

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, λ 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-

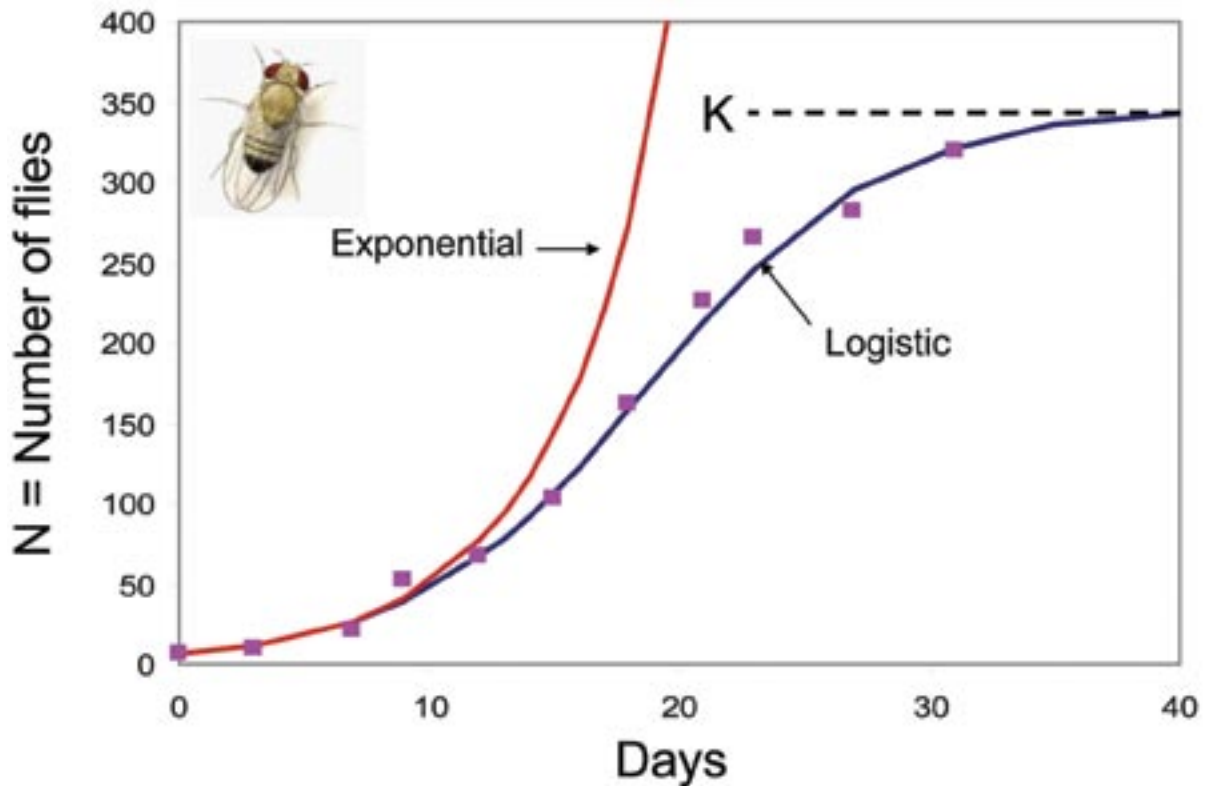


Figura 10-1. Ajuste del modelo logístico a una población de laboratorio de moscas de la fruta por Pearl (1927) y la tasa de crecimiento exponencial estimada de esta población, si se eliminan los efectos de la limitación de recursos.

