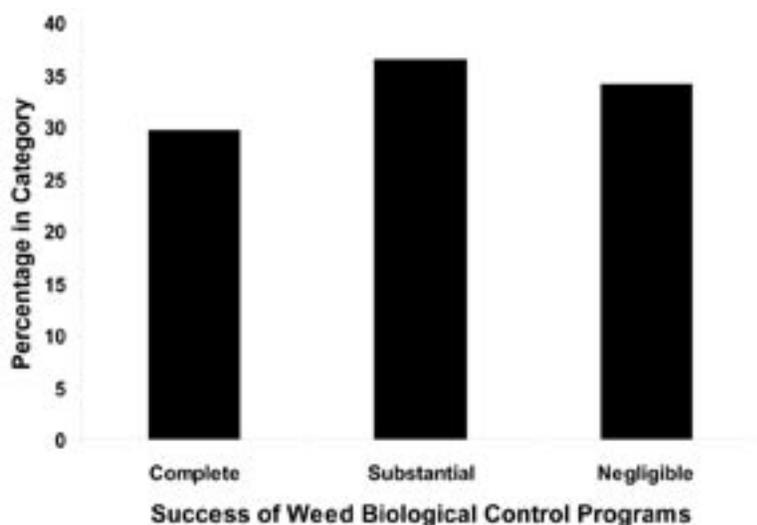
La *justificación económica* del control biológico clásico se determina ya que a menudo es más factible, más eficiente y menos dañino ambientalmente que otros enfoques como los plaguicidas, las liberaciones aumentativas de enemigos naturales criados en masa y las manipulaciones del habitat por supresión de especies invasoras en áreas grandes. Cuando

se usan plaguicidas, por ejemplo, el control es temporal, resolviendo el problema de la plaga en una sola estación del cultivo únicamente. En consecuencia, los plaguicidas deben aplicarse de nuevo anualmente. El control biológico clásico resuelve los problemas de plagas permanentemente (ver más adelante) y entonces evita los problemas de contaminación por plaguicidas y los costos anuales asociados al control biológico aumentativo o al de conservación.

## HISTORIA Y TASAS DE ÉXITO

Varios miles de introducciones de enemigos naturales (combinaciones de agente x país) han sido efectuadas para el control biológico clásico de artrópodos o de malezas desde los inicios del método en los 1880s (Clausen, 1978; Luck, 1981; Greathead, 1986b; Greathead y Greathead, 1992; Julien y Griffiths, 1998). Algunos de estos casos han sido usados en meta-análisis para comparar las tasas de establecimiento y de control, asociados con diferentes grupos de enemigos naturales o plagas (Hall y Ehler, 1979; Hall *et al.*, 1980; Hokkanen y Pimentel, 1984; Julien *et al.*, 1984; Greathead, 1986a; Waage, 1990; Hoffmann, 1996). De estos casos, se ha calculado que el **60% de todos los proyectos tienen un efecto positivo**. En el 17% de todos los proyectos, las introducciones de enemigos naturales resultaron en control completo (la especie invasora ya no es considerada plaga) y en

el 43% de los proyectos, la plaga fue controlada sustancial o parcialmente, reduciendo su daño ecológico o la cantidad de plaguicida necesario para su completo control. Una tasa de éxito similar (66% de control completo + sustancial) ha sido calculada para proyectos de control biológico de malezas (McFadyen, 1998) (Figura 11-1).



**Figura 11-1.** Éxito promedio de los proyectos de control biológico de malezas en Sudáfrica y Hawaii en tres categorías diferentes. Éxito = alto nivel de control, sin necesidad de prácticas adicionales. Sustancial = control suficiente, donde el uso de otras tácticas de control se reduce significativamente. Insignificante = sin efecto. (Datos de McFadyen, 1998: *Annual Review of Entomology* 43: 369-393). En muchos casos, debe pasar un tiempo considerable antes que los beneficios de las introducciones puedan ser medidos. En Nueva Zelanda se encontró que el 83% de los proyectos de control biológico de malezas lograron control total o parcial de la maleza, cuando había pasado suficiente tiempo para apreciar los efectos de los proyectos (Fowler *et al.*, 2000).

## CARACTERÍSTICAS CLAVE DEL CONTROL BIOLÓGICO CLÁSICO

### PERMANENCIA

A diferencia del control biológico aumentativo (donde la meta es proteger al cultivo en una sola estación, ver Capítulos 25 y 26), los agentes del control biológico clásico son escogidos por tener la capacidad de establecerse y diseminarse permanentemente. Tal permanencia significa que las soluciones del control biológico clásico, una vez logradas, no requieren acción posterior en los años siguientes. Esto permite que los problemas sean dirigidos a donde faltan usuarios deseosos de pagar repetidamente el control año tras año. Se requiere apoyo gubernamental por un período extenso de tiempo (5-10 años para insectos plaga, 5-20 años para malezas) para seleccionar una plaga clave y después encontrar, examinar, liberar y evaluar los enemigos naturales prometedores. Los proyectos de control biológico clásico pueden ser rápidos o lentos en lograr sus objetivos pero, si son exitosos, una vez termina el proyecto, el control continúa indefinidamente. La permanencia del control biológico clásico elimina la contaminación que seguiría a las aplicaciones anuales de plaguicidas.

### DISPERSIÓN HASTA LOS LÍMITES ECOLÓGICOS DEL AGENTE DE CONTROL

Las poblaciones de los agentes efectivos del control biológico clásico se diseminan naturalmente a nuevas áreas hasta que alcanzan sus límites ecológicos o hasta que encuentran una barrera geográfica. El braconido *Peristenus digoneutis* Loan fue liberado como agente de nueva asociación contra la chinche lygus *Lygus lineolaris* (Palisot de Beauvois) en el este de Pennsylvania y el norte de New Jersey (EU) y se recobró inicialmente en 1984 (Day, 1996; Day *et al.*, 1998). Se estableció y se dispersó al norte y al este a través de Nueva Inglaterra y de Nueva York hasta Canadá pero no hacia el sur. La investigación continua eventualmente demostró que esta especie no sobrevive los inviernos más cálidos al sur de los 40° N de latitud (Day *et al.*, 1998). Esta barrera climática representa el límite geográfico sur de la especie.

Debido a que la dispersión de los enemigos naturales hasta sus límites ecológicos es normal, los investigadores deben anticipar lo más exactamente posible el eventual rango de distribución del enemigo natural para poder garantizar la seguridad de los proyectos de control biológico clásico (Ver el Capítulo 15 para la predicción de los rangos geográficos de especies invasoras). Dichas predicciones tienen dos usos: (1) predecir dónde, geográficamente, tiene potencial un agente en particular para contribuir a la supresión de la plaga, e (2) identificar las regiones que invadirá el enemigo natural y, por tanto, las especies nativas que es posible que el agente contacte después de su liberación. Esta información guía la elección de especies que deberían ser incluidas en la lista de especies a probar, durante la lista de pruebas del rango del hospedero.

Goolsby *et al.* (2000a) compararon el clima del rango nativo de la mosca de la agalla de la melaleuca *Fergusonina turneri* Taylor en Australia con el del sur de la Florida, donde se está considerando liberar este insecto. Basados en la comparación,

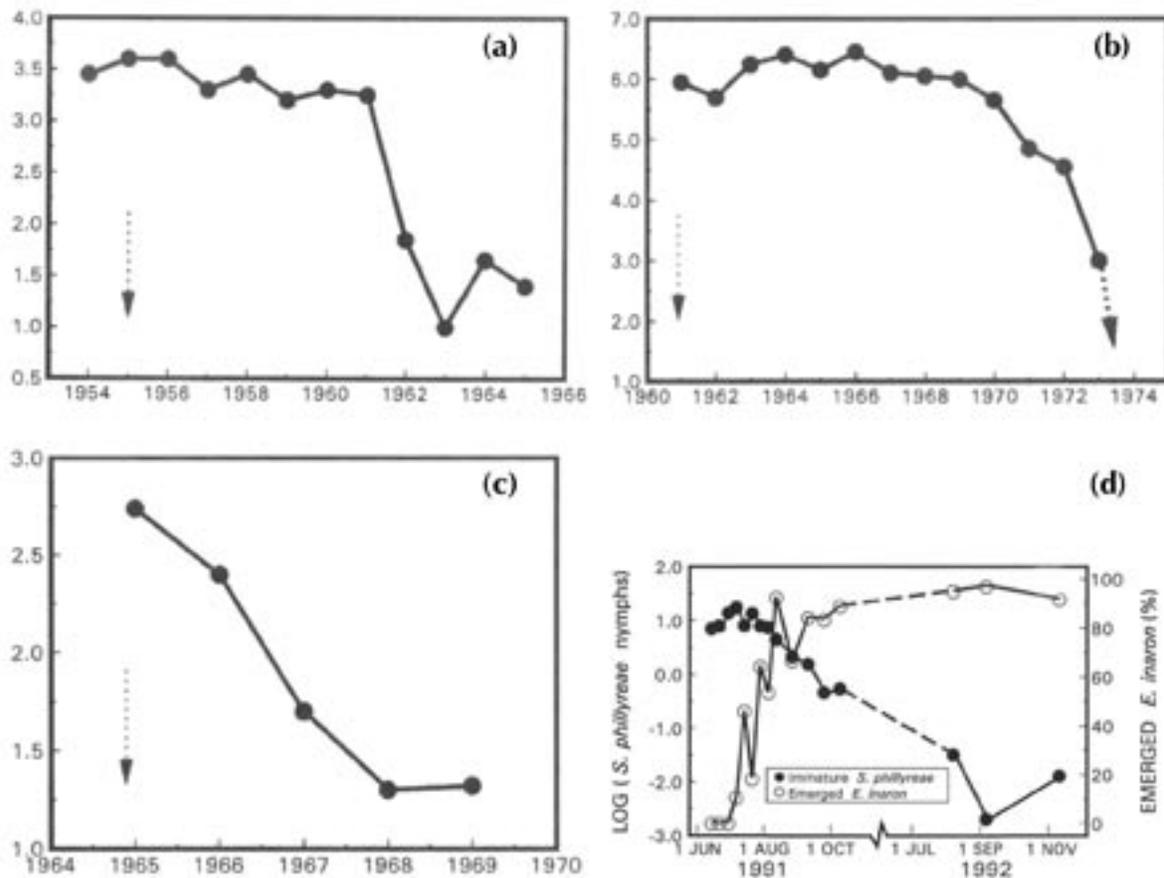
ellos predijeron, que el insecto podría establecerse en todo el rango de la melaleuca en la Florida. En contraste, Stewart *et al.* (1999) predijeron que la efectividad del escarabajo pulga de la hierba del caimán *Agasicles hygrophila* Selman & Vogt estaría muy limitada en Nueva Zelanda, a causa del clima inferior a su óptimo en la mayoría del país.

Cuando se trata de predecir cuál especie nativa tendrá sus rangos de distribución invadidos por un nuevo agente, no debería asumirse que el rango del enemigo natural será exactamente el mismo que el de la plaga. Los enemigos naturales que son aptos para utilizar a sus hospederos, eventualmente pueden tener rangos mayores que los de la plaga. Por ejemplo, *Cactoblastis cactorum* (Bergroth), un pirálido introducido para el control de unas pocas especies de *Opuntia* invasoras que eran malezas en el Caribe, tendrá un rango final que abarque todo el Caribe, el borde costero desde Florida hasta Texas y gran parte de México (Zimmermann *et al.*, 2001). Similarmente, el picudo *Rhinocyllus conicus* (Frölich), introducido para el control del cardo nudoso (*Carduus nutans* L.) y de otras dos especies del mismo género, invadió áreas de Estados Unidos, como las colinas arenosas de Nebraska, donde los cardos nativos estaban presentes pero no las malezas invasoras (Louda *et al.*, 2005).

#### POTENCIAL PARA UN ALTO NIVEL DE CONTROL

La supresión de la plaga que puede ser lograda con el control biológico clásico de artrópodos plaga va desde poca (<20%) hasta modesta (50%) y a espectacular (99.99%). En algunos casos, el resultado de un proyecto fue registrado simplemente como un aumento en el rendimiento de un cultivo, en el cual la plaga había sido suprimida. El control de la escama acojinada algodonosa en California en los 1880s, por ejemplo, permitió que el rendimiento de los cítricos de calidad comercial aumentara 200% después de la supresión de la plaga (DeBach, 1964a). El control de la escama del olivo *Parlatoria oleae* (Colvée) en California condujo a que la tasa de entresacado cayera del 43% antes del proyecto (1956-1958) a 0.3% en 1966, después de que dos parasitoides efectivos se establecieron (DeBach *et al.*, 1976). El control del ácaro verde de la yuca *Mononychellus tanajoa* (Bondar) en África en los 1990s por el fitoseído introducido *Typhlodromalus aripo* De Leon, aumentó la producción de raíces en un tercio (Yaninek, com. pers.; Echendu y Hanna, 2000). En otros casos, reducciones en la densidad de la plaga de más del 90% han sido medidas directamente para varias escamas, piojos harinosos, moscas blancas, Lepidoptera y otras plagas (van den Bosch *et al.*, 1970; Beddington *et al.*, 1978; Summy *et al.*, 1983; Bellows *et al.*, 1992a; Bellows, 1993) Ver también la **Figura 11-2a,b,c,d** para otros ejemplos.

La determinación de la eficacia de los agentes del control biológico de malezas es más compleja que la de los proyectos de control biológico de insectos. No hay un método simple que pueda ser usado ya que los agentes pueden afectar en forma variada el número de plantas, la biomasa o la reproducción. Las cantidades de tejido removido o dañado no son necesariamente una buena medida porque algunos tejidos son vitales para la planta mientras que otros no lo son. Por ejemplo, una planta puede soportar la pérdida de grandes cantidades de tejido foliar pero una pequeña cantidad de daño al tejido meristemático puede ser letal. El daño, en algunos casos, puede ser muy poco



**Figura 11-2.** El control biológico clásico puede bajar la densidad de insectos invasores en magnitudes de 1 a 4 órdenes (99 to 99.999% de control), como se muestran los cambios en la densidad de la plaga para (a) la polilla de invierno *Operophtera brumata* (L.) por *Cyzenis albicans* (Fallén) (según Embree, 1966); (b) la mosca sierra del alerce *Pristiphora erichsonii* (Hartig) por *Olesicampe benefactor* Hinz (según Ives, 1976); (c) la escama roja de California *Aonidiella aurantii* (Maskell) por *Aphytis melinus* DeBach (según DeBach et al., 1971); y para (d) la mosca blanca del fresno *Siphoninus phillyreae* (Haliday) por *Encarsia inaron* (Walter) (según Bellows et al., 1992a). (Reimpreso de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso; fuentes originales en las referencias.)

perjudicial para la planta madre pero resultar en el cese casi completo de la producción de semilla. El control puede ser completo en un área pero pobre en otra. Estos puntos están bien ilustrados por los resultados de los proyectos de control biológico dirigidos contra el lirio acuático en África. En los últimos 10 años, los picudos *Neochetina eichhorniae* Warner y *Neochetina bruchi* Hustache lograron niveles de control desde 5 al 100% en África occidental. En África oriental, la biomasa de una infestación de 15,000 ha en el Lago Victoria se redujo en 70 al 80% en 3 a 4 años. En muchas partes de Sudáfrica estos picudos no han sido efectivos.

## VELOCIDAD DE IMPACTO SOBRE LAS PLAGAS

Los enemigos naturales son introducidos en pequeños números en relación con la plaga, por lo que la reproducción del enemigo natural a través de una serie de generaciones (comúnmente de 6 a 10) es necesaria, casi siempre antes de que la densidad de la plaga empiece a declinar. La plaga declina, a menudo iniciando primero en los sitios de liberación. La declinación regional de la plaga, lógicamente, toma más tiempo. El porcentaje de infestaciones dañinas de la escama armada asiática *Unaspis euonymi* (Comstock) en plantas de euonymus, se redujo dramáticamente en los sitios de liberación uno a dos años (Van Driesche *et al.*, 1998b) después de la liberación del coccinélido *Chilocorus kumanae* (Silvestri) en Massachusetts. La disminución a nivel estatal tomó más tiempo. Las liberaciones empezaron en 1988; para 1994, el depredador se había dispersado a través de todo el estado y estaba presente en el 26% de las plantas con infestación severa de la escama pero el porcentaje de plantas con fuertes infestaciones de la escama no había cambiado desde los muestreos antes de la liberación. Cuando el estado fue muestreado nuevamente en 2002, el depredador se encontró en el 43% de los arbustos fuertemente infestados y había causado una disminución del 35% en la proporción de plantas con poblaciones dañinas de la escama (Van Driesche y Nunn, 2003).

El tiempo requerido para los impactos visibles de los insectos herbívoros en poblaciones de las plantas a controlar varía desde tan poco tiempo como un año hasta décadas. El control ha sido más rápido para los helechos flotantes de los géneros *Salvinia* y *Azolla* (Room *et al.*, 1981; Room 1990; Hill y Cilliers, 1999; McConnachie *et al.*, 2004; Cilliers *et al.*, 2003), los que tienen cambios bruscos de biomasa, geometría estructural simple e historias de vida vulnerables (a menudo reproduciéndose sólo por medios vegetativos). Después de que el picudo *Stenopelmus rufinasus* Gyllenhal fue introducido a Sudáfrica para controlar *Azolla filiculoides* Lamarck, algunas áreas con la maleza desaparecieron en dos meses y la mayoría en menos de un año (Hill, 1999). Del mismo modo, las liberaciones en Texas (EU) del picudo *Cyrtobabous salviniae* Calder & Sands en la salvinia gigante (*S. molesta*) redujeron la cobertura y la biomasa hasta en 99% en menos de 21 meses (Tipping, com. pers.). Para las plantas leñosas de vida larga, el control puede requerir más tiempo, aún después de que las poblaciones de insectos hayan tenido tiempo para aumentar hasta niveles dañinos. El crisomélido *Diorhabda elongata deserticola* Chen, introducido en 1999 para controlar arbustos del cedro salado (*Tamarix ramosissima* Ledeb., *Tamarix chinensis* Lour., *Tamarix parviflora* DC, *Tamarix canariensis* Willd. y sus híbridos) en habitats riparios del suroeste de los EU, se tomó cerca de tres años para alcanzar los niveles de población necesarios para causar defoliación local (DeLoach *et al.*, 2004) pero, debido a que los árboles tienen abundantes reservas de carbohidratos, pudieron rebrotar desde las raíces y de las yemas en dormancia. La muerte de las plantas requerirá la repetición del proceso de defoliación, con plantas más pequeñas y menos competitivas retornando después de cada ciclo.