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-

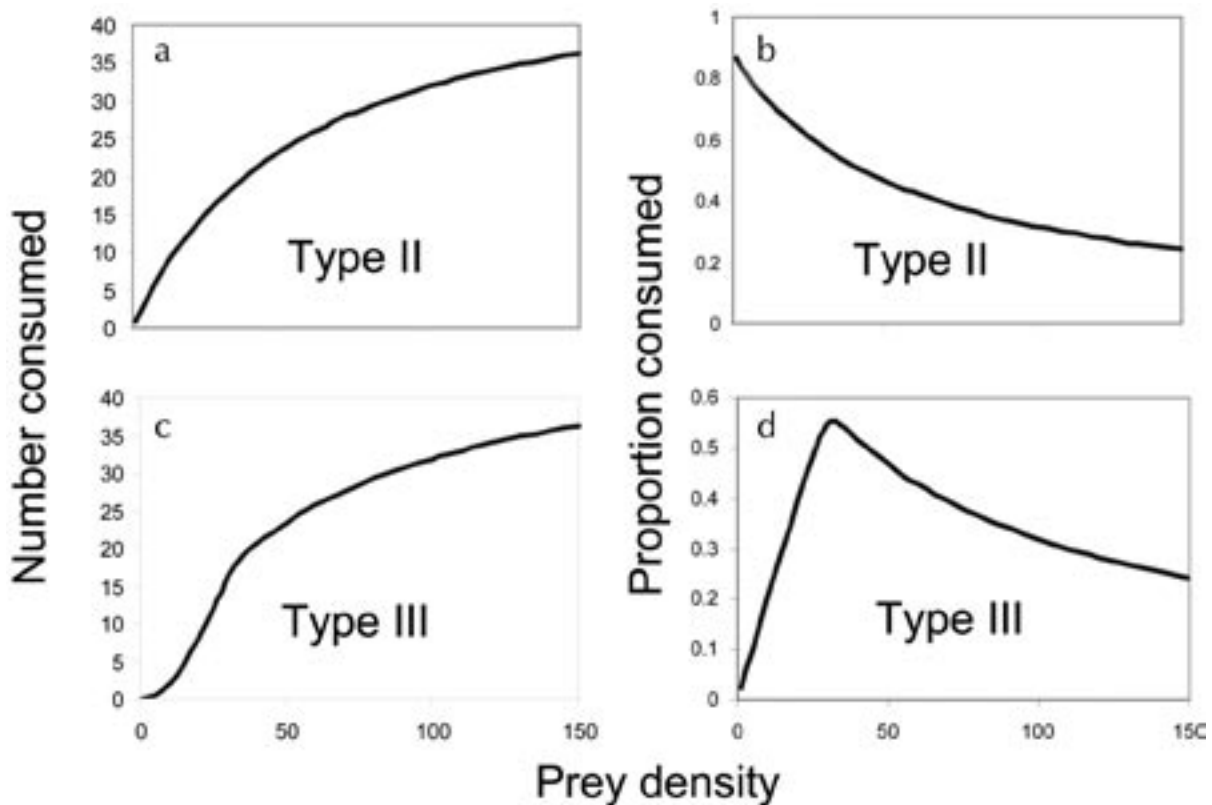


Figura 10-2. Número de presas consumidas por el depredador y proporción correspondiente consumida por uno de respuesta funcional tipo II (**a, b**) y de tipo III (**c, d**) (adaptado de Holling, 1965).

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-

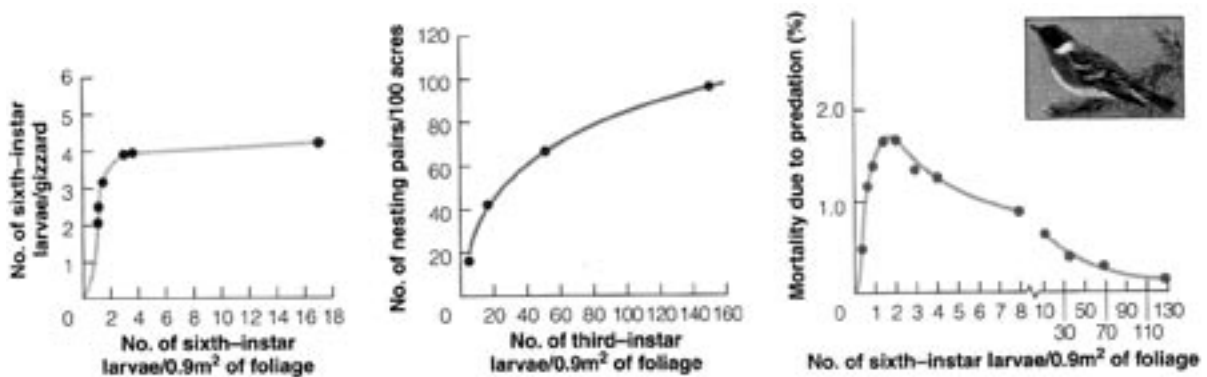


Figura 10-3. Respuesta funcional (a) y respuesta numérica (b) de la curruca de pecho castaño (*Dendroica castanea*) a varias densidades del gusano de la yema de la picea *Choristoneura fumiferana* (Clemens) y el impacto combinado (c) en el porcentaje de larvas consumidas (datos de Mook, 1963; reimpresso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

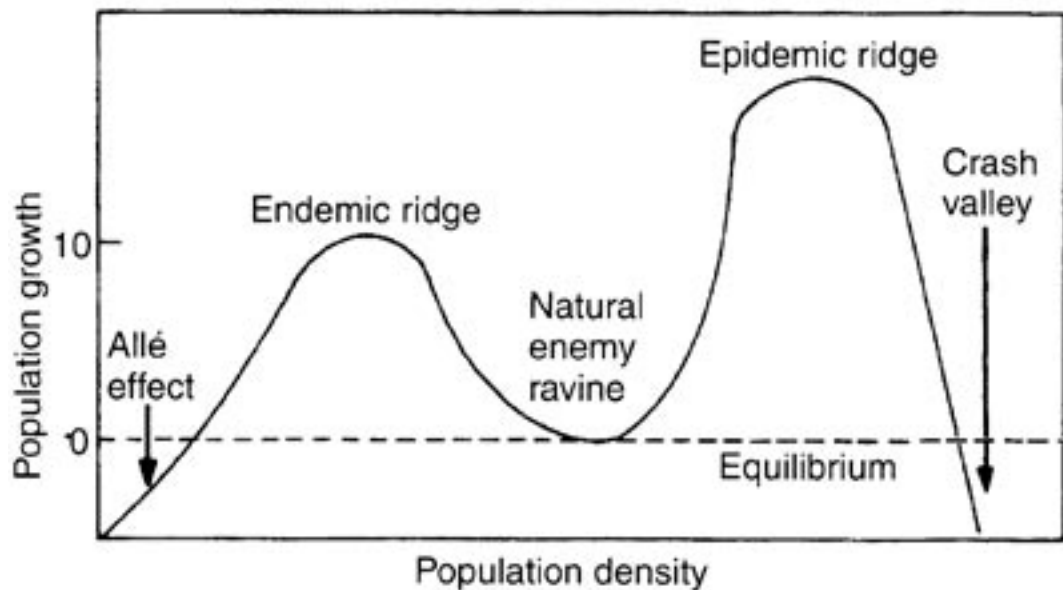


Figura 10-4. El modelo sinóptico de la dependencia compleja de la densidad (adaptado de Southwood y Comins, 1976; redibujado de Elkinton, 2003, con permiso de Elsevier).

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 Bascompte, 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 taquínido 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