## SEGURIDAD, EN COMPARACIÓN CON EL CONTROL QUÍMICO

En Norteamérica, en los 1960s y 1970s, los plaguicidas causaron daños significativos en todas partes (ver Capítulo 21). El uso extendido de los hidrocarburos clorinados como DDT, clordano, dieldrín y heptaclor dejaron residuos tóxicos en las cadenas alimenticias que envenenaron muchos tipos de vida silvestre, matando directamente pájaros cantores y destruyendo poblaciones de águilas, halcones y garzas, al adelgazar las cáscaras de sus huevos, dejando a los padres sin descendencia. Como los compuestos clorinados dañinos al ambiente fueron eliminados progresivamente en favor de organofosforados y carbamatos, menos residuales pero más agudamente tóxicos, el potencial para el envenenamiento de aplicadores y agricultores (**Figura 11-3**) se incrementó alarmantemente. Contra este trasfondo, las ventajas del control biológico

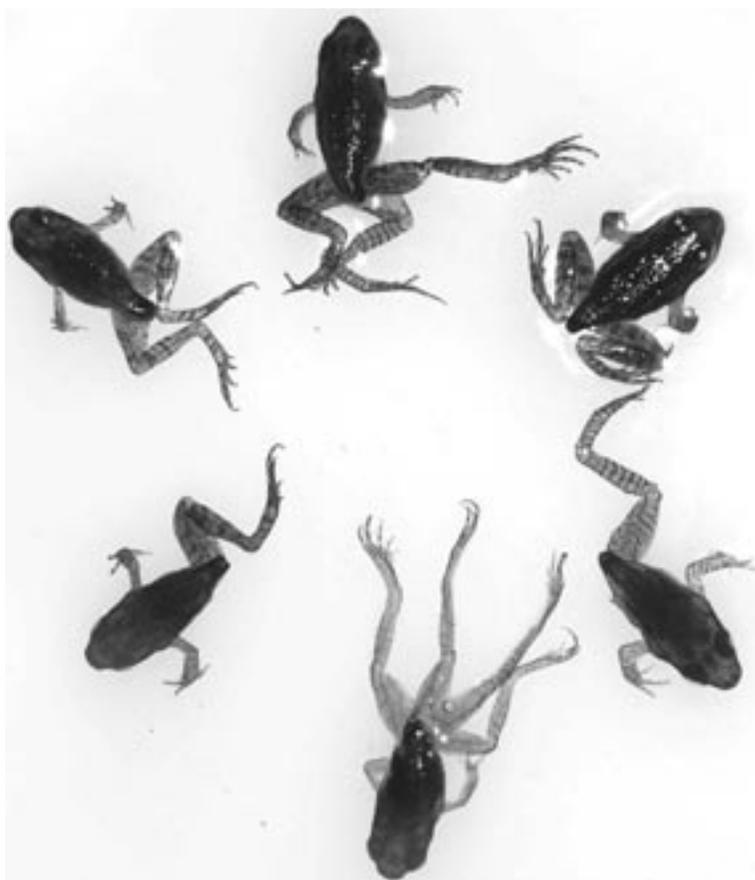


**Figura 11-3.** Los trabajadores del campo, tales como éstos que cosechan fresas, tienen un potencial significativo de exposición a residuos de plaguicidas mientras trabajan en el cultivo (Fotografía cortesía de Helen Vegal.)

fueron obvias: usar enemigos naturales para suprimir plagas en lugar de plaguicidas que dañan a la vida silvestre (aves y mamíferos), reducir la cuota de daños por el envenenamiento accidental y reducir los residuos de plaguicidas en los alimentos. Consecuentemente, el control biológico en todas sus formas fue adoptado en los 1960s como una tecnología “verde”, ambientalmente amistosa.

En los 1980s, Howarth (1983, 1991) destruyó este consenso ingenuo señalando casos en que las introducciones para el control biológico clásico aparentemente habían dañado especies nativas que no se iban a controlar (ver Capítulo 16). Desde entonces, muchos autores han expandido el conocimiento del potencial actual y de la ocurrencia pasada de tales impactos (Clarke *et al.*, 1984; Turner *et al.*, 1987; Delfosse, 1990; Diehl y McEvoy, 1990; Miller, 1990; Simberloff y Stiling, 1996; Duan *et al.*,

1997; Louda *et al.*, 1997; Pemberton, 2000; Blossey *et al.*, 2001a; Munro y Henderson, 2002; Pearson y Callaway, 2003; Henneman y Memmott, 2004; Ortega *et al.*, 2004; Johnson *et al.*, 2005). Colectivamente, esa nueva información y las discusiones que estimularon condujeron a un mayor entendimiento de los riesgos potenciales del control biológico de artrópodos. Esto pasó al mismo tiempo que el aumento general en el nivel de cuidado que los practicantes del control biológico incluyeron en sus proyectos (ver Capítulo 17 sobre la estimación del rango del hospedero). Sin embargo, el enfoque extensivo en el daño previo, tiene el potencial de ocultar el gran beneficio del control biológico y de pasar por alto su habilidad de incorporar estándares más altos de seguridad ambiental en sus procedimientos. Comparado con los efectos tóxicos y contaminantes de muchos plaguicidas, la supresión de la plaga a través de la introducción de enemigos naturales ha tenido un excelente registro de seguridad. Aunque algunos problemas iniciales causados por los plaguicidas han sido eliminados, han aparecido nuevos, como la interrupción de la embriogénesis normal en anfibios (Figura 11-4).



**Figura 11-4.** Se sospecha que las deformidades en ranas sean causadas, en parte, por la exposición a residuos de herbicidas en cultivos. (Fotografía cortesía de Joseph Kiesecker.)

Es claro que el control biológico clásico no presenta amenazas para la gente, los animales domésticos o para la mayoría de las plantas (Pemberton, 2000). Si se tiene cuidado de introducir solamente enemigos naturales especializados, los efectos sobre otros insectos o plantas nativos pueden ser evitados generalmente y estarán limitados a las especies cercanamente emparentadas. El uso de enemigos naturales es especialmente adecuado como un método de control de plagas en áreas naturales, donde ninguno tiene que pagar por otros métodos más costosos de supresión de plagas, y en cultivos en países pobres en recursos, donde los agricultores no pueden comprar plaguicidas u otras herramientas de control de plagas.

## HISTORIAS DE CASOS SELECTOS DEL CONTROL BIOLÓGICO CLÁSICO

Hay cientos de especies en las que la técnica de la introducción de enemigos naturales se ha aplicado exitosamente, incluyendo artrópodos, plantas acuáticas, plantas terrestres y aún en unos pocos vertebrados. Se presentan aquí los detalles de varios programas de control de insectos y de malezas para ilustrar (1) la selección e identificación apropiada de la plaga, (2) la importancia de la estimación del rango de hospederos, (3) los estudios no planeados, (4) la complejidad de algunos proyectos, y (5) las evaluaciones complementarias necesarias. Más información sobre estos problemas es desarrollada en la sección siguiente que discute los pasos secuenciales típicos de la mayoría de los proyectos del control biológico clásico.

### LA CENTAUREA MANCHADA EN EL OESTE DE NORTEAMÉRICA.

La centaurea manchada, *Centaurea stoebe micranthos* (= *C. maculosa* L.), es una especie de un complejo de centaureas eurasiáticas que han invadido los pastizales de Norteamérica (**Figura 11-5**). Es una planta bianual o perenne de vida corta que se disemina principalmente por semilla (Watson y Renney, 1974; Powell *et al.*, 1994). Infesta cerca de 3 millones de acres en los Estados Unidos (Story *et al.*, 2004a) y Canadá. La maleza es resistente a la sequía, es alelopática y de pobre forraje, desplaza a la mayoría de otras plantas y a menudo forma monocultivos (Harris y Myers, 1984; Watson y Renney, 1974; Bais *et al.*, 2003). Por tanto, altera la estructura y la función del ecosistema, disminuyendo la biodiversidad y permitiendo el aumento en la erosión del suelo, además de reducir el forraje para el ganado y los animales silvestres (Story *et al.*, 2004a).



**Figura 11-5.** Un grupo denso de la centaurea manchada, *Centaurea stoebe micranthos* (= *C. maculosa* L.), reduce grandemente el valor económico y ecológico de muchos pastizales norteamericanos. (Fotografía cortesía de Jim Story.)

Un proyecto de control biológico fue iniciado en 1961 con inspecciones en Europa (Schroeder, 1985; Müller-Schärer y Schroeder, 1993), donde se detectaron 34 especies de insectos, dos de ácaros y dos de hongos en *C. stoebe maculosa*, 20 de las cuales fueron candidatos para el control biológico (Schroeder, 1985). A inicio de los 1970s, los tefrítidos formadores de agallas *Urophora affinis* Frauenfeld y *Urophora quadrifasciata* (Meigen) fueron liberados en Canadá (Harris, 1980a; Harris y Myers, 1984; Müller-Schärer y Schroeder, 1993), el último sobre *Centaurea diffusa* Lamark. Once especies adicionales fueron liberadas en 1992. Todas se establecieron inicialmente pero una (*Pterolonche inspersa* Staudinger) desapareció más tarde (Story *et al.*, 2004b).



**Figura 11-6.** La mosca tefrítida *Urophora affinis* Frauenfeld es un agente de control biológico introducido a Norteamérica contra la centaurea manchada *Centaurea stoebe micranthos* (= *C. maculosa* L.). (Fotografía cortesía de Robert D. Richard, www.forestryimages.org, UGA0886050.)

En 1973, *U. affinis* (**Figura 11-6**) fue liberada en Montana, donde se estableció y dispersó rápidamente (Story y Anderson, 1978). *Urophora quadrifasciata* no fue liberada en los Estados Unidos pero se dispersó desde fuentes canadienses a Montana, donde se encontró en 1981 (Story, 1985). Ambos tefrítidos ponen huevos en las inflorescencias abiertas de la centaurea. Las larvas de ambas moscas inducen agallas (**Figura 11-7**), dentro de las cuales se alimentan (Harris, 1980a, 1996). Estas moscas redujeron la producción de *C. stoebe maculosa* hasta en 95% pero la maleza continuó diseminándose y se reconoció la necesidad de agentes adicionales (Maddox, 1982; Harris, 1980b; Müller-Schärer y Schroeder, 1993).

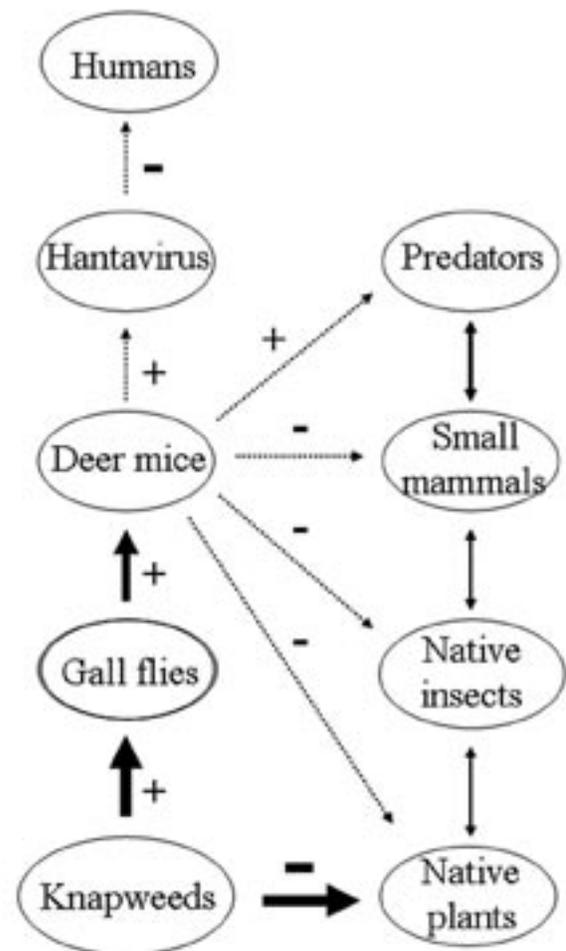


**Figura 11-7.** Una cabezuela de semilla de la centaurea manchada *Centaurea stoebe micranthos* (= *C. maculosa* L.) con agalla inducida por especies de moscas tefrítidas *Urophora*. (Fotografía cortesía de Jim Story.)

Pearson *et al.* (2000) afirmaron que las moscas de las agallas, las cuales son extremadamente abundantes en la centaurea manchada en Montana, tuvieron poco efecto sobre la maleza pero fueron una fuente alimenticia importante para el ratón venado (*Peromyscus maniculatus* Wagner) (Figura 11-8). Este alimento permitió que los ratones se reprodujeran más pronto y que desarrollaran poblaciones más grandes en sitios con infestaciones densas de centaurea, afectando la red alimenticia local (Figura 11-9). Pearson *et al.* (2000) fallaron, sin embargo, en discriminar los efectos de la maleza misma y los de la mosca de las agallas como causa última de las concentraciones de ratones ya que ni su estudio ni el de Pearson y Callaway (2006) compararon



**Figura 11-8.** El ratón *Peromyscus maniculatus* Wagner usa larvas de moscas tefrítidas *Urophora* spp. en agallas en centaurea manchada (*Centaurea stoebe micranthos* [= *C. maculosa* L.]) como suplemento alimenticio. (Fotografía cortesía de Milo Burcham.)



**Figura 11-9.** Red alimenticia mostrando las direcciones de interacción que enlazan a la mosca de la agalla de la centaurea con los niveles del virus hanta en humanos a través de la estimulación de la reproducción del ratón, cuando los ratones son provistos de cabezuelas de centaurea con agallas como alimento. (Reimpreso de Pearson y Callaway, 2003: *Trends in Ecology and Evolution* 18: 456-461)

las densidades de ratones en áreas con centaurea de similar densidad, con o sin agallas (Smith, 2006). Más bien, su estudio comparó números de ratones entre sitios con infestaciones altas y bajas de centaurea (Pearson y Callaway, 2006). Pearson y Callaway (2003) especularon que las densidades elevadas de ratones conllevan un riesgo para la salud humana, al incrementar los niveles ambientales del virus hanta pero no dieron evidencia del aumento de la enfermedad en la población humana local (Smith, 2006). Pearson y Callaway (2006) han demostrado, sin embargo, que las densidades de ratones infectados con el virus hanta son aproximadamente dos veces tan altas en los sitios con alta infestación de centaurea (con agallas de *Urophora*) en comparación con los sitios con densidades bajas de centaurea.

Estos estudios ilustran la posibilidad de que los efectos en una red alimenticia provengan de un agente de control biológico que aumenta su propia densidad, pero que falla en reducir la de la maleza a controlar. Sin embargo, estos estudios no colocan las densidades observadas del ratón en el contexto más grande de la variación en densidad encontrada normalmente en poblaciones del ratón venado entre años y habitats en la región. En ese contexto ¿es inusual el doble de la densidad normal? Este resultado ha incrementado en los practicantes de control biológico la necesidad de considerar las oportunidades de la efectividad de un candidato durante su proceso de evaluación previo (McClay y Balciunas, 2005) y las posibles consecuencias si no se logra el control.



**Figura 11-10.** El picudo *Cyphocleonus achates* (Fabricius), un agente de control biológico rizófago, liberado contra la centaurea manchada *Centaurea stoebe micranthos* (= *C. maculosa* L.). (Fotografía cortesía de Jim Story.)

Sin embargo, todavía están sucediendo cambios en este sistema. Agentes adicionales, especialmente el picudo *Cyphocleonus achates* (Fabricius) (**Figura 11-10**), están probando ser efectivos. Story *et al.* (2006) documentaron la disminución de las densidades de la centaurea manchada de 77% y 99% en dos sitios en el oeste de Montana, en un período de 11 años de asociación con el picudo de la raíz (ver también Corn *et al.*, 2006). Dichas densidades disminuidas de la centaurea no mantendrían poblaciones elevadas del ratón venado (Pearson y Callaway, 2006). Es importante aclarar que las densidades de las plantas fueron reducidas solamente con el ataque combinado de las moscas de las agallas, reduciendo la producción de semilla, y de los picudos que se alimentan de las raíces, causando tasas más altas de muerte de plantas (Story, com. pers.). Esto contradice el punto de vista de Pearson *et al.* (2000) de que las moscas de las agallas no jugaban un papel en el control de la centaurea

(=agente ineficiente) sino más bien sugiere que la mosca de la agalla es un agente necesario pero no suficiente por sí mismo. La eficacia de la combinación de la mosca de la agalla y del picudo de la raíz ilustra el concepto del impacto acumulativo de múltiples agentes en el control de malezas.

## ACACIA SALIGNA EN SUDÁFRICA

Este árbol es una plaga ambiental importante en el Cabo Fynbos, un lugar de alta diversidad vegetal del tamaño de Portugal, el cual contiene 8,600 especies de plantas, 5,600 de ellas endémicas (Cowling y Richardson, 1995). En toda África tropical, una área 235 veces mayor, contiene solamente 3.5 veces tantas especies (Cowling y Richardson, 1995). Las plantas exóticas han invadido el fynbos y amenazan a muchas plantas endémicas y a sus insectos asociados (Richardson, *et al.*, 1992). El fynbos, siendo pobre en nutrientes, es vulnerable especialmente a las plantas fijadoras de nitrógeno, como las especies de *Acacia*, lo que altera el ciclo de nutrientes (Yelenik *et al.*, 2004). El sauce de Port Jackson *Acacia saligna* (Labill.) Wendl. es el invasor más amenazante en la región, formando bosquesillos densos y desplazando a las especies nativas (Morris, 1999; Henderson, 2001).

*Acacia saligna* es nativa del suroeste de Australia (Henderson, 2001). Mientras realizaba inspecciones allá buscando agentes de control biológico, Stefan Naser notó que la planta era atacada severamente por un hongo de tizón formador de agallas, *Uromycladium tepperianum* (Sacc.) McAlp (Morris, 1991). Aunque este hongo era conocido de varias especies de *Acacia* (van den Berg, 1977), se consideró la posibilidad de genotipos específicos del hospedero (Morris, 1991). Su existencia había sido confirmada por Morris (1987), quien encontró que 20 especies de *Acacia* y cuatro de *Albizia* no fueron afectadas cuando se inocularon con teliosporas de *U. tepperianum* tomadas de *A. saligna*. Este estrecho rango de hospederos permitió al hongo ser liberado en Sudáfrica en 1987. Aunque se esperaba que los efectos fueran lentos (Morris, 1987), el hongo se dispersó rápidamente, produciendo hasta 5,000 agallas en los árboles grandes (Morris, 1999). Tan pocas como 1-5 agallas mataban plántulas y arbolitos jóvenes; los árboles de más edad requerían varios cientos de agallas (Morris, 1999). Se pensó que las agallas no mataban directamente a la planta sino que las predisponía a otros factores de estrés, reduciendo finalmente las densidades de las plantas de 90-95% (Morris, 1999).

Este proyecto altamente exitoso demostró la posibilidad de usar métodos biológicos para controlar árboles leñosos grandes y la necesidad de estudios detallados sobre los candidatos a ser agentes de control. También se reconfirmó el valor de los fitopatógenos en el control biológico clásico y constituyó otro ejemplo de la utilidad de los organismos formadores de agallas. Así como muchos otros proyectos, también demostró el valor de los efectos subletales que estresan las plantas, causándoles que mueran por otras causas. Finalmente, demostró el papel absolutamente crítico del control biológico en la conservación de plantas nativas amenazadas por especies invasoras altamente competitivas. Ninguna otra forma de control tuvo serio potencial para proteger al fynbos.

## PIOJO HARINOSO ROSADO EN EL CARIBE

Este proyecto, efectuado en el Caribe en los 1990s, ilustra la necesidad continua del control biológico en su forma más tradicional para controlar hemípteros plaga, conforme se dispersan a nuevas áreas sobre las plantas, debido al comercio internacional.

El piojo harinoso rosado (*Maconellicoccus hirsutus* Green) invadió Grenada en 1993 (Kairo *et al.*, 2000; Michaud, 2003), infestando brotes, flores y frutas de muchas plantas, entre las más importantes el hibiscus ornamental (*Hibiscus rosa-sinensis* L.), guanábana (*Annona muricata* L.), algodón (*Gossypium hirsutum* L.), cacao (*Theobroma cacao* L.) y cítricos (*Citrus* spp.) (Cock, 2003; Gautam, 2003). El piojo harinoso alcanzó altas densidades y se diseminó rápidamente a otras islas y a las áreas continentales vecinas. Los piojos harinosos causaron pérdidas inmediatas a la industria turística al reducir la belleza de las plantas ornamentales en los hoteles. Las pérdidas también ocurrieron en varios cultivos importantes y el comercio entre las islas fue afectado a través de cuarentenas ineficientes promulgadas para controlar la dispersión. Grenada y Trinidad-Tobago sufrieron pérdidas estimadas de 10-18 millones de dólares en el primer año (Michaud, 2003). En contraste, Puerto Rico no sufrió pérdidas económicas porque se introdujeron parasitoides eficientes casi inmediatamente después de que se descubrió una población invasora.

El control de esta plaga fue facilitado principalmente por el control exitoso previo de la misma especie en Egipto en los 1920s (Clausen, 1978), donde había invadido, presumiblemente desde India. Los enemigos naturales introducidos a Egipto – el cocinélido *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant y el encírtido *Anagyrus kamali* Moursi – también fueron liberados en el Caribe así como otro encírtido parasítico, *Gyranusoidea indica* Shafee, Alam & Agarwal. El cocinélido tuvo poco o ningún efecto, aún cuando se estableció. Las costosas liberaciones aumentativas de *C. montrouzieri* fueron algo útiles como una medida alterna para reducir poblaciones extremadamente altas en áreas limitadas con plantas de alto valor pero no pudo lograr un control a nivel área. El control por los parasitoides, especialmente por *A. kamali*, sin embargo, fue rápido y completo (Kairo *et al.*, 2000).

Un nuevo aspecto, asociado con este proyecto pero que no fue parte del trabajo anterior en Egipto, fue la preocupación por los posibles efectos en otros piojos harinosos. Para conocer la especificidad de *A. kamali*, se evaluaron nueve especies de piojos harinosos (Sagarra *et al.*, 2001). De ellos, *A. kamali* ovipositió en dos especies pero no se desarrolló. Este parasitoide fue, por tanto, juzgado benéfico y relativamente específico. En contraste, *C. montrouzieri* es un depredador generalista conocido de piojos harinosos. La falla del gobierno granadino en distinguir la diferencia entre estos dos agentes, ilustra que no es generalizado el deseo de proteger a otros insectos que no son plagas. Sin embargo, una vez que la efectividad de los parasitoides se demostró, el uso en nuevas áreas se limitó a ellos.

Este proyecto mostró claramente que grupos familiares de plagas continúan invadiendo nuevas regiones, creando nuevos problemas importantes. El control biológico clásico tiene la habilidad de responder rápidamente a tales invasiones, probando que las instituciones con el personal científico y el financiamiento requeridos, apoyados por los gobiernos, tienen el mandato legal para intervenir en la fase más temprana de tales invasiones, cuando los proyectos pueden ser más efectivos en la prevención del daño.

### AVISPA DE LA AGALLA DEL CASTAÑO EN JAPÓN

Esta especie (*Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu) (**Figura 11-11**) fue introducida a Japón desde China durante la Segunda Guerra Mundial y se convirtió en una plaga crítica en huertos de castaños, al promover la formación de agallas en las yemas (**Figura 11-12**), lo que reduce la formación de nueces. Esta plaga fue virtualmente incontrolable con plaguicidas porque las larvas de la avispa de la agalla están protegidas dentro de tejidos vegetales. Una variedad resistente de castaño fue introducida al cultivo y proporcionó control en los 1950s, pero en los 1960 se encontraron agallas en

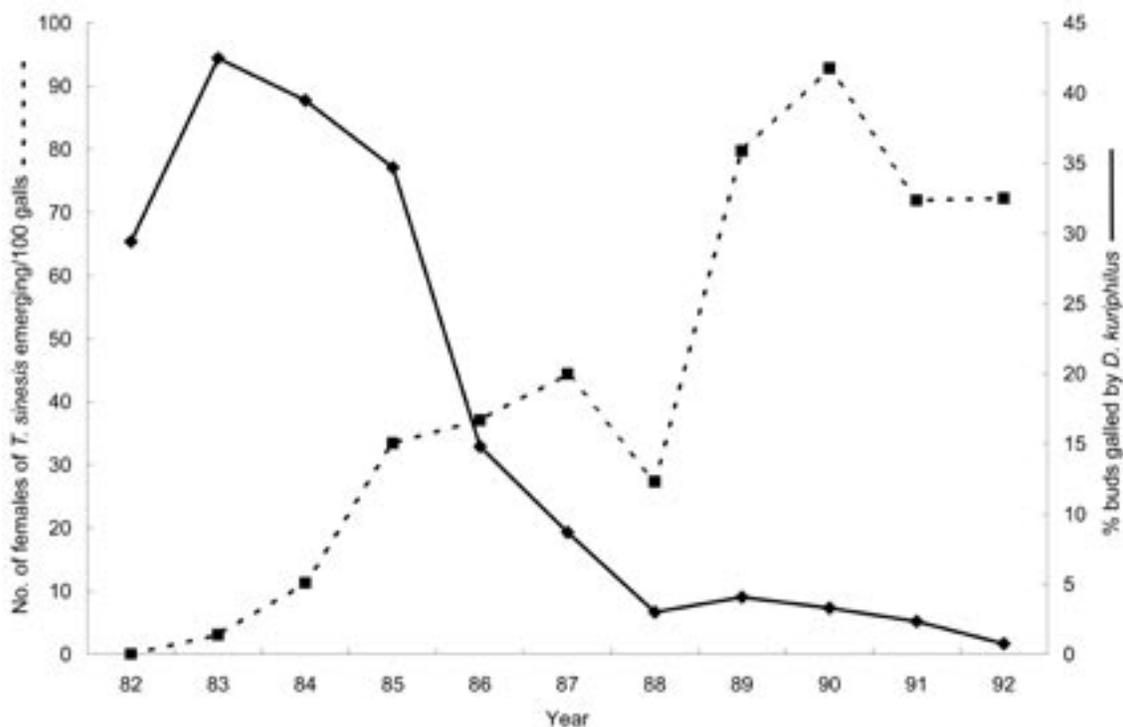


**Figura 11-11.** La avispa invasora de la agalla del castaño (*Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu) es una plaga severa para la producción del castaño en Japón, cuando no es suprimida por agentes de control biológico. (Fotografía cortesía de Seiichi Moriya.)



**Figura 11-12.** Agallas de *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu en castaño en Japón. (Fotografía cortesía de Seiichi Moriya.)

esa variedad también, sugiriendo que se había desarrollado una nueva forma de avispa de la agalla. Aproximadamente 40% de los brotes tenían agallas al inicio de los 1980s, antes de que se intentara el control biológico (**Figura 11-13**) (Moriya *et al.*, 2003). Se inició un proyecto de control biológico después de que la plaga fue descubierta en China y de que un nuevo torímido parasítico, *Torymus sinensis* Kamijo, fue recobrado. Esta especie fue introducida a Japón (Moriya *et al.*, 1989). La identificación confiable de *T. sinensis* requiere marcadores moleculares, debido a la existencia de una especie japonesa similar que no es efectiva contra la plaga (*Torymus beneficus* Yasumatsu & Kamijo) (Yara, 2005). Después de la introducción de *T. sinensis*, el nivel de la formación de agallas disminuyó, alcanzando sólo el 3% en 1992, muy abajo del nivel de daño económico del 30%.



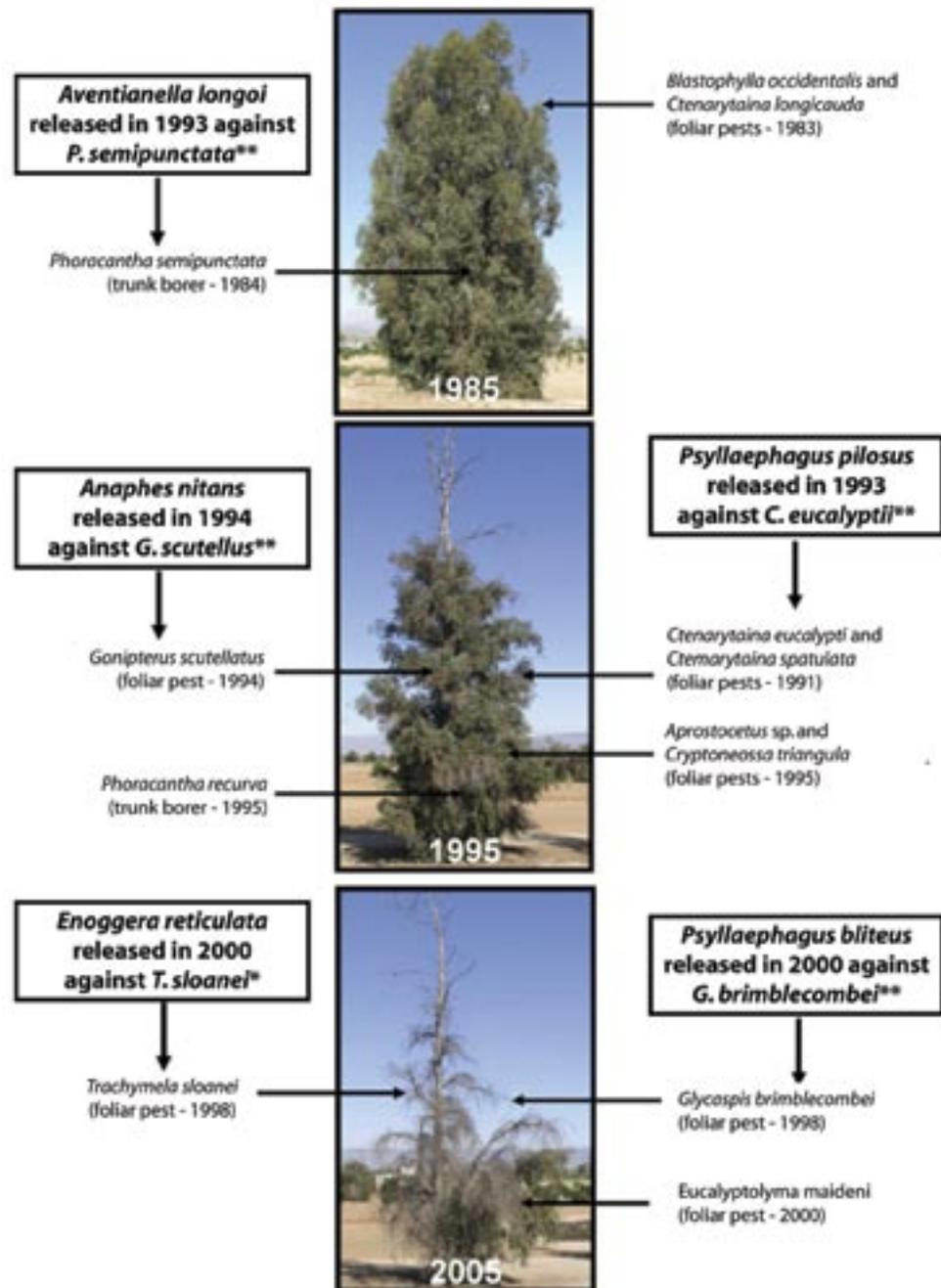
**Figura 11-13.** Control biológico exitoso de la avispa de la agalla del castaño (*Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu) en Japón por la introducción del parasitoide torímido chino *Torymus sinensis* Kamijo. (Redibujado con permiso de Moriya et al., 1989: *Applied Entomology and Zoology* 24: 231-233.)

## PLAGAS DE EUCALIPTOS EN CALIFORNIA

Desde 1850, más de 90 especies de eucaliptos han sido importadas en forma de semillas desde Australia a California para un amplio rango de usos incluyendo su uso como ornamentales. Por más de un siglo, estas especies permanecieron virtualmente libres de plagas. Sin embargo, iniciando en los 1980s, una serie de insectos que se alimentan de los eucaliptos han invadido California (**Figura 11-14**), dañándolos y matándolos.

La primera invasión fue la del barrenador *Phoracantha semipunctata* (Fabricius) (Coleoptera: Cerambycidae) (**Figura 11-15**), el cual fue detectado en California en 1984 (Paine y Millar, 2002).

Posteriormente, otras 15 especies de herbívoros del eucalipto han llegado a dicho estado, incluyendo otro *Phoracantha* (en 1995), el picudo filófago *Gonipterus scutellatus* Gyllenhal (en 1994), el crisomérido *Trachymela sloanei* Blackburn (en 1998), y al menos seis psiloideos, incluyendo el psílido de la goma azul *Ctenarytaina eucalypti* Maskell y a otros dos psílicos (*Glycaspis brimblecombei* Moore y *Eucalyptolyma maideni* Froggatt) (Paine y Millar, 2002).



**Figura 11-14.** Las especies de *Eucaliptos* nativas de Australia han sido cultivadas en California, EU, desde alrededor de 1850. Estos importantes árboles para el paisaje no estaban sujetos a herbivoría significativa por fitófagos que coevolucionaron en California por más de 100 años. Para 1985, tres especies de insectos que se alimentan en eucaliptos se habían establecido en California, para 1995 otras seis especies se establecieron y para 2005, otros tres nuevos herbívoros. Cuatro de estas especies plaga han sido objeto de control biológico clásico: \*\* indican proyectos exitosos, donde las densidades de la plaga fueron reducidas a niveles no económicos; y \* indica proyectos que fallaron en lograr un control adecuado de la plaga. (Dibujo cortesía de Mark Hoddle.)



**Figura 11-15.** El barrenador del eucalipto *Phoracantha semipunctata* (Fabricius), una especie invasora en California (EU). (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library)

Se han introducido parasitoides desde Australia contra cuatro de estos invasores. El barrenador *P. semipunctata* ha sido controlado completamente por el parasitoide de huevos *Avetianella longoi* Siscaro (Encyrtidae) (Hanks *et al.*, 1995, 1996). El picudo *G. scutellatus* (Hanks *et al.*, 2000) y los psiloideos *C. eucalypti* y *G. brimblecombei* (Hodkinson, 1999; Dahlsten *et al.*, 2005) también han sido suprimidos por parasitoides introducidos. Existen introducciones planeadas o en proceso contra la segunda especie del barrenador, el crisomélido y los otros dos psiloideos.

Estos eventos muestran que la alta productividad que a menudo tienen las plantas exóticas en otras zonas, puede perderse abruptamente cuando las invaden plagas de su rango nativo. La disminución en la productividad puede ser especialmente severa si el área en la que se introdujo es físicamente marginal para la planta, una limitación que puede ser tolerada en ausencia de herbívoros pero insostenible una vez que éstos invaden. La magnitud de la “productividad reforzada en refugios”, en riesgo de pérdida por invasiones, es alta. Por ejemplo, considerar el caso de las plantaciones del árbol de caucho en el sureste asiático. La producción de los árboles de caucho (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) no es biológicamente posible en el Amazonas (su rango nativo), debido a

las plagas nativas asociadas. Cuando éstas invadieron el refugio para la planta, creado al transportarla a inicios del siglo 20 al sureste asiático, el caucho barato pudo dejar de existir, con impactos masivos en la economía del mundo motorizado. Un colapso similar de la producción de cítricos en su refugio en la Florida puede estar empezando ahora con la invasión desde Asia (la zona de origen de los cítricos) de la incontrolable enfermedad del reverdecimiento de los cítricos (‘citrus greening’).

Otra lección del trabajo con las plagas de los eucaliptos en California es que los barrenadores, antes considerados plagas improbables de controlar biológicamente, puede ser posible controlarlos en algunos casos. La invasión del barrenador esmeralda del fresno (*Agrilus planipennis* Fairmaire; Coleoptera: Buprestidae) en la zona centro norte de los Estados Unidos, donde está matando millones de árboles de fresnos (*Fraxinus* spp.) (Anon, 2004; Herms *et al.*, 2004) ilustra la importancia crítica de este precedente.

## EL BARRENADOR MAYOR DE LOS GRANOS EN ÁFRICA

La especie *Prostephanus truncatus* (Horn) (Coleoptera: Bostrichidae) fue accidentalmente introducida en África en los 1970s en los cargamentos de granos de maíz que países desarrollados enviaron como ayuda alimenticia. En África, el grano seco de maíz es almacenado en las granjas (**Figura 11-16**) y es un producto básico para millones de personas. Las condiciones de almacenamiento no permiten la exclusión de los insectos, por lo que el barrenador mayor de los granos, el cual se alimenta de grano seco de maíz, se convirtió rápidamente en una plaga primaria en el maíz y la yuca almacenados en las granjas, causando pérdidas de hasta un 30% (Borgemeister

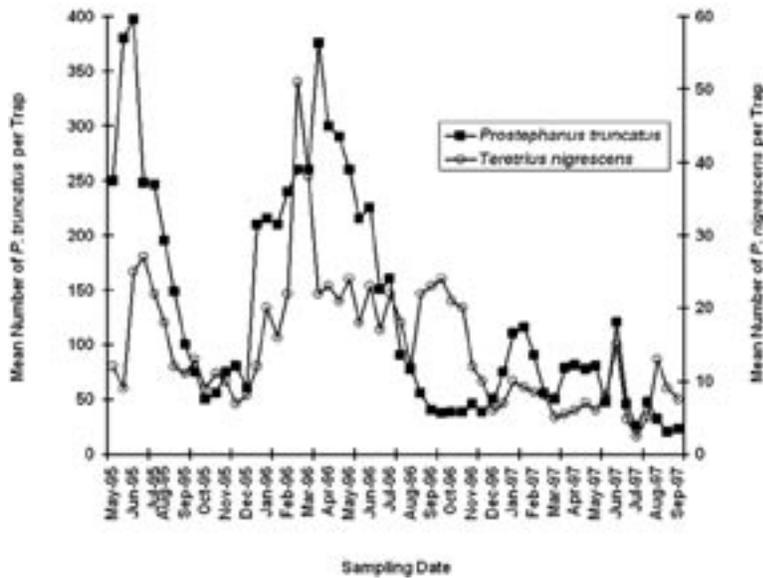


**Figura 11-16.** El maíz para consumo dentro de la granja en África es almacenado en estructuras simples, accesibles al barrenador mayor de los granos *Prostephanus truncatus* (Horn) (Coleoptera: Bostrichidae), una plaga introducida capaz de destruir una gran parte del maíz almacenado. (Fotografía cortesía de K. Hell, IITA.)

*et al.*, 1997). Para reducir pérdidas, depredadores de la plaga fueron colectados en Centroamérica, su área nativa, y el histérico *Teretrius* (antes *Teretriosoma*) *nigrescens* (Lewis) fue introducido en África oriental y occidental a principios de los 1990s. Una complicación que afectó este proyecto fue que la plaga también puede alimentarse de madera muerta, por lo que poblaciones de reserva existían en los bosques. Los escarabajos de las poblaciones del bosque pueden migrar a nuevos almacenamientos de maíz, conforme éstos se establezcan. El histérico depredador encuentra a su presa a través de la atracción de la feromona de agregación de la plaga. Consecuentemente, el número de depredadores y de plagas capturados en trampas (**Figura 11-17**) cebadas con esta feromona, podría ser usado para monitorear el establecimiento y la dispersión de *T. nigrescens* y para medir los cambios en la abundancia de la plaga a través del tiempo (**Figura 11-18**).



**Figura 11-17.** Trampas con feromonas pueden ser usadas para monitorear los niveles locales del barrenador mayor de los granos *Prostephanus truncatus* (Horn) y de su depredador introducido, el histérico *Teretrius nigrescens* (Lewis). (Fotografía cortesía de K. Hell, IITA.)



**Figura 11-18.** Las capturas en trampas con feromonas del barrenador mayor de los granos *Prostephanus truncatus* (Horn) y de su depredador introducido, el histérico *Teretrius nigrescens* (Lewis), muestran progresivamente picos estacionales menores de la plaga en la sabana del sur de Guinea, después del aumento en abundancia del depredador en el segundo año (1996). (Redibujado con permiso de Schneider *et al.*, 2004: *Biological Control* 30: 241-255.)