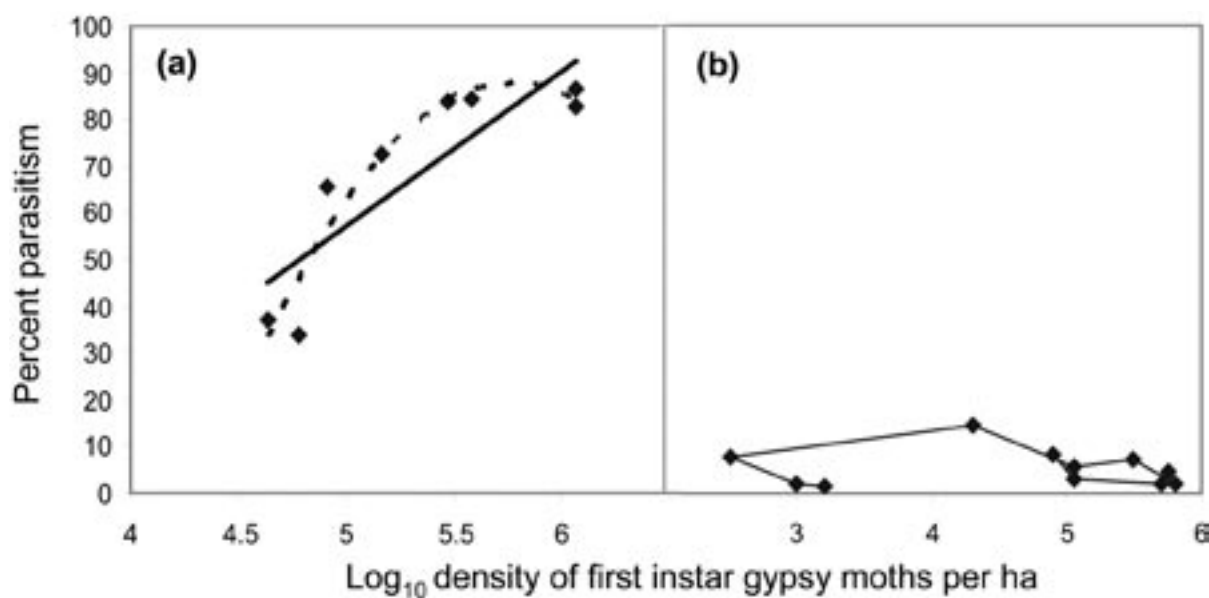


Figura 10- 5. (a) Porcentaje de mortalidad de la polilla gitana *Lymantria dispar* (L.) causado por la mosca parasítica *Compsilura concinnata* (Meigen) en una serie de poblaciones experimentales con diferente densidad, el mismo año (de Gould *et al.*, 1990); (b) Serie de tiempo del porcentaje de mortalidad 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 km². 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.