En África occidental, las capturas en trampas con feromonas documentaron el establecimiento y la rápida dispersión del depredador, después de su liberación en 1992. Los números en aumento de los depredadores en las trampas estuvieron asociados con números decrecientes de la plaga (Borgemeister *et al.*, 1997). Las inspecciones desde 1995 hasta 1997 en Benin demostraron una fuerte reducción en los números de barrenadores del grano de la primera generación, y las inspecciones en las granjas demostraron una disminución en la tasa de infestación y en las pérdidas (Borgemeister *et al.*, 1997). En África oriental, Hill *et al.* (2003) encontraron una reducción del 80% en el número de los escarabajos plaga criados en bosques de Kenya, comparados con los niveles previos a la introducción del depredador. Éste fue un hallazgo crítico, sugiriendo que era posible la reducción del barrenador mayor de los granos en un área amplia en su reserva natural, a pesar que los resultados del modelo sugerían que este depredador no sería eficiente debido a su baja tasa de crecimiento, en relación con la de la plaga (Holst y Meikle, 2003). La disminución del barrenador mayor de los granos ha sido documentada en Togo y en Benin en África occidental; en las áreas donde el depredador ha estado por más tiempo (sur de Togo y Benin), las pérdidas de granos durante el almacenamiento han caído a niveles equivalentes a los previos a la invasión de la plaga (Schneider *et al.*, 2004).

Este proyecto es importante porque demuestra nuevamente el papel crítico que el control biológico puede jugar en la protección de las fuentes alimenticias de la gente en el campo. Demuestra el uso de trampas con feromonas como una herramienta para monitorear el progreso en tales proyectos. También muestra la interacción entre una reserva de la plaga (en este caso, la madera muerta en los bosques) y las poblaciones de la plaga sobre un recurso crítico (en este ejemplo, el maíz almacenado en las granjas) y los límites de los modelos en la predicción de los resultados de campo, cuando las poblaciones interactúan en un paisaje complejo.

## DESCRIPCIÓN DEL PROCESO PASO POR PASO

Todos los proyectos de control biológico clásico tienen pasos similares (Van Driesche y Bellows, 1993): (1) escoger plagas apropiadas y conseguir apoyo, (2) obtener la identificación correcta de la plaga, (3) buscar los enemigos naturales de la plaga en la área invadida, (4) identificar el rango de distribución nativo de la plaga, (5) coleccionar enemigos naturales en las localidades donde se quiere controlar, (6) juzgar el potencial de los enemigos naturales candidatos para suprimir la plaga, (7) establecer colonias de enemigos naturales en cuarentena, (8) estimar el rango de hospederos de cada enemigo natural, (9) solicitar permiso para liberación, (10) liberar y establecer al enemigo natural, (11) evaluar impactos sobre la plaga y en especies que no son plaga, y (12) evaluar el cumplimiento del programa y su valor económico.

### PASO 1: ESCOGER PLAGAS APROPIADAS Y CONSEGUIR APOYO

Las plagas seleccionadas para ser controladas deben ser importantes, ya sea económica o ecológicamente, porque la mano de obra y los fondos empleados en un proyecto no estarán disponibles para otro. Los impactos de las plagas invasoras deberían ser estimados antes de empezar el proyecto (ver p. ej., Ross *et al.*, 2003; Brown *et al.*,

2006). Las plantas nativas y unos pocos insectos nativos no son adecuados como objetivos. Ya que las especies invasoras a veces son controladas por agentes locales o que se dispersan por sí mismos (Simberloff y Gibbons, 2004), las plagas seleccionadas como objetivos deberían ser especies que han persistido por varios años o aún más (p. ej., Vercher *et al.*, 2005 demostraron en España que los parasitoides locales del minador de la hoja de los cítricos *Phyllocnistis citrella* Stainton fracasaron en controlarlo durante siete años después de la invasión). Idealmente, la plaga a controlar debe ser una que se encuentre a bajas densidades en su zona nativa.

Debe haber un amplio acuerdo social sobre la necesidad de suprimir plagas selectas, sin conflictos de interés no resueltos entre grupos. Por ejemplo, en Australia, la propuesta de controlar la maleza de pastizales *Echium plantagineum* L. fue atacada por los apicultores, quienes la consideraban útil para las abejas (Cullen y Delfosse, 1985). En Sudáfrica, muchas especies de árboles introducidos para silvicultura y agroforestería se han vuelto invasores. Estas especies tienen valor comercial y muchas son usadas como leña por la gente local. Para resolver tales conflictos, los gobiernos necesitan establecer cortes de arbitraje para decidir lo que sea mejor para toda la sociedad.

Finalmente, el registro histórico del control biológico clásico puede aclarar las oportunidades de éxito, las que también pueden ser tomadas en cuenta para decidir si una especie dada va a ser un objetivo fácil o difícil. Los piojos harinosos y las escamas armadas serían ejemplos de objetivos fáciles ya que muchas especies de estos grupos han sido controladas con éxito a través de introducciones de enemigos naturales. En contraste, los pastos y las larvas de escarabajos que habitan en el suelo nunca han sido controlados con el control biológico clásico.

## PASO 2: OBTENER LA IDENTIFICACIÓN CORRECTA DE LA PLAGA

Los proyectos empiezan por obtener una identificación de la especie plaga por un especialista, quizá también incluyendo una caracterización molecular de la población invasora para tener una correspondencia con la población de la que se originó el invasor. Este último proceso puede ser muy útil si la distribución conocida de la plaga es extremadamente amplia. Por ejemplo, este enfoque demostró que la población invasora del helecho trepador del Viejo Mundo (*L. microphyllum*) en el sur de la Florida correspondía con poblaciones del norte de Queensland, Australia (Goolsby *et al.*, 2004b), por lo que era la fuente posible de la población de la Florida.

Después que se conoce la identidad de la plaga, puede ser compilada la información disponible sobre su distribución, biología, rango de hospederos, estatus de la plaga, de sus enemigos naturales y de sus parientes cercanos. El conocimiento general de las especies relacionadas es útil porque especies cercanas o de apariencia similar pueden ocurrir en la área a ser inspeccionada y porque cada una de estas especies puede tener enemigos naturales específicos. Por ejemplo, en la búsqueda de los enemigos naturales del piojo harinoso de la yuca (*Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero) en Suramérica, los entomólogos tuvieron que distinguir esta especie de su pariente más cercana, *Phenacoccus herreni* Williams. Ambas especies tienen parasitoides similares, algunos de ellos compartidos, pero la especie clave exitosa sólo atacaba a *P. manihoti* (Neunschwander, 2003).

Cuando una plaga es una especie no descrita, sus parientes más cercanos deben ser determinados para guiar la colección de los enemigos naturales. De otra manera, se puede perder tiempo colectando los enemigos naturales de la especie equivocada. La maleza *S. molesta* fue mal identificada originalmente como *Salvinia auriculata* Aublet y, en consecuencia, la búsqueda de enemigos naturales eficientes fue mal dirigida a Trinidad y a Guyana, donde *Cyrtobagous singularis* Hustache fue colectado pero probó ser ineficiente. En los 1970s, después de que se reconoció que la plaga era una nueva especie (más tarde descrita como *S. molesta*), la correspondencia de especímenes con registros de herbario mostró que su rango nativo era el sur de Brasil. Una búsqueda en esa zona parecía sugerir que los enemigos naturales disponibles eran las mismas tres especies (un saltamontes, una polilla y un picudo) que previamente se habían encontrado en *S. auriculata* (Forno y Bourne, 1984). Al principio, se pensó que la población brasileña del picudo era una raza local de la especie encontrada antes. Sin embargo, cuando el picudo brasileño fue liberado en Australia probó ser extremadamente efectivo y los estudios taxonómicos más detallados demostraron que, en realidad, era una nueva especie, nombrada después *C. salvinae* (Room *et al.*, 1981; Calder y Sands, 1985; Moran, 1992). Este picudo ha sido liberado en muchos otros países con igual efecto. El proyecto sirvió para resaltar la importancia crítica de la taxonomía en el control biológico.

### PASO 3: BÚSQUEDA DE LOS ENEMIGOS NATURALES DE LA PLAGA EN LA ZONA INVADIDA

Para evitar introducir enemigos naturales que ya están presentes o que no pueden ser distinguidos de otros ya presentes, la plaga en la región invadida debe ser muestreada y sus enemigos naturales inventariados. En algunos casos, pueden desarrollarse marcadores moleculares para asegurar que dicha especie puede separarse de cualquier otra especie nueva a introducir. Por ejemplo, en el proyecto contra la raza B de la mosca blanca de la batata *Bemisia tabaci* (Gennadius) en los Estados Unidos, se introdujeron poblaciones de varias avispas afelínidas de los géneros *Eretmocerus* y *Encarsia* desde muchos países. Se usaron marcadores moleculares para identificar cada población y para distinguirlas de los parasitoides nativos que ya existían en esa área (Goolsby *et al.*, 1998, 1999).

### PASO 4: IDENTIFICAR EL RANGO NATIVO DE LA PLAGA

Para coleccionar enemigos naturales para un proyecto de control biológico clásico, tienen que localizarse poblaciones foráneas de la plaga. El rango nativo de una plaga podría ser inferido de (1) el registro de la presencia de la plaga o de sus parientes, (2) la comunicación con científicos donde se crea que la plaga esté presente, (3) la revisión de especímenes en colecciones de museos de nivel mundial, p. ej., el Natural History Museum (Londres), el SEL Smithsonian (Washington) e instituciones regionales en el supuesto rango nativo, (4) el estudio de la variación genética en poblaciones de la plaga de diferentes localidades, y (5) las inspecciones reales en localidades potenciales. Basándose en los resultados de tales esfuerzos, la posibilidad de que cualquier área sea

la zona nativa de la plaga tiene que ser determinada (ver Capítulo 13 para sugerencias de métodos).

#### PASO 5: COLECTAR ENEMIGOS NATURALES EN LAS LOCALIDADES SELECCIONADAS

Después de que ciertas áreas han sido escogidas para las inspecciones, deben hacerse colectas (ver Capítulo 13). Dependiendo del nivel de accesibilidad y disponibilidad de universidades o estaciones de investigación locales, la colecta en el extranjero se realiza a través de viajes cortos hechos por científicos del país importador de los enemigos naturales, contratando científicos locales o desplazando personal a la región donde se va a colectar por extensos períodos de tiempo. El tercer enfoque es más efectivo porque los viajes rápidos a una región a menudo no permiten que suficientes sitios sean examinados en suficientes épocas del año, para encontrar todos los enemigos naturales de interés. Sin embargo, cada uno de estos enfoques puede funcionar.

Los aspectos que hay que tomar en cuenta, incluyen los siguientes (ver Capítulo 13 para más detalles):

- (1) Transporte, salud y seguridad de la persona que hará las colectas, dadas las circunstancias de las áreas propuestas.
- (2) Asegurar los permisos necesarios para exportar los enemigos naturales de la zona de colecta y para importarlos al laboratorio de cuarentena en el país receptor.
- (3) Aprovisionar el laboratorio de cuarentena receptor con los hospederos o plantas necesarios para criar los enemigos naturales recién colectados.
- (4) Provisiones necesarias para el envío rápido, tomando en cuenta todas las regulaciones y procedimientos, los cuales pueden estar poco definidos y ser cambiantes.
- (5) Búsquedas que incluyan varias estaciones, elevaciones y climas, conforme a la variación de los enemigos naturales. En las búsquedas se deben tomar muestras de todos los estados de vida de la plaga o de todas las partes (si son plantas).
- (6) Manejo separado de biotipos o especies crípticas potenciales, manteniendo las colonias separadas por localidad y hospedero. Las poblaciones de enemigos naturales varían genéticamente y esta variación puede ser importante para atributos como la elección del habitat, preferencia de hospederos, fisiología, parámetros del ciclo vital, comportamiento o de especificidad de hospederos. Esta variación es una fuente que debe ser reconocida y manejada en el proceso de importación. La introducción de nuevos biotipos de un enemigo natural de diferentes localidades ha probado ser crucial para el éxito en varios proyectos del pasado. En 1959, *Trioxys pallidus* Haliday fue introducido desde Francia hasta California para controlar el áfido del nogal (*C. juglandicola*) pero esta población se estableció solamente en el sur de California. En 1968 fue importada una población del mismo parasitoide pero desde Irán, una región con un clima similar al de California, y tuvo mayor éxito (van den Bosch *et al.*, 1970). Los biotipos también pueden ser importantes en el caso de los

fitopatógenos. Las herramientas moleculares ahora pueden reconocer diferencias en biotipos más fácil que nunca (Roehrdanz *et al.*, 1993; Antonlin *et al.*, 1996; Legaspi *et al.*, 1996; Alvarez y Hoy, 2002; Vink *et al.*, 2003; Kankare *et al.*, 2005; ver Capítulo 15).

#### PASO 6: JUZGAR EL POTENCIAL DE LOS ENEMIGOS NATURALES CANDIDATOS PARA SUPRIMIR A LA PLAGA

Se ha sugerido que es ineficiente para los proyectos de control biológico el introducir más de una o dos “mejores” especies (ver p. ej., Ehler, 1995). Este argumento se basa en la asunción que es posible juzgar cómo se afectarán cuantitativamente unas a otras las poblaciones recientemente introducidas en un nuevo ambiente sobre un cierto período de años (p. ej., como fue tratado por Godfray y Waage, 1991; Mills, 2005). Si la eficacia se pudiera predecir, también tendría el beneficio de evitar el uso de especies que se establecen pero que fallan en suprimir al hospedero (y por tanto permanecen abundantes por sí mismas). El evitar tales especies se ha sugerido como un método importante de evitar efectos indirectos no deseados de los agentes de control biológico (McClay y Balciunas, 2005). Sin embargo, hay muchos ejemplos de proyectos para los cuales la introducción de varios agentes ha logrado un control excelente (Huffaker y Kennett, 1969) y, en algunas casos, los agentes múltiples han demostrado claramente ser esenciales (Hoffmann y Moran, 1998).

Como algo práctico, las predicciones necesarias para escoger el “mejor” agente deberían también estar basadas en datos de laboratorio o en información obtenida en su rango nativo de distribución. Las predicciones basadas en evaluaciones de laboratorio están limitadas por su inhabilidad de evaluar factores biológicos como la dispersión del agente, respuestas al clima y los efectos de hospederos alternantes (Messenger, 1971; Eikenbary y Rogers, 1974; Mohyuddin *et al.*, 1981; Legner, 1986). Además, la liberación del ataque de hiperparasitoides, cleptoparasitoides o depredadores (presentes en la zona nativa) puede hacer predicciones inciertas del desempeño en la nueva localidad. Dado el bien conocido principio de que las nuevas propiedades aparecen en nuevos niveles de organización, no es sorprendente que los atributos de individuos medidos en jaulas sean pobres pronosticadores del desempeño de las poblaciones en el campo.

Un enfoque diferente para seleccionar enemigos naturales a introducir puede ser el observar los “nichos de ataque vacantes” en el sistema vital de la plaga en la zona invadida, en comparación con el rango nativo. Para la polilla de la manzana, *Cydia pomonella* (L.), Mills (2005) usó modelos estructurados por estado vital de su ciclo de vida en la zona receptora (California, EU) y su rango nativo (Asia central) para identificar los enemigos naturales que causaban alta mortalidad en Asia a los estados con baja mortalidad en California. Los criterios de selección para escoger especies a introducir fueron que los nuevos parasitoides no deberían mostrar interacciones antagónicas con los parasitoides existentes, deberían causar al menos un 30% de mortalidad en el rango nativo y deberían atacar estados de vida (larvas de 2<sup>o</sup> estadio y pupas) que no tenían enemigos naturales en California.

En la práctica, los enemigos naturales a menudo son descubiertos o aprobados para liberación secuencialmente y entonces la pregunta de cuántos y en qué orden deben liberarse las especies, a menudo es reemplazada por cuál especie está disponible primero, seguida por desistir cuando la plaga esté controlada. Una situación aparte, de gran importancia, es cuándo detener el trabajo con una especie que era prometedora pero de la que se descubrieron algunos defectos antes de la liberación o cuál especie falla en demostrar cualquier supresión del hospedero después de la liberación. En general, antes de que una especie en particular sea liberada, se necesita contestar positivamente dos preguntas: (1) ¿es plausible que el enemigo natural *pueda* ser efectivo? y (2) ¿es seguro? (para la última, ver los Capítulos 17 y 18).

Las especies plausibles son aquéllas que comparten ciertos atributos que se piensa que son favorables para el éxito y que no tienen características obvias que las harían inadecuadas o inseguras para el uso propuesto. En términos de parasitoides y depredadores, Coppel y Mertins (1977) propusieron una lista de tales atributos deseables: correspondencia ecológica con el habitat del hospedero, sincronización en el tiempo, respuesta a la densidad, alta tasa de reproducción, alta capacidad de búsqueda, alta capacidad de dispersión, especificidad de hospederos, compatibilidad con la fisiología del hospedero, requerimientos simples de alimento y que estén libres del hiperparasitismo. Godfray y Waage (1991) describen cómo las observaciones preliminares sobre las características del ciclo de vida pueden ser combinadas, usando modelos matemáticos de interacciones de población. De particular importancia es el punto de vista emergente de que los parasitoides exitosos, por ejemplo, son aquéllos con tasas más rápidas de incremento de la población que las plagas contra las que son liberados (altas proporciones de tiempo generacional) (Kindlmann y Dixon, 1999; Barlow *et al.*, 2003). Para una discusión de la teoría del control biológico clásico, ver el Capítulo 10.

Finalmente, los estudios de los enemigos naturales candidatos y de sus hospederos en el país nativo pueden dar ideas del impacto potencial de los enemigos naturales específicos, en particular donde una especie dada podría ser más exitosa en términos de factores como la elevación, el clima y el habitat.

#### PASO 7: CRIAR COLONIAS DE ENEMIGOS NATURALES EN CUARENTENA

Además de ser una buena práctica, las leyes de muchos países requieren que los enemigos naturales colectados en el extranjero sean enviados a laboratorios de cuarentena, de manera que no se introduzcan accidentalmente organismos dañinos. Los laboratorios de cuarentena son edificios diseñados especialmente para la contención de organismos, en los cuales los materiales importados pueden ser inspeccionados con seguridad (ver Capítulo 13). El diseño y los procedimientos operativos de la cuarentena fueron revisados para los Estados Unidos por Coulson *et al.* (1991). La FAO perteneciente a la ONU ha publicado guías para los procedimientos de cuarentena apropiados para ser usados durante las introducciones de agentes de control biológico (Anon., 1992).

Los laboratorios de cuarentena proporcionan un lugar donde todos los organismos indeseables que se encuentren por accidente en los envíos puedan ser removidos

y destruidos mientras que los organismos deseables – los agentes de control biológico – puedan ser preservados y usados para colonias de cría. Consecuentemente, para cumplir su misión, los laboratorios de cuarentena deben proveer un ambiente que permita tener enemigos naturales criados exitosamente (y sus hospederos) mientras que, al mismo tiempo, evite su escape.

Las colonias de los enemigos naturales candidatos deben consistir de una sola especie de enemigo natural y de su hospedero, presa o planta alimenticia. La colonia del enemigo natural debe demostrar estar libre de hiperparasitoides (en el caso de los parasitoides), de parasitoides (para los agentes de control biológico de malezas) y de patógenos. El enemigo natural debe demostrar, al criarse en el laboratorio de cuarentena, ser apto para completar su ciclo de vida en la plaga a controlar.

Sin un buen laboratorio de cuarentena, pueden perderse los enemigos naturales deseables y desperdiciarse los esfuerzos de colecta en el extranjero. Puede ser necesario mantener colonias de enemigos naturales por varias generaciones para estudiar su biología y especificidad de hospederos, antes de que una solicitud de liberación pueda ser preparada. Durante este período, todos los materiales que sostienen a las colonias deben ser manejados para evitar invasiones por especies indeseables. Si hay plantas que formen parte del apoyo necesario para criar al enemigo natural, la invasión de herbívoros no deseados (áfidos, trips, ácaros, etc.) debe ser prevenida o suprimida.

Si el enemigo natural deseado es un patógeno, los objetivos de establecer y mantener una colonia pura del organismo siguen siendo los mismos señalados anteriormente. Sin embargo, los procedimientos reales de cuarentena usados son los de un laboratorio microbiológico, incluyendo el filtrado especial de los suministros de aire entrante y saliente, la contención y el tratamiento de toda el agua de desecho, y condiciones especiales de cultivo para minimizar la contaminación de los cultivos microbiales (Melching *et al.*, 1983).

#### PASO 8: ESTIMAR EL RANGO DE HOSPEDEROS DE CADA ENEMIGO NATURAL

Antes de que un cultivo puro de un nuevo enemigo natural pueda ser considerado aceptable para liberarlo en el medio ambiente, debe obtenerse información que permita la estimación de su rango de hospederos, en relación con la fauna o flora de las áreas en las cuales eventualmente podría dispersarse (para detalles, ver el Capítulo 17). La información puede venir de registros previos de hospederos en la literatura, de observaciones de cuáles especies son atacadas por el agente en su área de origen y de las pruebas de rango de hospederos en el laboratorio de cuarentena o, a veces, de pruebas de campo en el país de origen del enemigo natural.

Para insectos herbívoros y para fitopatógenos, la estimación del rango de hospederos ha sido rutinaria en el control biológico clásico por más de 75 años. Inicialmente, dichas pruebas se enfocaban en probar cultivos, ornamentales y otras plantas valiosas para asegurar que con la introducción del herbívoro o del patógeno no entrara una nueva plaga de plantas. En los 1970s, con la llegada de leyes para las especies en peligro, la protección de las plantas nativas amenazadas fue agregada como un objetivo en los planes de prueba. Actualmente, la meta es pronosticar el rango de hospederos

y evitar cualquier impacto importante en cualquier especie vegetal nativa, amenazada o no (Zwölfer y Harris, 1971; Frick, 1974; Wapshere, 1974a, 1989; Woodburn, 1993).

Para artrópodos parasíticos y depredadores, las pruebas de rango de hospederos originalmente no eran requeridas ya que la preocupación de los gobiernos era proteger plantas, no insectos nativos. Sin embargo, desde principios de los 1990s, emergió un consenso entre los científicos del control biológico de que la estimación del rango de hospederos debería ser una parte estándar de todos los proyectos de control biológico clásico (Van Driesche y Hoddle, 1997). Los métodos para hacer dichas estimaciones para los insectos parasíticos y depredadores están siendo desarrollados (Van Driesche y Reardon, 2004; Bigler *et al.*, 2006) pero tales pruebas no son requeridas todavía en muchos países.

#### PASO 9: SOLICITAR LA LIBERACIÓN

En muchos países, la decisión de liberar un nuevo agente de control biológico al medio ambiente, con la intención de que se establezca, es regulada por la ley. Aunque los detalles varían con el país, dichas leyes buscan asegurar que no ocurra algún daño importante a las especies nativas que no se van a controlar pero, si algún daño es inevitable, debe juzgarse lo que es aceptable antes de la liberación, considerando el importante daño que hace la plaga por controlar.

#### PASO 10: LIBERACIÓN Y ESTABLECIMIENTO

El establecimiento en el campo de los enemigos naturales nuevos es un paso crucial. El establecimiento usualmente es definido como la presencia de una población reproductiva del enemigo natural, un año después de la última liberación. El establecimiento del enemigo natural es evaluado por el muestreo dirigido al agente liberado o indirectamente (para parasitoides), colectando y criando hospederos para detectar el parasitismo. El registro histórico muestra que 34% de las tentativas de establecer colonias de enemigos naturales tuvo éxito (Hall y Ehler, 1979). La probabilidad de que nuevos agentes se establezcan en el campo puede ser incrementada con la atención cuidadosa a una serie de consideraciones ecológicas, técnicas, humanas y financieras (Beirne, 1984; Van Driesche, 1993), las que se discuten en el Capítulo 19.

#### PASO 11: EVALUAR LOS IMPACTOS SOBRE LA PLAGA Y SOBRE OTRAS ESPECIES

Manejar el cambio en la densidad de la plaga clave es básico para los programas de control biológico (ver el Capítulo 20 para los métodos). Si es factible, deben medirse las densidades de la plaga en parcelas testigo antes de que se liberen los enemigos naturales, de tal manera que la información antes de la liberación sea valiosa para establecer la línea base de la densidad de la plaga con la que se compararán las densidades futuras. Si esto no es factible o si va a evaluarse el impacto de un enemigo natural liberado previamente, se necesitarán otros enfoques. Las evaluaciones hechas en el desarrollo del proyecto de control biológico dan guías sobre la efectividad del agente de control, permitiendo la cría masiva que soporte futuras liberaciones para concentrarse

en las mejores especies. Por ejemplo, una evaluación de los impactos de los enemigos naturales liberados en el occidente de Norteamérica contra *Senecio jacobaea* L. – el escarabajo pulga *Longitarsus jacobaeae* (Waterhouse) y la polilla arctíida *Tyria jacobaeae* L. – demostraron que el escarabajo pulga fue el agente más importante (McEvoy *et al.*, 1993), permitiendo trabajar en nuevas áreas para concentrarse en esa especie.

Debe incluirse la evaluación de impactos en otras especies. El muestreo de campo se concentraría en saber si esas especies podrían ser afectadas, basándose en la evaluación de riesgos en la preliberación. Por ejemplo, el pino athel *Tamarix aphylla* (L.) Karst. es un árbol exótico pero valioso como árbol de sombra en México, del cual se ha señalado que está en riesgo de ser atacado por el agente de control biológico del cedro salado que fue liberado en Texas, *D. elongata* (Chrysomelidae). Por tanto, dicho árbol es la especie obvia para monitorear los efectos no deseados de esta liberación.

## PASO 12: EVALUAR LA CONCLUSIÓN DEL PROGRAMA Y SU VALOR ECONÓMICO

Cuando un proyecto termina, debe evaluarse su cumplimiento. ¿Ha sido reducida adecuadamente la plaga en todas las áreas invadidas? ¿Qué beneficios económicos o ecológicos fueron obtenidos? ¿Hubo daño o no en otras especies? Debe calcularse una relación costo:beneficio del proyecto para informar a las agencias gubernamentales a las que se solicitará ayuda para poder justificar nuevos proyectos. Si la plaga no fue suprimida al nivel deseado, deberían reconsiderarse los objetivos del programa en vista de lo que se ha descubierto. En particular, la necesidad de diferentes enemigos naturales estaría incluida, especialmente si no fueron introducidos algunos enemigos naturales descubiertos durante la fase de exploración del programa. Si parece que especies o biotipos adicionales de los enemigos naturales pueden ser introducidos exitosamente, entonces debería hacerse y se evaluaría el impacto de las nuevas especies. Si no se conocen otros enemigos naturales, puede necesitarse exploración adicional.

El control biológico clásico completo es una inversión social económicamente muy productiva. Los proyectos australianos han tenido una proporción costo:beneficio de 1:10.6, con un máximo superior a 1:100 (Tisdell, 1990). En los cultivos, los beneficios acumulados se incrementan cada año debido a la ausencia del daño por plagas en cada estación productiva subsiguiente y en el menor uso de plaguicidas. El control biológico clásico es particularmente valioso al proteger la agricultura de países en desarrollo, donde para muchos productores, los plaguicidas son demasiado costosos o inseguros (ver p. ej., Herren y Neuenschwander, 1991; Zeddies *et al.*, 2001). Los beneficios del control de plagas en áreas naturales pueden ser ecológicos y económicos. Los valores monetarios del mejoramiento ecológico son más difíciles de medir. Los beneficios económicos varían de acuerdo a cómo la plaga perturba las actividades humanas, incluyendo aspectos como la pérdida de fuentes de agua, la reducción de oportunidades de transporte, la reducción de la pesca, etc. (Thomas y Room, 1986; Bangsund *et al.*, 1999).

## CONTROL BIOLÓGICO DE NUEVA ASOCIACIÓN

Además de importar enemigos naturales desde la región nativa de una plaga invasora (control biológico clásico), la importación puede ser usada en al menos dos formas en las que se reúnen nuevas combinaciones de enemigos naturales y plagas.

- (1) Algunas plagas importantes son especies nativas. Pimentel (1963) sugirió que tales plagas nativas podrían ser controlables con parasitoides y depredadores colectados de parientes de la plaga que estén presentes en otras regiones biogeográficas. Él introdujo la frase “nueva asociación”, la cual ahora se refiere al uso de un organismo para el control biológico de otro con el que no tuvo conexión evolutiva previa. Para tales proyectos, la fuente potencial de enemigos naturales serían especies cercanamente relacionadas (del mismo género o tribu) o aquéllas ecológicamente similares a la plaga por controlar pero que se encuentran en áreas biogeográficas separadas (otros continentes) con climas similares.
- (2) En otros casos, una plaga puede ser invasora pero de origen desconocido. Por ejemplo, la gracillariída *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic es una polilla de origen desconocido que fue observada primero en Macedonia en los 1970s. Ahora es invasora en gran parte de Europa, es un minador de hojas que actúa como plaga de alta densidad en árboles del castaño del caballo (*Aesculus hippocastanum* L.) (Kenis *et al.*, 2005). Un rango nativo europeo de la plaga parece dudoso debido a su reciente dispersión y al hecho de que el género es de América y Asia. Un cambio de hospedero potencial puede haber ocurrido y, si es verdad, complica el problema ya que las inspecciones efectuadas sólo en castaño del caballo podrían fallar para encontrar la especie. Se están considerando planes para coleccionar enemigos naturales en especies taxonómicamente relacionadas.

## EJEMPLOS DEL CONTROL BIOLÓGICO DE NUEVA ASOCIACIÓN

Varios precedentes demostraron que los enemigos naturales de “nueva asociación” pueden, al menos en algunas instancias, suprimir organismos con los que nunca tuvieron contacto evolutivo previo:

- (1) Un ejemplo antiguo famoso fue el trabajo de Tothill *et al.* (1930), quienes usaron una mosca taquínida para suprimir una plaga devastadora del coco, la polilla zygaénida *Levuana irridescens* B-B. en Fiji en los 1920s. Los investigadores creyeron que la plaga era invasora pero este punto ha sido discutido. Sin importar la fuente de la plaga, el origen (si no es Fiji) nunca fue determinado y el enemigo natural finalmente controló la plaga: el taquínido *Bessa remota* (Aldrich) fue importado de un zygaénido diferente, *Brachartona catoxantha* (Hampson).
- (2) La polilla geométrida nativa *Oxydia trychiata* (Guenée) se convirtió en defoliador de plantaciones de árboles en Colombia, después de que se plantaron pinos exóticos. Más tarde fue suprimida con la introducción del parasitoide norteamericano de huevos *Telenomus alsophilae* Viereck, el cual nunca había estado asociado con *O. trychiata* (Bustillo y Drooz, 1977; Drooz *et al.*, 1977).

- (3) El conejo europeo *Oryctolagus cuniculus* (L.) fue suprimido en Australia con un virus de una especie de conejo sudamericano (Fenner y Ratcliffe, 1965).
- (4) El barrenador de la caña de azúcar *Diatraea saccharalis* (F.) fue controlado en Barbados por *Cotesia flavipes* (Cameron), una avispa braconídea de India asociada con otras especies de barrenadores en otras gramíneas (Alam *et al.*, 1971).
- (5) La densidad de la chinche lygus *L. lineolaris* en alfalfa ha sido reducida en 60% (Day, 1996) por el braconídeo *P. digonensis*, un parasitoide de *Lygus* nativo de Europa. Este parasitoide fue seleccionado basado en un estudio de las asociaciones hospedero/parasitoide encontradas en Europa (Kuhlmann y Mason, 2003).
- (6) Los nopales invasores en Australia, *Opuntia stricta* (Haworth) Haworth var. *dillenii* (Ker Gawler) L. Benson y *O. stricta* (Haworth) Haworth var. *stricta* (Haworth) Haworth, originarios de la costa del Golfo de México en Norteamérica o en el Caribe (Mann, 1970; Julien y Griffiths, 1998), fueron controlados por la polilla pirálida sudamericana *C. cactorum* de Argentina, donde atacaba a otras *Opuntia* (Dodd, 1940).

## LIMITACIONES Y FALLAS

Sin embargo, en muchas nuevas combinaciones hospedero/parasitoide, el hospedero a controlar puede ser fisiológicamente inadecuado o no atractivo para los parasitoides obtenidos de especies relacionadas. Predecir cuáles nuevos hospederos serán susceptibles al ataque de un parasitoide o herbívoro no es factible basándose sólo en la teoría. Este enfoque fue usado por Ngi-Song *et al.* (1999) para evaluar cuáles especies de barrenadores del tallo (*Chilo* y *Diatraea* spp.) soportaban el desarrollo exitoso de varios parasitoides *Apanteles* y *Cotesia* cuando los hospederos y parasitoides fueron utilizados en nuevas combinaciones. Cinco de las especies de parasitoides estudiadas mostraron tasas de ataque menores en los hospederos nuevos. En dos de 17 combinaciones nuevas, las crías eran pequeñas o murieron debido a que el hospedero era inadecuado. Los hospederos inadecuados fueron aquéllos en que los parasitoides no eran aptos para derrotar los procesos de encapsulación del hospedero, por lo que fueron muertos como huevos o larvas pequeñas (ver p. ej., Alleyne y Wiedenmann, 2001). En otro caso, los parasitoides criados de geometrídeos que se alimentan de coníferas en Europa para su posible uso contra el medidor del falso abeto oriental *Lambdina fuscicornis fuscicornis* (Guenée) en Newfoundland, no pudieron desarrollarse con éxito en este nuevo hospedero (West y Kenis, 1997).

Para los herbívoros, las plantas hospederas inadecuadas serán aquéllas que no tienen las señales químicas que inducen la oviposición del herbívoro o, en otras instancias, especies que son nutricionalmente inadecuadas para el desarrollo del herbívoro inmaduro (ver Capítulo 12).

## TASAS DE ÉXITO DE LOS PROGRAMAS DE NUEVA ASOCIACIÓN

Claramente, existen algunas nuevas combinaciones hospedero/parasitoide que sí suprimen al hospedero. Pimentel (1963) argumentó que las nuevas asociaciones deberían ser aún más supresoras en promedio que cuando los enemigos naturales han coevolu-

cionado con sus hospederos. Se creyó que era así porque los antagonistas sin una previa relación cercana a una especie no habrían sido sujetos a ninguna presión evolutiva hacia la atenuación de la virulencia del agente de control (Hokkanen y Pimentel, 1984, 1989). Sin embargo, las tasas de éxito no parecen realmente diferir entre los proyectos de control biológico clásico y en los de nueva asociación (Goeden y Kok, 1986; Schroeder y Goeden, 1986; Waage, 1990).

## ¿SON ÉTICOS LOS PROYECTOS DE NUEVA ASOCIACIÓN?

### CONTROL DE PLANTAS NATIVAS

En el pasado, algunos científicos argumentaron que las plantas nativas económicamente indeseables (como las especies del mezquite *Prosopis* en los pastizales del suroeste de los EU) eran objetivos apropiados para introducir enemigos naturales (DeLoach 1980, 1985). Pemberton (2002), sin embargo, argumentó que las plantas nativas nunca son aceptables para ese fin, porque (1) es posible que las malezas nativas sean especies abundantes, de las que dependen muchas otras especies nativas; (2) los agentes de control biológico se diseminan a parques y a reservas naturales donde las plantas nativas son vistas como parte de la flora, sin importar los problemas económicos que puedan causar a otros; (3) los enemigos naturales de nueva asociación posiblemente tienen rangos de hospederos más amplios; y (4) los proyectos contra plantas nativas, al menos en algunos países, serían políticamente inaceptables, no se permitiría llegar a la fase de liberación y, por tanto, sería un desperdicio de recursos.

### CONTROL DE INSECTOS NATIVOS

Algunos insectos nativos son plagas importantes que han sido reducidos exitosamente en densidad por importaciones de enemigos naturales (p. ej., la chinche *L. lineolaris* por *P. digonensis* de Europa [Day, 1996] y el barrenador de la caña de azúcar *D. saccharalis* por *C. flavipes* [Alan *et al.*, 1971]). Otras plagas de árboles nativos han sido sugeridas como objetivos potenciales, incluyendo al picudo del pino blanco *Pissodes strobi* (Peck), el cual mata los brotes terminales de los pinos blancos en regeneración (*Pinus strobus* L.), reduciendo significativamente su valor maderable (Mills y Fischer, 1986; Kenis y Mills, 1994), así como el gusano de la yema de la picea *Choristoneura fumiferana* (Clemens) y la polilla de la yema de la picea *Zeiraphera canadensis* Muutuura & Freeman (Mills, 1983, 1993). Sin embargo, estos proyectos no han ido más allá de identificar enemigos naturales potenciales de los congéneres europeos de las plagas. El control de las especies de *Lygus* es el único proyecto de nueva asociación en los Estados Unidos que se está llevando a cabo activamente. No está claro si nuevos proyectos de este tipo serían socialmente aceptables.

### CONTROL DE INSECTOS O PLAGAS EXÓTICAS CON ENEMIGOS NATURALES DE NUEVA ASOCIACIÓN

Algunos insectos y malezas exóticas han sido controlados a través de la introducción de enemigos naturales de otros hospederos (p. ej., la polilla *Levuana* en Fiji y

los cactus *Opuntia* en Australia, como ya se mencionó antes). Estos proyectos están justificados ecológicamente porque la reducción resultante de la densidad de la plaga regresó a la comunidad invadida al estado previo a la invasión. El hecho de que los enemigos naturales carezcan de una previa asociación evolutiva con la plaga clave no es un problema ético, dado que se ha demostrado que presentan una especificidad de hospedero adecuada para la seguridad en el país receptor.

## FUENTES POTENCIALES DE ENEMIGOS NATURALES

Para los proyectos de nueva asociación, las fuentes de enemigos potenciales no necesariamente son obvias. El enfoque general es buscar en especies del mismo género o en especies más o menos emparentadas que tienen ciclos de vida o ecología similar, en regiones con un clima parecido. Para los insectos a controlar, también es útil coleccionar enemigos naturales de hospederos en las plantas en que se alimenta la plaga. Cuando Tothill no pudo localizar el rango nativo de la polilla del cocotero, él coleccionó otras polillas de la misma familia que se hallaban en cocotero, en una amplia región geográfica con clima similar. En otros proyectos, el hábito alimenticio y la asociación de la planta con insectos plaga, más bien que la afinidad taxonómica, fueron la base del hallazgo de parasitoides de nueva asociación. Entonces, cuando *C. flavipes* fue identificado como un parasitoide para el barrenador del tallo de la caña de azúcar, lo fue porque atacaba a otros barrenadores en pastos de tallo grande, los cuales no necesariamente estaban cercanamente relacionados al barrenador de la caña de azúcar (Alam *et al.*, 1971). Una desventaja de este enfoque es que tales especies, por definición, tendrán rangos más amplios de hospederos que los agentes del control biológico clásico.

## RIESGOS POTENCIALES DE LAS INTRODUCCIONES DE NUEVA ASOCIACIÓN

Si las introducciones para control biológico son dirigidas contra especies exóticas de origen desconocido, los riesgos son los mismos que para un proyecto de control biológico clásico. Los proyectos contra especies nativas deberían limitarse a aquéllos contra insectos nativos pero no contra plantas indeseables. En tales casos, el único riesgo adicional de tales proyectos, sobre los de un proyecto similar de control biológico clásico, sería que los parasitoides o depredadores nativos de la plaga clave podrían ser reducidos en densidad o sufrir reducciones en su distribución, si su hospedero nativo es controlado. Day (2005) encontró que después de la supresión de la chinche lygus (*L. lineolaris*, nativa de los Estados Unidos) por la introducción del parasitoide europeo *P. digoneutis*, el parasitoide nativo *Peristenus pallipes* (Curtis) permaneció en el habitat (campos de alfalfa), con algunos cambios en la abundancia de la plaga (del 9 al 2% de parasitismo). Sin embargo, hubo poco o ningún cambio de la abundancia de *P. pallipes* en sus otros hospederos, como *Adelphocoris lineolatus* (Goeze) (cambió del 12 al 10% de parasitismo) y *Leptopterna dolabrata* (L.) (se incrementó del 17 al 21%).