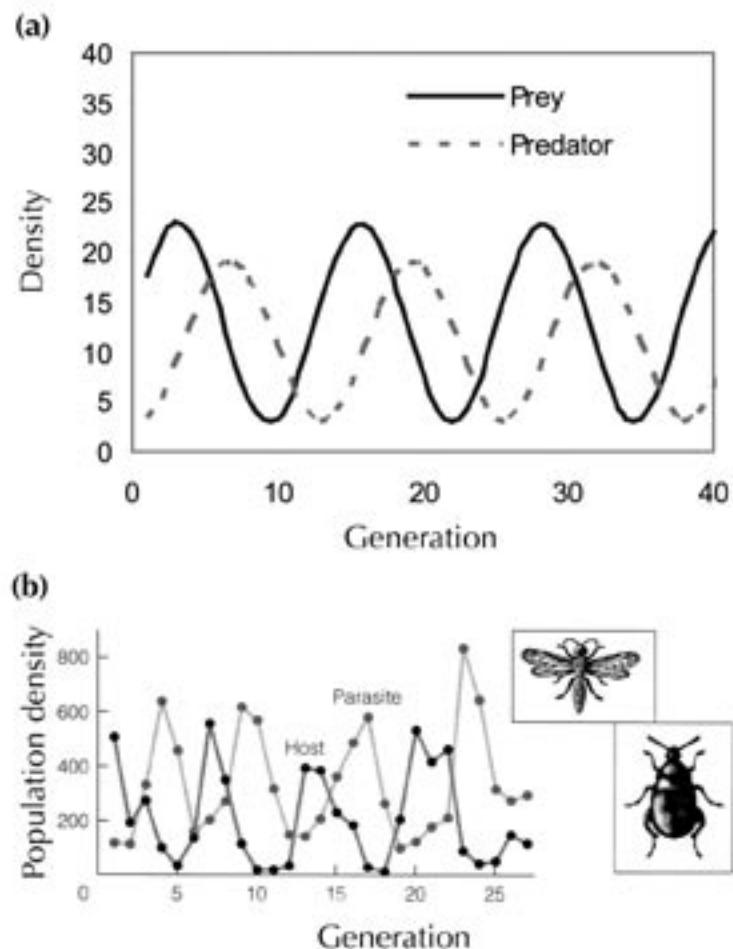


Figura 10-6. (a) La oscilación depredador-presa como lo predice un modelo de Lotka –Volterra (según Elkinton, 2003); (b) Oscilación hospedero-parasitoide del picudo del fríjol Azuki en cultivo de laboratorio (según Utida, 1957; reimpresso con permiso de Krebs, 2005).

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, α es la tasa de muerte inducida por patógenos, λ es el número de partículas del patógeno (progenies) producidas por un cadáver de un hospedero infectado, y μ 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 λ 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:

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

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

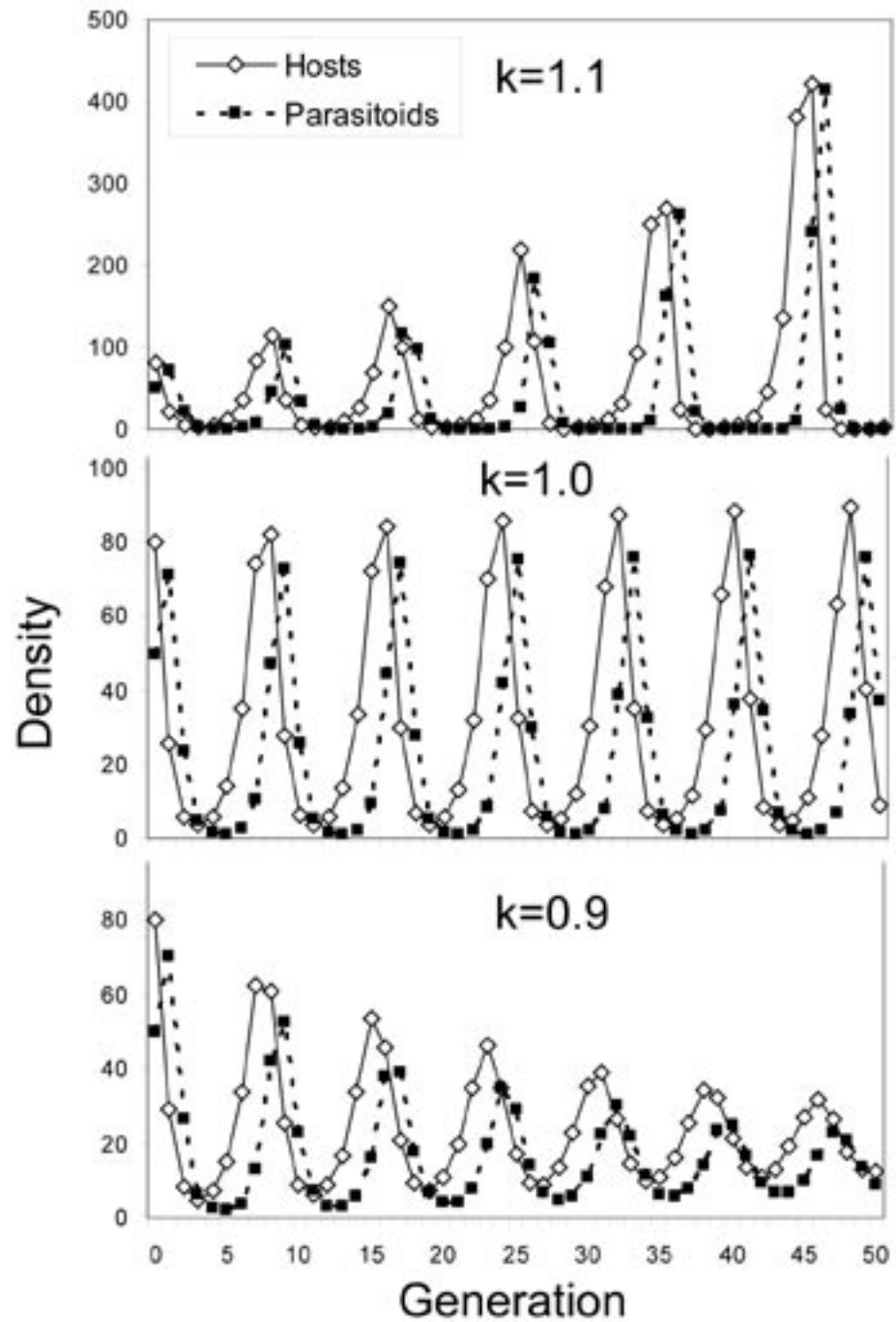


Figura 10-7. Efectos estabilizadores de la agregación del parasitoide, independientes de la densidad del hospedero en el modelo de May (1978). Cuando la agregación es baja ($k > 1.0$), el modelo predice oscilaciones en aumento que resultan en la eventual extinción del hospedero y el parasitoide. Cuando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