## RESUMEN

El control biológico clásico es la forma más efectiva y valiosa del control biológico. Permite que soluciones permanentes sean desarrolladas contra plagas invasoras, ya sean plagas de cultivos importantes económicamente o plagas ecológicas en habitats naturales. Ninguna otra forma del control biológico permite soluciones permanentes, eficientes en costos, a tales problemas. El control biológico clásico contribuye a la salud humana a través de la reducción del uso de plaguicidas, un problema de importancia continua. Se han presentado impactos del control biológico en otras especies pero existe el potencial para modificar el proceso de selección de agentes para las introducciones y así reducir los riesgos. El control biológico de nueva asociación es una variante del control biológico clásico que es apropiado para algunos artrópodos, particularmente para especies invasoras cuyas áreas de origen no pueden ser identificadas y, en unos pocos casos, en algunas especies nativas que causan grandes pérdidas económicas.

## CAPÍTULO 12: CONTROL BIOLÓGICO DE MALEZAS

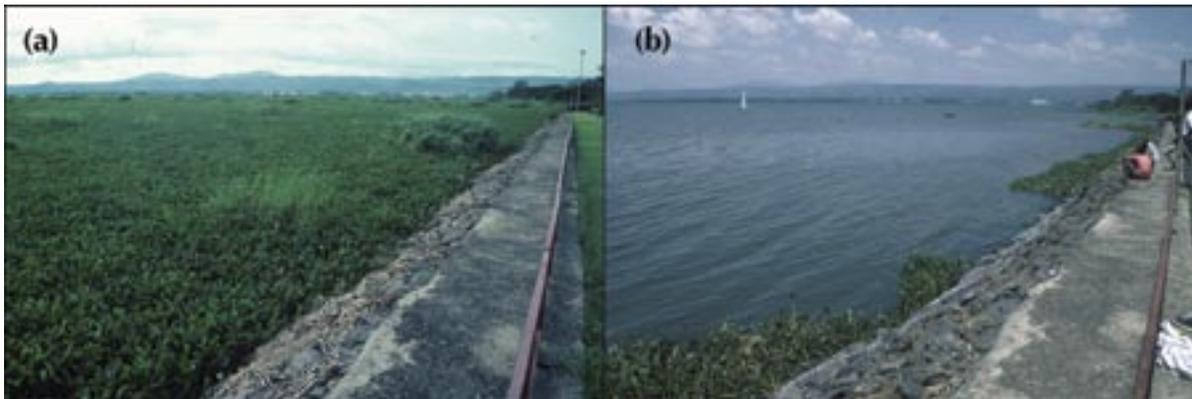
### DIFFERENCIAS Y SIMILITUDES ENTRE LOS PROGRAMAS DE MALEZAS Y DE ARTROPÓDOS

El control biológico de malezas sigue la misma secuencia que el los artrópodos plaga (ver el Capítulo 11). Esto involucra la selección, importación y establecimiento de herbívoros especialistas o fitopatógenos en un ambiente nuevo. Los sitios son usualmente inoculados con unos pocos individuos y el control depende de la capacidad del agente para incrementar y alcanzar niveles críticos de población. Estas poblaciones, una vez se establecen, llegan a ser sostenibles por sí mismas, causando daño a la maleza, luego se dispersan a nuevos sitios infestados con la maleza y, por último alcanzan un equilibrio con ella a largo plazo. El control exitoso puede producir cambios dramáticos en la vegetación (**Figuras 12-1a,b, 12-2a,b, 12-3a,b**), causando que lugares con maleza monotípica sean reemplazados por lugares con vegetación nativa más diversa. La mayoría de los programas han evaluado el impacto de los agentes introducidos sobre la maleza a controlar. Además, la investigación post-liberación de los efectos en la red alimenticia y el daño a otras especies recibe ahora una mayor atención.

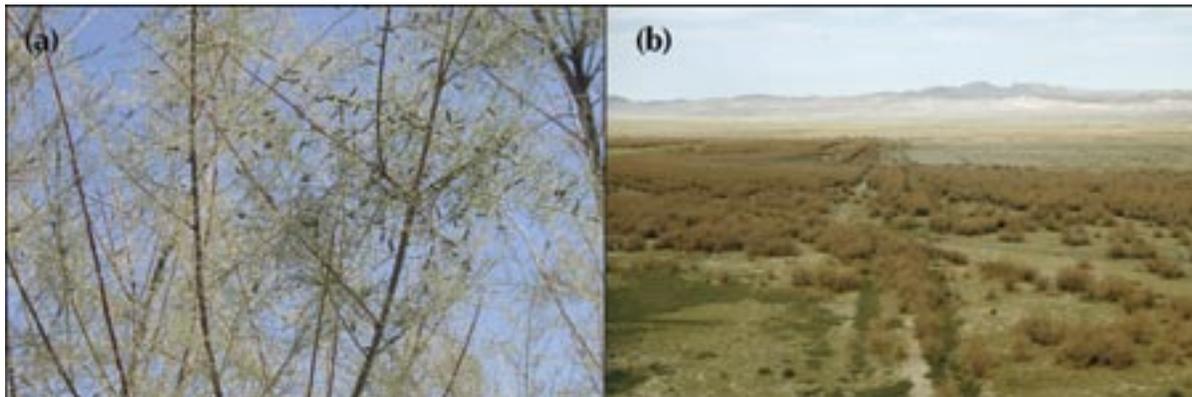
El control biológico de malezas se basa en efectos letales (algo raro) y en el estrés acumulado del impacto no letal. Los insectos que se alimentan de plantas y los fitopatógenos alteran la reproducción de la planta, su habilidad competitiva, la tasa de desarrollo, el reclutamiento de plántulas y muchos otros aspectos de la biología de la maleza. El conocimiento de la fisiología y la ecología de la planta, la ciencia de las malezas, taxonomía vegetal, filogenética y otros campos de la botánica, son importantes para los programas de control biológico de malezas. Como los insectos herbívoros pueden afectar la susceptibilidad de las malezas a los fitopatógenos, entonces las interacciones insectos-patógenos pueden llegar a ser importantes. El efecto de los agentes de control biológico de malezas puede tener un impacto sutil que se acumula en largos períodos de tiempo, haciendo difícil la evaluación, especialmente si una línea base de información de la planta bien definida no está disponible. Por tanto, los datos de la preliberación con frecuencia son buscados para establecer el estatus de la población de la maleza, antes de implementar el control biológico. Por esta razón y por el mayor énfasis en la determinación del rango de hospederos, el tiempo requerido para conducir un proyecto de control biológico de malezas es más largo que para los proyectos con artrópodos. No es inusual que los proyectos contra malezas requieran 20 años o más para su término (Harris, 1985).



**Figuras 12-1a, b.** La enredadera de caucho (*Crytostegia grandifolia* R. Br.) es una plaga severa de áreas naturales en la parte tropical de Queensland n Australia, ahogando la vegetación nativa (a); la roya *Maravalia cryptostegiae* (b), un patógeno importado de Madagascar causa un daño significativo provocando su control (Vogler y Linday, 2002) (Fotografías cortesía de Colin Wilson.)



**Figuras 12-2a, b.** El control biológico del lirio acuático *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms-Laub en el Lago Victoria en África (Kisumu, Kenya) por los picudos introducidos, logró un control impresionante, cambiando las áreas densas con la maleza en mayo de 1999 (a) en áreas sin maleza para diciembre del mismo año (b). (Fotografías cortesía de Mic Julien, CSIRO.)



**Figuras 12-3a, b.** El escarabajo crisomélido *Diarhabda elongata* Brulle *deserticola* Chen, ha sido introducido en el suroeste de los Estados Unidos para el control biológico de *Tamarix* spp., los cuales son unos arbustos euroasiáticos ampliamente invasores en áreas riparias. Aquí se muestran las larvas del escarabajo defoliando arbustos de *Tamarix*. (Fotografía cortesía de Ray Caruthers, USDA-ARS.)

Los proyectos de control biológico de insectos generalmente involucran la introducción de uno o de unos pocos agentes de control biológico. En contraste, el control biológico de malezas involucra más comúnmente la introducción de un complejo de agentes. Por ejemplo, casi el doble de proyectos de control biológico de malezas (40%) como de los dirigidos a insectos (21%), emplean tres o más agentes (Denoth *et al.*, 2002). Agentes individuales pueden lograr un control completo en plantas de arquitectura simple (como *Azolla filiculoides* Lamarck y *Salvinia molesta* Mitchell, Hill [1999], Cilliers *et al.* [2003]) que no se reproducen sexualmente, pero es más probable que se necesiten múltiples agentes para especies de arquitectura complejas, con modos multifacéticos de reproducción, genéticamente variables y ampliamente distribuidas. Un caso extremo es el de *Lantana camara* L., contra la cual cerca de 40 especies de insectos han sido liberadas en más de 30 países. Este arbusto leñoso comprende un complejo extremadamente variable genéticamente de más de 600 cultivares, algunos de los cuales no existen en la naturaleza (Winder y Harley, 1983; Baars y Nesar, 1999; Day y Nesar, 2000; Day *et al.*, 2003). *Lantana* produce numerosas semillas que son dispersadas por las aves (Thaman, 1974) y forma híbridos fácilmente. Su follaje y semillas son tóxicos, puede ser espinosa e invade una amplia variedad de hábitats. Después de cortarla y quemarla se originan muchas plantas nuevas (Greathead, 1968). Aunque se ha progresado en algunas regiones (p. ej., Hawai), el control completo de esta maleza no ha sido alcanzado en ningún lugar.

## ¿POR QUÉ LAS PLANTAS SE VUELVEN INVASORAS?

Las plantas no nativas que son introducidas en nuevas áreas frecuentemente llegan a ser más grandes, más robustas, más numerosas y producen más flores y semillas que en sus rangos nativos de distribución (Siemann y Rogers, 2001; Stastny *et al.*, 2005). Estos atributos pueden capacitarlas para estar fuera de competencia con las plantas nativas e invadir comunidades naturales, a veces excluyendo plantas nativas cercanas. Se han propuesto tres mecanismos para manejar la invasión de plantas: la hipótesis de la “liberación del enemigo”, la hipótesis de la “resistencia biótica” y la hipótesis del “incremento en la disponibilidad de recursos”.

La *hipótesis de la liberación del enemigo* postula que las plantas introducidas experimentan menos ataque por herbívoros y otros enemigos naturales, permitiéndoles incrementar en densidad y expandir su distribución. Carpenter y Cappuccino (2005) han mostrado una correlación positiva, aunque débil, entre las plantas invasoras y la carencia de herbivoría. Otros han postulado posteriormente que tal herbivoría reducida disminuye la necesidad de las defensas en las plantas. Esta “*teoría de la defensa óptima*” sugiere que existe una asignación de intercambio entre los rasgos para la resistencia a la herbivoría y aquellos para el crecimiento de las plantas. Los proponentes de esta teoría afirman que se pierden o reducen los atributos defensivos, a través de la selección natural, cuando ya no se necesitan. Esto supuestamente permite la asignación de una proporción más grande de fotosintetizados para el crecimiento y la reproducción, permitiéndoles incrementar su capacidad competitiva (Blossey y Notzold, 1995; Bossdorf *et al.*, 2005). Sin embargo, esto puede hacer al invasor más vulnerable a la herbivoría. Otros autores argumentan que las especies introducidas pueden no perder las defensas (Genton *et al.*, 2005; Stastny *et al.*, 2005) o pueden aun desarrollar un incremento de la resistencia a la herbivoría (p. ej., Leger y Forister, 2005), presumiblemente debido a una capacidad incrementada para capturar suficientes recursos para suplir todas las necesidades de

asignación. La situación puede ser todavía más complicada por las respuestas inducidas de las plantas a la herbivoría (Karban y Myers, 1989), las cuales pueden incrementar o disminuir la resistencia de la planta (Tuomi *et al.*, 1984; Williams y Myers, 1984). Para *Senecio jacobaea* L., las poblaciones invasoras han disminuido la inversión en compuestos defensivos dirigidos contra herbívoros especialistas (especies no presentes en la zona invadida) pero han incrementado los niveles de compuestos dirigidos contra los herbívoros generalistas (Joshi y Vrieling, 2005). Un postuladoadicional de esta hipótesis podría ser que, después que los enemigos naturales especializados son reasociados con una población de una planta invasora, esta población debe empezar a reinvertir en los compuestos defensivos necesarios para defenderse de los herbívoros especialistas. Se ha encontrado evidencia en Norteamérica de la readquisición de furanocumarinas tóxicas por la planta invasora europea *Pastinaca sativa* L., después de la invasión subsiguiente de su herbívoro especializado, el gusano telarañero de la pastinaca *Depressaria pastinacella* (Duponchel) (Zangerl y Berenbaum, 2005).

La *hipótesis de la resistencia biótica (o ecológica)*, propuesta primero por Elton (1958), sugiere que las plantas invasoras podrían fallar para establecerse o proliferar debido a sus interacciones con las especies nativas, especialmente herbívoros competitivos y generalistas (Maron y Vilà, 2001; Levine *et al.*, 2004).

La *hipótesis de la disponibilidad de recursos* sugiere que una comunidad de plantas llega a ser más susceptible a la invasión cada vez que la cantidad de recursos no utilizados se incrementa (Davis *et al.*, 2000). Blumenthal (2005) fusionó las hipótesis de los enemigos naturales y la del incremento de recursos como la “hipótesis de la liberación de recursos y de enemigos”, la cual asegura que estos mecanismos actúan juntos para permitir o prevenir la invasión. Ciertamente, no son suficientes las respuestas simples y se requiere de una síntesis para el mejor entendimiento de estos mecanismos. Shea y Chesson (2002) se han movido en esta dirección con su concepto de “oportunidad de nicho”, el cual reconoce tres factores que fluctúan temporalmente y que contribuyen a la tasa de desarrollo del invasor: recursos, enemigos naturales y ambiente físico. Ellos equipararon una baja oportunidad de nicho con la resistencia biótica y sugieren que las comunidades más diversas son menos susceptibles a la invasión.

El control biológico de malezas busca anular los beneficios de la liberación del enemigo natural con la introducción de otros enemigos naturales, mientras que al mismo tiempo reconoce que esto sólo no puede proporcionar un control adecuado de una planta invasora en particular. Para plantas que han llegado a ser invasoras debido a la liberación de enemigos naturales, especialmente las plantas invasoras que han reducido sus atributos de defensa, el control biológico puede ser altamente efectivo. Sin embargo, en la mayoría de los casos, el control biológico debe ser suplementado con otros enfoques de control (Hoffmann, 1995). Blumenthal (2005) anotó que “el manejo exitoso de las invasiones de plantas puede requerir de ambos tipos de control biológico, el que ayuda a reducir los efectos de la liberación de enemigos naturales con la introducción de enemigos naturales desde un rango nativo del invasor, y los métodos que ayudan a limitar o reducir la disponibilidad de recursos”. En muchos casos, quizá en la mayoría, la solución involucra el manejo integrado que emplea el control biológico como una estrategia básica. Podría decirse, sin embargo, que el control biológico puede ser también una solución efectiva siempre y cuando la causa última del problema de malezas se relacione con otro factor distinto a la liberación de enemigos naturales.

## SELECCIÓN DE OBJETIVOS ADECUADOS PARA EL CONTROL BIOLÓGICO DE MALEZAS

Hay muchas formas de dar prioridad a las plantas para controlar con el control biológico. Las mayores prioridades pueden ser asignadas a las malezas más dañinas, a proyectos que podrían ser menos costosos (p. ej., proyectos que han tenido éxito en otras partes), a los que puedan hacerse más fácilmente (p. ej., monitoreos realizados más fácilmente en países amigos con colaboradores dispuestos), a los que carecen de alternativas (control biológico como último recurso), a los más receptivos para el control biológico (susceptibilidad de la maleza), a los más fáciles de tener éxito (aumento de tasa de éxito) o a los que son más aceptables ambientalmente (seguridad para otras especies). Desafortunadamente, el control biológico es visto frecuentemente como el método de último recurso y los proyectos son iniciados con base en conveniencias políticas o en oportunidades de recursos económicos. Peschken y McClay (1995) han desarrollado un sistema de puntaje para ayudar en la selección de la maleza a controlar que integra varios de estos factores. Este sistema, sin embargo, coloca el énfasis más grande en la importancia económica de la maleza con poco interés por el número de especies de plantas nativas relacionadas (como un indicador del potencial de efecto en otras especies). De igual forma, malezas que pudiesen ser buenas candidatas para el control biológico y con pocos parientes nativos podrían no ser elegidas si son malezas principalmente ambientales que causan poca pérdida económica. El sistema de Peschken y McClay, sin embargo, proporciona una base para un esquema de revisión que coloca más énfasis en el daño ambiental y en la protección a las especies nativas.

## CONFLICTOS DE INTERÉS EN EL CONTROL BIOLÓGICO DE MALEZAS

Las políticas que rodean al control biológico de malezas llegan a ser complicadas cuando la maleza no es universalmente reconocida como indeseable (Tisdell *et al.*, 1984). Los rancheros de Australia, por ejemplo, le dicen la “maldición de Patterson” a *Echium plantagineum* L. mientras que los apicultores la conocen como “la salvación de Jane”. Obviamente, los rancheros favorecieron el control de este pasto inferior porque sabían que contiene compuestos potencialmente tóxicos para el ganado, mientras que los apicultores la valoran como una fuente de néctar para la producción de miel (Piggin, 1982). La resolución de este conflicto requirió de la intervención de la corte y por último de la aprobación del Acta del Control Biológico Australiano, la cual ahora considera intereses individuales en contra del bien nacional (Delfosse, 1985). La introducción de un agente de control biológico exótico es irreversible generalmente, pues los agentes son imposibles de erradicar después de su establecimiento (Harris 1988), así que todos los puntos de vista ameritan consideración. Esto dicta acciones conservadoras y consultas exhaustivas (DeBach, 1964b) y debe determinarse que el control biológico sirva a los intereses públicos. Cualquier conflicto debe ser resuelto antes de iniciar un proyecto. El proceso de inicio y conducción del control biológico de malezas está altamente regulado en los Estados Unidos, tanto para el nivel estatal como el federal, con leyes de protección de plantas que protegen los intereses agrícolas previniendo la introducción de plantas plaga. Sin embargo, se ha argumentado que el sistema de los Estados Unidos, por

no proporcionar oportunidades adecuadas para la contribución y divulgación pública, no es adecuado para la identificación y resolución de los conflictos de interés (Miller y Aplet, 2005). Un modelo más agresivo de resolución de conflictos existe en Nueva Zelanda, basado en la legislación que gobierna explícitamente la introducción de nuevos organismos.

## INVENTARIOS FAUNÍSTICOS: HALLAZGO DE AGENTES POTENCIALES PARA EL CONTROL BIOLÓGICO DE MALEZAS

### SELECCIÓN DE ÁREAS PARA EFECTUAR INSPECCIONES DE ENEMIGOS NATURALES

Una vez que se ha escogido una maleza como objetivo, debe decidirse dónde buscar sus enemigos naturales. Esto requiere la delimitación del rango nativo de la especie y la determinación de dónde se originó la población invasora. Tales determinaciones pueden involucrar el estudio de las floras regionales y de otro tipo de literatura, el examen de registros, de especímenes de herbario y consulta con botánicos, la revisión de documentos históricos, la concordancia del clima y los análisis genómicos. Muchas técnicas moleculares modernas ayudan en este proceso (Goolsby *et al.*, 2006a; ver también el Capítulo 15). Las áreas de búsqueda más prometedoras, dentro del rango nativo de distribución de la maleza, pueden ser mejor definidas por la identificación de los regímenes ecolimáticos que se aproximan a los de la área de liberación (ver el Capítulo 14) (McFadyen, 1991). Finalmente, puede ser importante comparar genotipos de plantas para asegurar que es inspeccionada la variante genética correcta de la maleza y para asegurar el biotipo del enemigo natural óptimo.

Cuando se seleccionan las áreas de investigación para los agentes de control biológico de una maleza en particular, se encuentra frecuentemente la frase “área de origen” como la zona más probable en la que se puedan encontrar especies herbívoras que sean específicas de la maleza a controlar. Esto generalmente significa la localización de la zona donde la especie vegetal evolucionó aunque algunas veces sirve para referir al área exacta dentro del rango geográfico completo en el cual fue introducida la maleza. Estas dos áreas pueden ser o no las mismas. La distribución actual no siempre es indicativa de los eventos evolutivos pasados, así que puede ser difícil definir el área evolutiva de origen (McClay *et al.*, 2004). Sin embargo, existen pistas, como enumeran Darlington (1957) y Cain (1943) que proporcionan una mirada hacia la historia geográfica de un taxón. Las dos más útiles de ellas son (1) el “*centro de diversidad*” del complejo de especies, la cual asume que el origen es donde está el mayor número de especies del grupo. Udvardy (1969) indicó que una alta relación de endemismos, para las especies de amplia distribución, es una indicación de qué tanto ha existido dentro de un área, un grupo taxonómico en particular. Tales centros de diversidad están donde los herbívoros especializados podrían haber evolucionado más fácilmente (Wapshere, 1974b); y (2) el “*grado de diferenciación*”, el que declara que debería haber diferencias mayores entre las poblaciones de una especie, entre las especies de un género o entre géneros de la misma familia, en las áreas donde el grupo ha durado más. Las comparaciones moleculares de diversidad genética entre los taxones permiten

tales comparaciones. La zona con mayor diversidad de haplotipos puede ser localizada para algunas plagas y esto puede usarse para inferir áreas de origen.

## CONDUCCIÓN DE INSPECCIONES

Después que un área de búsqueda es identificada, se realizan inventarios faunísticos para compilar una lista de especies herbívoras tan completa como sea posible (usualmente insectos o ácaros) y de fitopatógenos que ataquen a la planta. Las curvas de acumulación de especies (también llamadas curvas de refinamiento) pueden ayudar a determinar cómo ha sido inspeccionada un área completa y para comparar la riqueza de especies entre áreas (Müller-Schärer *et al.*, 1991). Esto involucra el trazado del número de especies encontrado contra el número de individuos muestreado o alguna otra medida de esfuerzo de muestreo (Krebs, 1999; Heard y Pettit, 2005). Estos datos típicamente forman una curva que se nivela conforme son colectadas las especies comunes y se necesita un incremento en el esfuerzo para detectar especies más raras. La asíntota de la curva estima el total de especies en la comunidad que son contables usando los métodos empleados.

Durante las inspecciones, cientos de especies pueden ser enumeradas. Por ejemplo, 116 insectos fitófagos del kudzu *Pueraria montana* var. *lobata* fueron identificados (Willd.) Maesen & S. Almeida en China. Más de 450 especies de insectos fueron identificadas de *Melaleuca quinquenervia* (Cavier) Blake durante las inspecciones en Australia (Balciunas *et al.*, 1994a) y casi el mismo número de *Mimosa pigra* L. en las Américas (Heard y Pettit, 2005). Obviamente, no todas pueden ser completamente estudiadas, comparadas y clasificadas para escoger al “mejor” candidato, como es algunas veces sugerido (p. ej., Myers, 1985; Denoth *et al.* 2002), por lo que dar prioridad a algunas especies y permitir la opinión de un experto se hace necesario. La oportunidad frecuentemente dicta cuáles organismos pasan por una evaluación adicional. Esta oportunidad puede depender de la secuencia del descubrimiento, la rareza o lo común que sea el organismo, su rango de distribución, estacionalidad o permanencia, la facilidad de la cría y el desarrollo de la investigación de las colonias, el tiempo requerido para el desarrollo (algunos barrenadores de madera, por ejemplo, requieren dos años para completar su ciclo de vida), el conocimiento de especies similares por el investigador y la intuición. Esto toma un tiempo considerable para desarrollar un agente de control biológico como candidato para la liberación. Por tanto, mejor que enumerar todas las especies posibles que conducirían a largos estudios sobre cada especie en la lista antes de elegir a los candidatos, los agentes prometedores usualmente son seleccionados rápidamente y los estudios se empiezan sobre ellos. No son selecciones al azar, como algunas veces se ha implicado (Myers, 1985) sino que son opciones bien pensadas, basadas en la información disponible, la observación directa, la experiencia y el conocimiento del grupo de investigación y de la realidad práctica encontrada.

El concepto de “selección del agente de control”, en el cual la biología de la maleza es comparada con el modo de acción de los candidatos, podría jugar un papel importante en el proceso de selección para identificar el tipo de agente necesario (Briese *et al.* 2006a). Los estudios, tanto en los sitios nativos de distribución de la maleza como en los sitios invadidos, muestran cuáles tipos de enemigos naturales serían erróneos en la zona invadida, e indican cuál grupo de especies podría ser introducido con utilidad. Los estudios

comparativos de la dinámica de las poblaciones de la maleza, tanto en áreas nativas como en las invadidas, usando modelos de población, pueden determinar cómo la transición crítica o las fuerzas que controlan los ciclos de vida de las plantas pueden diferir entre esas áreas, orientando adicionalmente hacia introducciones que pueden ser útiles (Briese *et al.*, 2002a,b, 2006a; Jongejans *et al.*, 2006). Tales estudios pueden indicar qué grupos de candidatos de agentes son más probables de afectar la dinámica poblacional de la maleza. Esta información guía la búsqueda de los candidatos a agentes de control (Briese *et al.* 2006a). Obviamente, esto requiere un estudio extensivo, tanto de la maleza como de los agentes candidatos en los sitios nativos y en los sitios invadidos, lo cual necesita un compromiso de recursos a largo plazo. Este enfoque es facilitado por la disponibilidad de laboratorios y de personal en la zona donde se necesitan los estudios (Goolsby *et al.*, 2006a) pero llega a ser mucho más difícil en áreas remotas o peligrosas, no recomendables para visitas frecuentes.

La opinión varía sobre si las especies comunes, distribuidas ampliamente, o si las especies raras, dispersas, son mejores agentes para el control biológico. Es probable que las especies comunes, ampliamente distribuidas, toleren un amplio rango de condiciones ambientales y su éxito sobre las plantas hospederas es obvio. Estos agentes son encontrados frecuentemente al principio de las inspecciones y son los primeros en ser liberados, conduciendo a algunos a pensar que son los más probables de tener éxito. Heard y Pettit (2005) notaron que el picudo y el psílido que habían tenido un impacto sobre la producción de semillas de *M. pigra* en Florida, de hecho fueron especies ampliamente distribuidas y abundantes en el sitio nativo mientras que las especies raras no habían tenido mucho impacto.

Por otra parte, es menos probable que las plantas se hayan adaptado al daño causado por especies raras, especialmente si la supresión por enemigos naturales ha causado su rareza. Tales especies, si son liberadas de sus enemigos naturales a través de la importación, es probable que incrementen significativamente el tamaño de su población. Por ejemplo, la avispa de las agallas de las yemas florales *Trichilogaster acacialelongifoliae* (Froggatt), la cual controló en Sudáfrica a *Acacia longifolia* (Andr.) Willd., era rara en su nativa Australia (Neser, 1985), debido a un fuerte parasitismo y competencia con las larvas de una polilla Gracillariidae. Sin embargo, en dos generaciones, la avispa de las agallas redujo la producción de semillas hasta un 95-99%, disminuyó la biomasa del árbol e incrementó su mortalidad (Dennill, 1985; Dennill *et al.*, 1999). El éxito de este proyecto (Dennill y Donnelly, 1991) muestra el valor potencial de las especies raras.

## SEGURIDAD: “¿SE COMERÁN ESOS INSECTOS MIS ROSAS?”

La consideración más importante en la selección de un agente de control biológico es el grado de riesgo para otras plantas en la zona receptora. Existen dos componentes para este riesgo, el primero es la adopción de otras plantas como hospederas completas, con consecuencias irreversibles a largo plazo y el segundo son los efectos de la alimentación temporal sobre otra planta con consecuencias reversibles, localizadas y a corto plazo (Briese y Walker, 2002). Ambas posibilidades podrían ser consideradas durante el proceso de ensayo. Briese y

Walker (2002) recomiendan separar la medición del riesgo en tres elementos: relación filogenética, traslape biogeográfico y similitud ecológica. El enfoque filogenético de Wapshere (1974a) sigue siendo el elemento central en la evaluación del riesgo, pero este enfoque más nuevo también da peso a la distribución geográfica predicha del agente en la región receptora, en relación con la distribución de las otras plantas que potencialmente estarían en riesgo. Además, este esquema más nuevo toma en consideración el grado de similitud ecológica entre la maleza y la otra especie, con respecto a los requisitos específicos necesarios para que el agente sobreviva y complete su ciclo de vida.

La determinación del rango de hospederos es un ejercicio de evaluación del riesgo en lugar de un mecanismo para asegurar la seguridad absoluta del candidato a agente de control (Briese y Walker, 2002). Esto siempre podría ser un riesgo, pero puede ser minimizado. Una lista de plantas de prueba podría ser desarrollada antes de iniciar los estudios del rango de hospederos. Se da prioridad a los linajes filogenéticos que están asociados más cercanamente a la maleza problema y progresivamente se asigna menos énfasis a los taxa con relaciones más distantes (Wapshere, 1974a). Este proceso requiere del conocimiento de la filogenia y de la taxonomía de la planta, lo cual ha sido enormemente mejorado con la llegada de la sistemática molecular (Goolsby *et al.*, 2006a). Briese y Walker (2002) sugieren que la ecología y la biogeografía sean adicionadas como filtros modificadores adicionales en la evaluación del riesgo indicada antes. Otros criterios usados frecuentemente para establecer las listas de plantas de prueba incluyen (1) hospederos conocidos de especies cercanamente emparentadas filogenéticamente al agente candidato de control biológico (especialmente especies en el mismo género), (2) especies vegetales simpátricas similares ecológicamente que ocurren en el mismo hábitat de la maleza problema, (3) especies vegetales importantes económicamente, especialmente las que se desarrollan en la misma zona climática que la maleza, y (4) plantas distantes o no relacionadas, con fitoquímica similar que pudiera ser atractiva para el agente de control.

Los objetivos “más seguros” usualmente son los que no tienen parientes económicamente importantes o nativos en la zona donde se requiere el control (incluyendo un bajo o nulo traslape biogeográfico o filogenético). Muchas especies vegetales son incluidas en los esquemas de pruebas del rango de hospederos por razones políticas más que por razones científicas, lo cual ha permitido sugerir que tales pruebas, aunque son políticamente tranquilizantes, proporcionan poca información útil y deberían ser abandonadas (Briese, 2003; Briese and Walker, 2002). Sin embargo, Harris (1989) indica que no se debe descuidar los aspectos políticos de un programa de control biológico. Otros autores argumentan que la filogenia sola no es un criterio suficiente, que las similitudes químicas predicen mejor el uso de hospederos porque las especies con químicas secundarias similares son importantes para ser incluidas en las evaluaciones del rango de hospederos (Becerra, 1997; Wheeler, 2005).

La información útil acerca del rango de hospederos también pueden ser derivada de observaciones de campo o de pruebas a campo abierto en el país de origen que comparen la ocurrencia del agente candidato sobre la maleza problema con las especies con las que coexiste, especialmente especies del mismo género o de importancia económica. Sin embargo, todas las especies de interés pueden no encontrarse juntas, por lo que las comparaciones deseadas no siempre son posibles. Para remediar esto, pueden dispersarse otras especies entre las malezas a controlar en parcelas de jardines o ser colocadas en sitios de campo para determinar su uso potencial por el agente potencial (Clement y Cristofaro, 1995; Uygur *et al.*, 2005). Este método

de pruebas produce datos valiosos sobre el rango de hospederos bajo condiciones naturales. Sin embargo, la desventaja viene del hecho de que las densidades del insecto son difíciles de regular y pueden no estar a los niveles de población comparables con los producidos en las regiones no nativas, después de haberse liberado de sus enemigos naturales. Además, todas las pruebas del rango de hospederos, como las de campo abierto, intrínsecamente son pruebas de “opción” por naturaleza y tienen algún riesgo de que los hospederos de bajo rango puedan llegar a no ser reconocidos, y entonces ser atacados si el agente se dispersa más allá del rango de la maleza clave (ver el Capítulo 17). Briese *et al.* (2002c) minimizaron esta posibilidad al usar una prueba a campo abierto de dos fases, donde la primera fase permite la opción entre la maleza problema y otra especie. Las malezas clave entonces fueron cortadas al inicio de la segunda fase, después de que los insectos las habían colonizado, lo cual los forzó a usar a las otras especies, a emigrar o a morir de hambre. Este enfoque fue usado para evaluar cuatro candidatos para el control de *Heliotropium amplexicaule* Vahl. Las cuatro especies se alimentaron solamente de la maleza problema y de una especie cercanamente emparentada de *Heliotropium* durante la primera fase. Una de los candidatos, un trips, desapareció rápidamente después de que el hospedero preferido fue removido mientras que otro candidato, un escarabajo de las hojas, persistió por algunos días sobre la planta emparentada antes de desaparecer también. En contraste, la tercera especie, otro escarabajo de las hojas, rápidamente colonizó y se alimentó sobre la planta emparentada a *Heliotropium*. Esos resultados demostraron la conducta de selección del hospedero de estos insectos bajo condiciones normales y también durante las circunstancias extremas que podrían ocurrir después de que un agente ha destruido la maleza problema (Briese *et al.*, 2002c). Deloach (1976) usó un enfoque similar para evaluar a un picudo (*Neochetina bruchi* Hustache) para controlar al lirio acuático. Se colocaron plantas de otras especies alrededor de una pequeña piscina con plantas de lirio acuático las cuales fueron infestadas con los picudos y después se asperjó un herbicida en el lirio acuático. Después se monitorearon las otras especies para determinar si los picudos se pasaron a ellas cuando las plantas hospederas murieron.

Basados en los tipos de información mostrados anteriormente, la mayoría de los datos de rangos de hospederas provienen de experimentos efectuados bajo condiciones controladas (ver el Capítulo 17). Estos bioensayos confrontan al agente potencial con varias especies vegetales de prueba, usualmente en un ambiente de “jaulas”. La selección de hospederas es un proceso que involucra una secuencia de comportamientos ligados (Heard, 2000), por lo que es importante determinar primero cuándo y en qué estado ocurre la selección de la planta hospedera (Wapshere, 1989). Por ejemplo, la hembra de la mosca de la agalla de la melaleuca (*Fergusonina turneri* Taylor) selecciona a la hospedera larval porque la larva no podría sobrevivir en otra parte que la planta y moverse a otra hospedera. En este caso, la oviposición es el estado crítico en la selección del hospedero y no habría necesidad de probar la alimentación larval. Otros insectos que se alimentan en forma externa y que son más móviles, como los saltamontes, pueden moverse fácilmente entre plantas que el punto de selección de la hospedera es menos aislado. Este tipo de información es necesario para diseñar pruebas en las cuales a los candidatos se les permita escoger entre dos o entre más especies de prueba que no son la maleza a controlar (opción sin testigo), entre dos o más especies de prueba y sus hospederas normales (opción con testigo); o no se les da opción y son forzados a subsistir sobre la planta de prueba o a perecer (pruebas de inanición). Los resultados son discutidos usualmente en términos del “desempeño” del candidato sobre las especies prueba, en relación con

la hospedera normal. La evaluación del desempeño involucra medidas de sobrevivencia, tasas de alimentación, tiempo de residencia sobre la planta, cantidad de tejido consumido, tasas de crecimiento y desarrollo, tasas reproductivas y otros parámetros del ciclo de vida. Los datos resultantes deben ser considerados colectivamente para proporcionar un panorama completo de la conveniencia de las especies vegetales de prueba como potenciales hospederas suplentes (van Klinken, 2000).

## DETERMINACIÓN DE LA EFICIENCIA ANTES DE LA LIBERACIÓN

Se ha reconocido desde hace tiempo que podría ser deseable predecir la efectividad de los agentes biológicos, antes de introducirlos. Esto podría reducir el riesgo de los efectos negativos (ver el Capítulo 18 sobre los efectos indirectos) e incrementar la eficiencia al no malgastar recursos para evaluar agentes ineficientes (McClay y Balciunas, 2005). Harris (1973) desarrolló un sistema de puntaje que después fue modificado por Goeden (1983), en un intento por elegir insectos como agentes efectivos. Estos sistemas incluyen una tendencia hacia las malezas ubicadas en el oeste de los Estados Unidos y enfatizan las características de los agentes pero de igual manera ignoran características igualmente importantes de las plantas. Más bien, lo que importa es predecir qué tanto daño puede hacer un agente dado a la maleza y comparar esto con la cantidad de daño necesario para su control (Harris, 1985). Wapshere (1985) criticó los esquemas de Harris y Goeden, y modificó un enfoque ecológico propuesto anteriormente (Wapshere, 1970a), el cual enfatiza los efectos de un agente sobre una maleza en su rango nativo. Sin embargo, la observación de tales efectos durante períodos cortos de tiempo no siempre revela la causa de origen de la densidad o del grado de daño a la maleza.

En términos generales, el efecto de un agente de control depende de cuatro factores: (1) el daño infligido *per capita*, (2) la tasa de incremento de la población del agente, (3) la duración del ataque, y (4) momento del ataque. El primer aspecto es altamente predecible, partiendo de las pruebas de laboratorio, los otros no lo son. Todavía nadie ha anticipado exitosamente el impacto de un nuevo agente de control biológico, antes de su liberación. No obstante, ya que un alto impacto *per capita* es una condición necesaria si no suficiente de un agente efectivo, la medición del daño *per capita* antes de la liberación es un buen primer paso. Tal información asegura que un agente aprobado para liberación, al menos tiene algún potencial para controlar la maleza. El enfoque de los modelos defendidos por Briese (*et al.* 2006a), en conjunto con la información sobre el impacto *per capita*, puede ayudar a determinar que el estado del ciclo de vida de la maleza apropiado será atacado por los agentes de control escogidos para liberación.

Ya que el alto impacto *per capita* es necesario, pero no suficiente, los efectos sobre el desempeño en una planta no se correlacionan directamente con los efectos sobre la dinámica de población de la planta (Crawley, 1989). En última instancia, el impacto de un agente depende de la combinación del nivel de daño que inflinge *per capita*, qué tanto de la densidad el agente puede lograr controlar después de la liberación y la significancia del daño a la dinámica de población de la planta (Cullen, 1995). Desafortunadamente, los resultados del control biológico no son generalizables y el impacto de un insecto sobre su planta hospedera no sirven para predecir el resultado de otro agente sobre otra planta, aunque compartan algunas similitudes. Cada caso es único porque varían los factores climáticos, la competencia y la depredación, así

como otros aspectos nuevos del ambiente. En lugar de esforzarse por predecir la eficiencia a través de varios proyectos, una mejor meta es el *manejo adaptativo*, en el cual el objetivo es aprender tan rápidamente como sea posible cómo afectan los agentes disponibles a otras especies en el ambiente receptor y usar esta información para guiar el proyecto (Shea *et al.*, 2002). Tal manejo adaptativo también implica analizar proyectos exitosos conducidos en otras áreas contra la misma maleza, para determinar cuánto del éxito previo podría ser transferible a una nueva localidad.