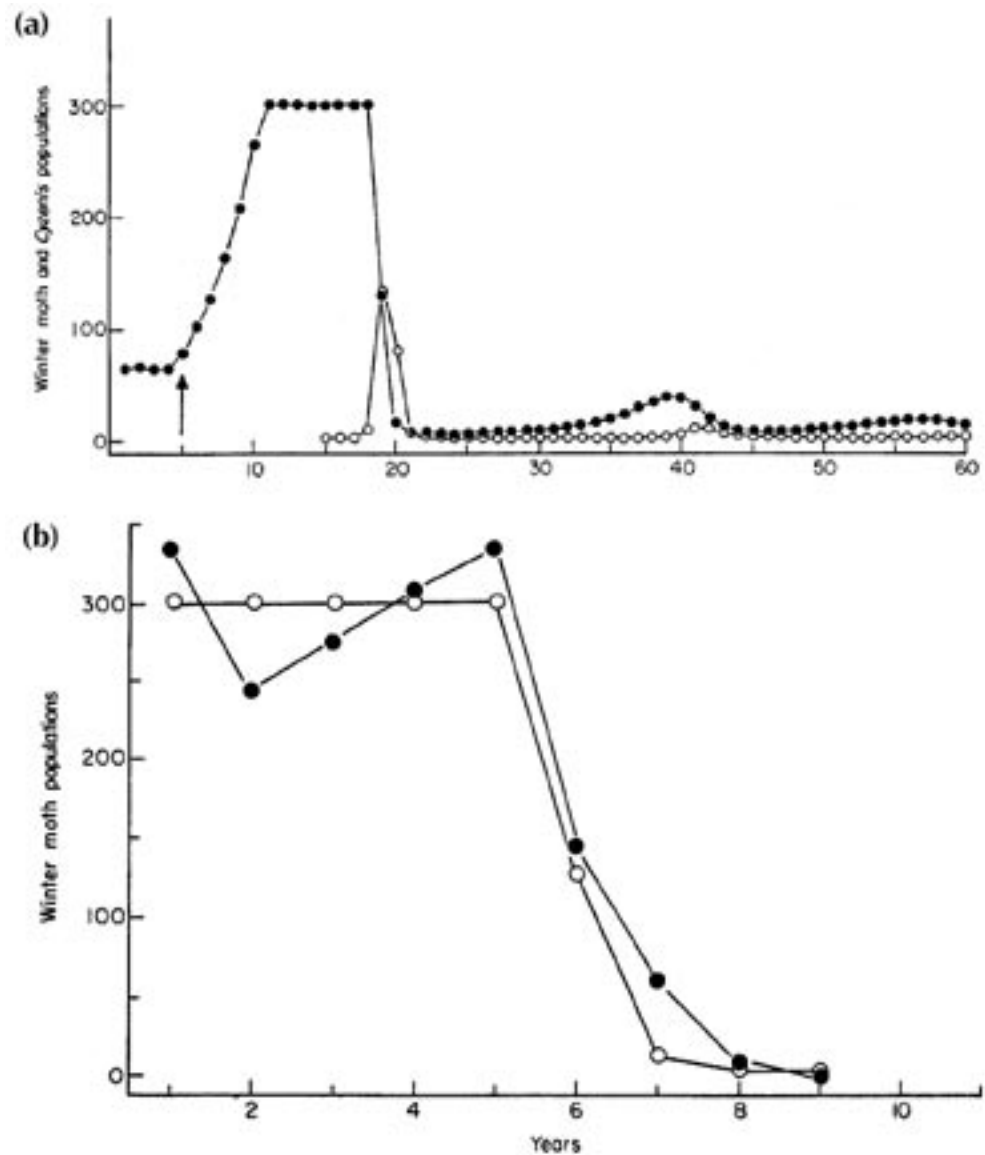


Figura 10-8. Aplicación de la versión modificada del modelo de May (1978) por Hassell (1980) para predecir la dinámica de los ataques de *Cyzenis albicans* (Fallén) a la polilla de invierno en Nueva Escocia. Figura de Hassell (1980) con permiso. **(a)** Densidad simulada de poblaciones de la polilla 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 polífagos.

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 (μ), 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

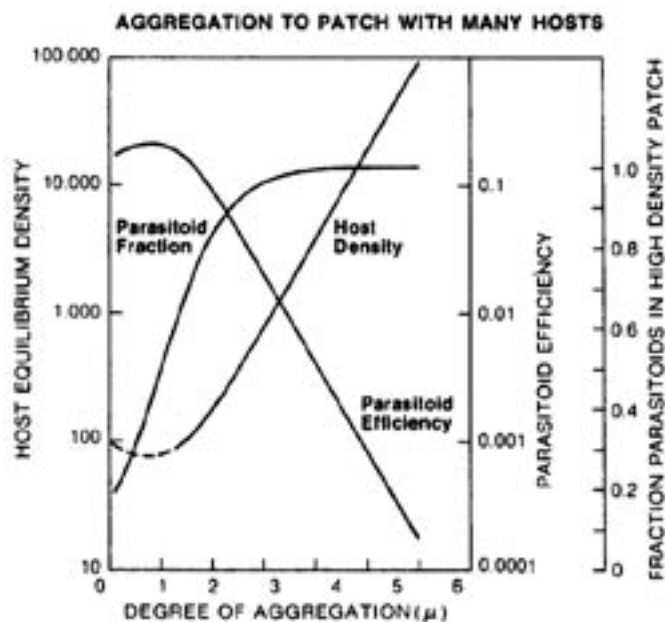


Figura 10-9. Intercambio entre la estabilidad y la densidad de equilibrio del hospedero como una función de la agregación del parasitoide en áreas con alta densidad de hospederos en el modelo de Hassell y May (1973), tomado de Murdoch y Stewart-Oaten (1989).

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-

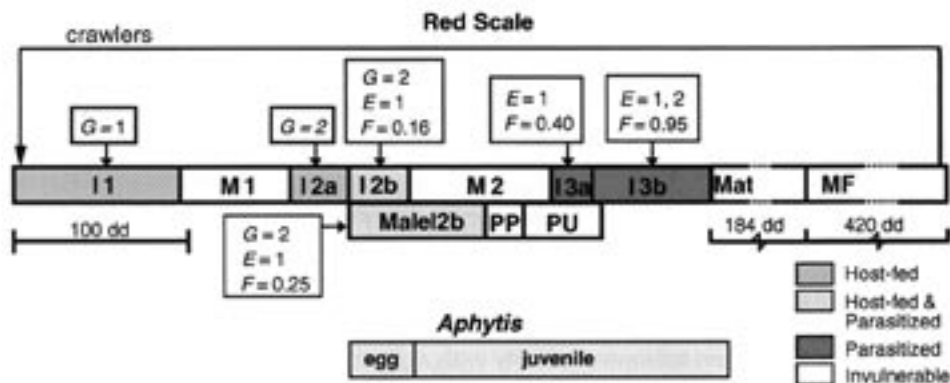


Figura 10-10. Estados de vida de la escama roja de California *Aonidiella aurantii* (Maskell) y de *Aphytis melinus* DeBach representados en el modelo de Murdoch et al. (2005). La amplitud de cada estado indica la duración (días-grado). G, ganancia en equivalentes de huevo en una comida; E, número de 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