## ¿CUÁNTOS AGENTES SON NECESARIOS PARA EL CONTROL DE MALEZAS?

Cuántas y cuáles combinaciones de agentes de control conducen a reducir la densidad de las especies vegetales invasoras son preguntas ampliamente debatidas. Sin embargo, la respuesta difiere para cada asociación única de planta-insecto y no es generalizable. La respuesta es lo que los agentes le causan a la planta y cómo interactúan sus impactos, no sólo el número de agentes que causan reducciones en la densidad de población de las malezas (Hoffmann y Moran, 1998).

Algunos ecólogos argumentan que el número de los agentes de control biológico introducidos contra una maleza dada debería ser severamente minimizado, para que sea “más basado en la ciencia” (Harris, 1977), o para disipar intereses sociales acerca de potenciales efectos indirectos impredecibles (Denoth *et al.*, 2002), o por miedo que la interferencia entre los agentes pueda disminuir el impacto total alcanzado (p. ej., Crowe y Bouchier, 2006). Otros ecólogos han expresado un concepto contradictorio llamado “estrés cumulativo” (Harris, 1981, 1985), donde varias especies que actúan juntas son más probables de sobrepasar un umbral de daño, más allá del cual la planta no es capaz de tolerar estrés adicional y perece. De hecho, este principio ha sido demostrado en el caso de *Sesbania punicea* (Cav.) Benth. en Sudáfrica. Hoffmann (1990) determinó que el control de este pequeño árbol requeriría una reducción del 99.9% de la producción de semilla. Tres insectos fueron introducidos: *Trichapion lativentre* (Bèguin-Billecocq), el cual destruye las yemas; *Rhyssomatus marginatus* Fåhraeus, que se alimenta de las semillas; y *Neodiplogrammus quadrivittatus* (Olivier), el cual barrena los tallos. *Trichapion lativentre* redujo la producción de semilla hasta un 98%, al atacar las yemas florales y *R. marginatus* destruyó hasta un 88% de las semillas restantes del cultivo (Hoffmann and Moran, 1992). Juntos suprimieron completamente la reproducción. La reducción de los grupos existentes de la maleza, sin embargo, fue más cercanamente asociado con *N. quadrivittatus* (el barrenador), mientras que uno o ambos de los otros supresores de semillas estaban presentes (Hoffmann and Moran, 1998). Colectivamente, esos tres agentes redujeron la maleza a niveles insignificantes, lo cual no habría ocurrido con cada uno de ellos actuando independientemente (Hoffmann y Moran, 1998). Sin embargo, en otros casos, como la interacción entre *Urophora affinis* Frauenfeld y el picudo *Larinus minutus* Gyllenhal, al atacar las cápsulas de semillas de *Centaurea stoebe micranthos*, mostraron que existe el potencial para que los agentes de control biológico actúen antagónicamente hasta un punto que se reduzca, en lugar de que se incremente el control de la maleza (Crowe y Bouchier, 2006). Por tanto, la determinación si agentes adicionales pudiesen ser benéficos o no debe efectuarse en cada caso.

La importancia de los agentes múltiples es escondida por algunos reportes en la literatura: Myers (1985), basado en un análisis posterior de 26 proyectos exitosos citados por Julien (1982) concluyó que, en un 81% de los casos, el éxito se debió a la introducción de una sola especie de insecto, en lugar de al estrés acumulado ocasionado por varias especies. Sin embargo, esto se basó en evaluaciones subjetivas de cuánto contribuyó cada agente, sin análisis experimentales del impacto, donde los tratamientos consisten en varias cantidades de agentes. Este análisis no distingue entre un agente solo que es efectivo individualmente y entre este mismo agente siendo el dominante dentro de un grupo de agentes que colectivamente causan suficiente estrés sobre la planta para controlarla. Denoth *et al.* (2002), usando una base de datos actualizada (Julien y Griffiths, 1998), reconocieron que la tasa de establecimiento del agente no difería entre los proyectos de un agente solo y los de agentes múltiples, y que el éxito se incrementó (aunque estadísticamente débil) conforme fueron liberados más agentes.

El registro histórico del control biológico de malezas, entonces, no apoya fuertemente cada uno de dichos puntos de vista (un agente solo efectivo, comparado con el estrés acumulativo de los agentes múltiples); respuestas más claras están disponibles para casos individuales, tal como el ejemplo de *S. punicea* discutido anteriormente (Hoffmann y Moran, 1992), el cual apoya fuertemente el mecanismo del estrés acumulativo. Debería aclararse que el orden en el que los agentes son liberados puede ser importante. Un agente, por ejemplo, podría debilitar la maleza en una forma que incremente su susceptibilidad a otro agente. O, contrariamente, un agente podría mermar un recurso crítico necesario para un segundo agente. En el primer caso, el establecimiento de un agente subsiguiente debería ser facilitado; en el segundo caso, podría ser inhibido.

## LIBERACIÓN, ESTABLECIMIENTO, DISPERSIÓN

Los muchos años de trabajo diligente que conducen a la liberación de un agente son desperdiciados si el agente no se establece, por lo que es prudente hacer un esfuerzo significativo para maximizar la probabilidad de colonización del campo (ver el Capítulo 19). Para que las poblaciones de insectos fitófagos se establezcan, necesitan un clima favorable, plantas hospederas disponibles, ausencia de competencia severa, refugio, tipo de suelo adecuado y otros factores físicos (Sutherst, 1991). Las poblaciones incipientes localizadas pueden morir también, debido a eventos aleatorios no comunes como las inundaciones o el fuego (p. ej., Hoffmann y Moran, 1995), y en tales casos, los esfuerzos posteriores de liberación podrían permitir resultados más exitosos. Ha habido cerca de 1,200 intentos alrededor del mundo para establecer agentes de control biológico de malezas (Julien y Griffiths, 1998; suplementado con múltiples fuentes), siendo un intento la liberación de un agente de control biológico contra una maleza en una sola área geográfica. Los agentes se establecieron exitosamente en 720 casos, mientras que el establecimiento fracasó claramente en 347 casos, y los resultados fueron inconclusos para los 133 casos restantes. Además, un tercio de todos los intentos en los cuales se conocen los resultados como fallidos, lo fueron debido a la carencia de establecimiento. La tasa de éxito de los proyectos, entonces podría ser mejorada drásticamente al poner más recursos en ese aspecto del programa. Esto requiere de un entendimiento extenso de los requerimientos ecológicos del agente que está siendo liberado.

Cuando pocos individuos están disponibles para la liberación, una decisión debe tomarse entre hacer unas pocas liberaciones grandes o varias más pequeñas. La mejor opción depende de las características del agente, así como de las condiciones de campo (ver Grevstad, 1999a). La población mínima viable (PMV) de algunas especies, como el picudo de la melaleuca *Oxyops vitiosa* Pascoe, parece ser muy baja (Center *et al.*, 2000) porque pueden establecer poblaciones con relativamente pocos individuos, quizá hasta con una sola hembra grávida. En esos casos, es más inteligente prevenir los riesgos de la extinción local al liberar los insectos disponibles en muchos sitios. Otras especies, para las cuales los niveles de la PMV son más altos, pueden requerir la liberación de grandes números en menos localidades (p. ej., Memmott *et al.*, 1998; Grevstad, 1999b) y quizás repetir el aumento de las colonias fundadoras con liberaciones suplementarias (p. ej., Center *et al.*, 1997a).

Los números de individuos (pero no su diversidad genética) pueden ser incrementados con la cría masiva, pero esto puede ser difícil cuando los agentes tienen que ser criados sobre plantas. Otra estrategia usada frecuentemente es primero establecer una colonia bien cuidada en un solo sitio de campo, para contar con una reserva para diseminación a otras áreas. Las jaulas pueden ser usadas al principio en programas de liberación para mantener juntos a los individuos de la colonia fundadora y así maximizar su oportunidad de encontrar pareja. Las jaulas también ocultan a los agentes de algunos depredadores y los protegen (y a sus plantas) de las tormentas o de otro daño (Briese *et al.*, 1996). Las jaulas son removidas después de que la población se establece y sus números se han incrementado. Las condiciones del sitio o de la planta a veces pueden ser manipuladas también para incrementar la probabilidad de que el agente se establezca o se incremente más rápidamente. Por ejemplo, la reproducción en algunos insectos está relacionada al valor nutritivo del tejido vegetal (p. ej., *Cyrtobagous salviniae* Calder & Sands). Los niveles de nitrógeno en los tejidos pueden ser incrementados usando fertilizantes, de esta forma facilitando el incremento de la población (Room and Thomas, 1985). Otras especies pueden necesitar períodos de crecimiento vegetal nuevo (e.g., *O. vitiosa*), el cual puede ser inducido por la poda o el corte.

Después del establecimiento, es útil medir las tasas de dispersión para determinar dónde hacer liberaciones adicionales. El monitoreo de la dispersión frecuentemente emplea trayectos desde el punto de la liberación, en dirección a los cuatro puntos cardinales. Los observadores siguen el trayecto, cuando continuamente investigan o buscan al agente en puntos determinados. Las trampas o plantas centinela pueden ser posicionadas en puntos de monitoreo para facilitar la detección. La distancia de dispersión promedio en todos los trayectos, dividida entre el tiempo después de la liberación (o después del establecimiento) indica la tasa de dispersión de la población. No todos los organismos se dispersan en un patrón simétrico, aunque sea radial, por lo que las técnicas de monitoreo pueden necesitar ser modificadas conforme se necesite (p. ej., Grevstad y Herzig, 1997). Diseños más sofisticados que emplean una cuadrilla espacial con localidades de muestreo espaciadas regularmente también pueden ser empleados. Éstas son hechas usualmente usando GIS (por su sigla en inglés: Geographic Information Systems) y superponiendo las cuadrillas con mapas con características físicas (lagos, riachuelos, bosques, suelos, etc.) y ambientales (dirección del viento, patrones de lluvia, etc.) del paisaje. Las distribuciones son determinadas periódicamente muestreando repetidamente las partes de la cuadrilla. Los datos pueden ser analizados usando modelos espaciales.

## EVALUACIÓN DE IMPACTOS

El impacto de un agente de control biológico introducido sobre una maleza clave debe ser considerado en al menos tres diferentes niveles: 1) sobre su desempeño en plantas individuales, 2) sobre las poblaciones de la planta a nivel local, y 3) en el paisaje o a nivel regional. Algunas de estas consideraciones son las mismas que las del control biológico de artrópodos (ver el Capítulo 20), pero otras, particularmente algunos aspectos del impacto sobre el desempeño de los individuos, son distintivas.

Los efectos sobre su desempeño en plantas individuales pueden ser medidos en un laboratorio o un lugar en el campo, y usualmente involucran la comparación de la reproducción de las plantas (floración y producción de semillas), estatura de la planta y el crecimiento vegetativo entre tratamientos con el agente de control biológico y sin él. En algunos casos, las densidades del agente de control biológico pueden ser variadas para determinar los umbrales de daño crítico. Las densidades de los insectos pueden ser reguladas usando recintos de inclusión, excluyentes o insecticidas. Los experimentos de exclusión con insecticidas frecuentemente son los más valiosos ya que las jaulas pueden ser un factor de confusión. Los insecticidas, sin embargo, generalmente fallan en eliminar totalmente la población del agente y las densidades sobre las plantas no tratadas son casi imposibles de controlar. Los tratamientos, entonces, son mejor reportados como “bajo” vs “alto”. Estos estudios son vitales para el reconocimiento de los síntomas del estrés inducido por bioagentes en escenarios naturales de campo.

Como se indicó anteriormente, demostrar que los agentes de control biológico afectan el desempeño de la planta es completamente diferente a demostrar que afectan la dinámica poblacional de la planta (Crawley, 1989). Por esta razón son necesarios los estudios sobre las poblaciones de plantas, a nivel local. Para ser considerados exitosos, debe demostrarse que el control biológico reduce la densidad de la planta o la superficie que cubre o que permite un control más eficiente por otros medios. La determinación de los efectos del nivel de la población usualmente involucra los estudios de reclutamiento, densidad de plantas en el grupo, la extensión que cubre y las tasas de expansión. Idealmente, las poblaciones de plantas deberían ser comparadas experimentalmente entre sitios donde el agente ha sido liberado y sitios testigo similares, donde no ha sido liberado (McClay, 1995). Los datos de la línea base, de los cuales pueden ser medidos los cambios después del establecimiento de los agentes de control biológico, son ventajosos, tanto que el monitoreo podría empezar aún antes de que las liberaciones sean realizadas. Las relaciones entre las características de las plantas pueden ser aclaradas para que las relaciones alométricas pueden ser establecidas. Esto permite la estimación de variables que requieren muestras destructivas de medidas morfométricas obtenidas más fácilmente (p. ej., biomasa de acuerdo a la altura de la planta).

La extensión geográfica del impacto de los agentes debería ser determinada enseguida al hacer evaluaciones en muchos sitios. Esto frecuentemente excluye la colección de datos detallados. Un ejemplo se encuentra en un estudio de la mosca minadora de la hydrilla (*Hydrellia pakistanae* Deonier). Se colocaron diversos números de moscas sobre la hydrilla en tanques y se encontró que el porcentaje de manojos de hojas que fueron dañados proporcionaba un indicador de la intensidad larval. El daño de hasta 60-70% de los manojos de hojas fue un umbral asociado con la reducción de la biomasa. El monitoreo durante diferentes épocas del año reveló en algunos lugares que los niveles de daño raramente excedían el 15% de los manojos

de hojas, indicando que las moscas no causaron daño suficiente para afectar la densidad de la planta. Estos datos indicaron la necesidad de introducir agentes de control biológico adicionales (Wheeler y Center, 2001).

El enfoque de la evaluación menos detallada involucra evaluaciones regionales amplias del rango y de la extensión de la maleza, usualmente como el total de acres afectados en la región y cómo estos rangos cambian conforme los agentes de control ejercen sus efectos. Esto involucra imágenes satelitales, muestreos aéreos o el esfuerzo concertado de grandes números de participantes que hacen los muestreos en tierra. Tales evaluaciones son usualmente hechas por agencias de manejo de recursos, en lugar de grupos de investigación individuales. Estos datos, junto con la información de las fases de evaluación previa, proporcionan un panorama completo del impacto del control biológico a nivel del paisaje.

## IMPACTOS NO PLANEADOS

Existe el interés sobre los efectos potenciales de los agentes de control biológico introducidos sobre otros organismos. Las predicciones del rango de hospederos derivadas de las pruebas de laboratorio entonces son importantes. Los hospederos potenciales, distintos a la maleza problema, deberían ser identificados en los sitios de liberación y revisados periódicamente para buscar si hay daño. Parcelas de campo que contengan plantas de prueba de esas otras especies, pueden ser establecidas en áreas infestadas de malezas y entonces monitoreadas sobre bases regulares. Los experimentos comunes ‘de jardín’ también pueden ser usados. También el agente de control biológico puede ser liberado directamente en hospederas potenciales (distintas de la maleza a controlar) y después observadas para determinar su tiempo de residencia. El monitoreo para detectar los efectos indeseables potenciales, o su ausencia, es requerido actualmente como una condición para otorgar los permisos de liberación en los Estados Unidos (APHIS-PPQ Forma 526).

## ¿CUÁNDO ES UN PROYECTO EXITOSO?

El éxito del control biológico de malezas debe ser juzgado por proyecto, no por agente de control (McFadyen, 2000). La tasa de éxito de agentes individuales no es importante: de hecho, se espera que sólo algunos de los agentes usados en un programa de control contribuyan a su éxito. La mayoría de los autores usan “éxito” y significa “éxito completo”, en el cual ninguna otra medida de control es requerida para reducir la densidad de las malezas a niveles que no sean problema. Sin embargo, esto descuida la importancia de los proyectos parcialmente exitosos, los cuales tienen valor porque menos esfuerzo es requerido para controlar la maleza, ya sea porque la densidad o la extensión de las malezas es reducida o porque la maleza es menos capaz de reinvadir áreas despejadas o es más lenta para dispersarse (Hoffmann, 1995). Aún cantidades moderadas de estrés pueden reducir la capacidad de competitividad de la planta y hacerla menos invasora.

Los agentes exitosos de control biológico frecuentemente actúan evitando explosiones de población, no reduciendo poblaciones que son ya altas. Entonces, para ver el control biológico en acción, puede ser necesario percibir que nunca pasen dichos aumentos. Ésta es una

hazaña difícil y explica porqué tantos proyectos de control biológico son evaluados en forma incompleta y aún proyectos exitosos pueden ser olvidados o infravalorados. Las estadísticas de las tasas de éxito deberían de ser vistas con reserva y ser consideradas conservadoras ya que sólo son reportados los éxitos obvios. Además, la disminución de malezas puede incrementar durante muchos años o aún décadas y puede no ser fácilmente observada, especialmente cuando los cambios en la línea base de observación a través del tiempo o los cambios de personal a través de las décadas, interrumpen la colección de datos críticos. Los éxitos de los proyectos deberían ser valorados en términos de los objetivos originales del propio proyecto.

Un proyecto es exitoso económicamente cuando los beneficios económicos de la supresión de la maleza exceden los costos del proyecto. El daño hecho por las malezas, sin embargo, algunas veces es difícil de medir, como lo es el beneficio conseguido por los agentes de control biológico. Los beneficios del control biológico continúan acumulándose indefinidamente a través del tiempo, tanto que la proporción costo/beneficio de un proyecto, aumenta anualmente después del control exitoso. Además, los factores económicos como las tasas de inflación cambiantes, los precios de los productos agrícolas o las ganancias de inversiones alternas hacen complejo el computo de beneficios (Room, 1980). Page y Lacey (2006) elaboraron un análisis económico de 104 años de proyectos de control biológico de malezas en Australia y encontraron que el retorno anual en ese período fue de \$95.3 millones para un promedio anual desembolsado de sólo \$4.3 millones. El retorno total fue estimado en cerca de \$10 billones, haciéndolo uno de los programas científicos más exitosos en la historia de la nación.

En los éxitos ecológicos, la medida relevante para los proyectos contra malezas en áreas naturales no es la medida en términos económicos sino el grado en el cual las comunidades naturales invadidas regresan a su estado previo a la invasión, conforme son reducidos los efectos competitivos de la maleza invasora.

## CONCLUSIONES

Los programas de control biológico clásico de malezas han llegado a incrementar su sofisticación, siendo formados con numerosas facetas distintas, frecuentemente involucrando múltiples laboratorios extranjeros y domésticos, y los esfuerzos de numerosos científicos con experiencia en campos ampliamente divergentes. Este incremento en las demandas para el conocimiento comprensivo, tanto de la maleza problema como del agente de control propuesto para liberación, hace que los programas pequeños de control biológico de malezas sean difíciles y potencialmente irresponsables. Sin embargo, la mayoría de los programas de control biológico no siguen una secuencia lineal de pasos, tal como se describe en la literatura (p. ej., Wapshere *et al.*, 1989). Con mayor frecuencia, requieren de un manejo adaptativo en el cual las metas sean fijadas de acuerdo a una estrategia general, pero con un plan de aprendizaje tal que los pasos prescritos puedan ser alterados, conforme el conocimiento aumente y conforme decrezca la incertidumbre (Shea *et al.*, 2002). El enfoque adaptativo permite el uso eficiente de los recursos humanos y materiales, los cuales frecuentemente son limitantes. Los proyectos deberían ser efectuados en plenitud, incluyendo las evaluaciones subsecuentes. Los compromisos deberían ser ajustados a los resultados para asegurar que las evaluaciones sean incluidas como parte de un paquete completo de financiamiento. El seguimiento debería

incluir los efectos en otros organismos y en la red alimenticia así como evaluaciones de la eficiencia de los agentes, tanto individual como colectivamente.