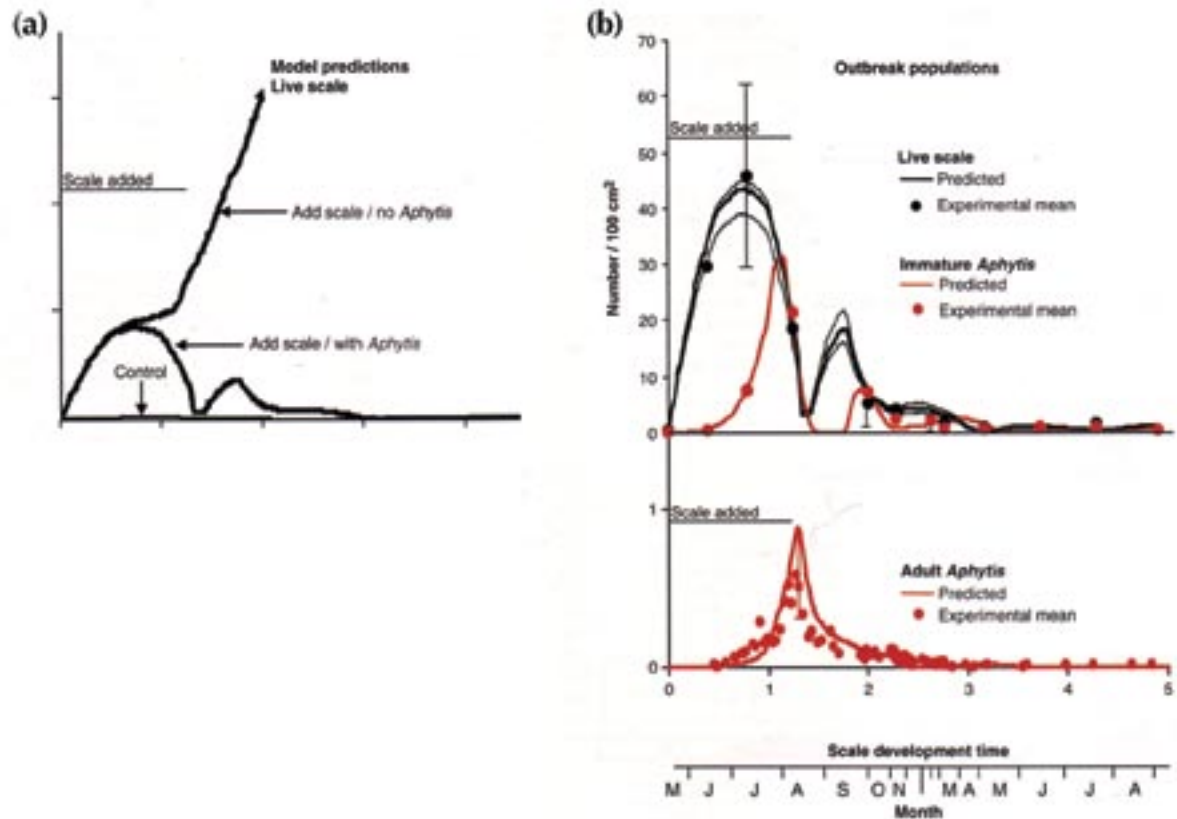


Figura 10-11. Modelo de la interacción de *Aphytis melinus* DeBach y la escama roja de California *Aonidiella aurantii* (Maskell) y resultados del aumento de campo de la ninfa de primer estadio de la escama reportado en Murdoch et al. (2005). (a) Densidad de escamas vivas predicha por el modelo. La escama 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.