

SECCIÓN VI. SEGURIDAD

CAPÍTULO 16: IMPACTOS NO PLANEADOS DE LOS AGENTES DE CONTROL BIOLÓGICO

EL CONTROL BIOLÓGICO COMO UNA TECNOLOGÍA EN EVOLUCIÓN

La seguridad del control biológico clásico sobre otras especies que no iban a ser controladas ha sido ampliamente debatida (Simberloff y Stiling, 1996; Follett *et al.*, 2000; Lynch y Thomas, 2000; Louda *et al.*, 2003a). El registro histórico muestra que la tecnología, las ideas, y los valores que afectan al control biológico han cambiado con el tiempo. Los practicantes iniciales del control biológico no eran profesionales y, en los primeros casos, no tenían entrenamiento o certificaciones para esta tarea, actuando en su propio interés, en lugar del interés del público. Consecuentemente, existe una clara tendencia desde los impactos iniciales más bien dañinos, asociados con principiantes que dispersaron vertebrados, hacia proyectos mejores y más seguros conforme se desarrolló una clase profesional de practicantes del control biológico. Algunos practicantes sirven a los intereses agrícolas mientras que otros trabajan para resolver problemas causados por plagas invasoras en ambientes naturales.

Esta progresión se ilustra aquí al demostrar cómo las metas, actitudes, conocimiento y técnicas empleadas para el control biológico han cambiado desde los 1800's hasta la actualidad. Las experiencias utilizadas para la discusión están en orden estrictamente cronológico, para obtener una perspectiva sobre esta dinámica histórica. Los primeros esfuerzos fueron estrictamente económicos, ayudando a reducir el daño a los cultivos o a los bosques por un insecto o maleza invasora. Posteriormente, esto se amplió y algunos proyectos fueron conducidos solamente para proteger a una especie nativa o al ecosistema del daño por las especies invasoras. Similarmente, el grado de conocimiento empleado en tales esfuerzos ha aumentado dramáticamente, desde casi nulo en los primeros días (siglo 19) hasta los estudios moleculares altamente sofisticados que son parte de muchos proyectos en el siglo XXI. Los esfuerzos por los propietarios de las plantaciones en el siglo XIX o las sociedades de aclimatación estuvieron basados en el folklore y en el "conocimiento común", lo cual frecuentemente fue nada más que el conocimiento que cierto depredador se comía a la plaga. Como los esfuerzos del control biológico se desarrollaron desde las iniciativas privadas hasta programas apoyados por el gobierno, la profundidad del conocimiento acerca de la biología, conducta, ecología y genética de los enemigos naturales se incrementó dramáticamente.

También se enfoca la importancia de quién hace la introducción. El riesgo ha declinado significativamente, conforme las introducciones se han mantenido lejos de los propietarios de plantaciones privados, y realizadas ya sea por científicos contratados por el gobierno para servir a las necesidades de grupos particulares o equipos de científicos que buscan el balance de los intereses ecológicos y económicos para el beneficio de toda la sociedad. Los proyectos de control biológico ahora son presentados directamente por agencias del gobierno o por grupos internacionales (como CABI BioScience) que trabajan para varios países. Los países, sin embargo, varían en su disponibilidad de expertos científicos y de recursos. Los países también varían en sus actitudes acerca de cuánto riesgo es aceptable para otras especies nativas, dada la presión económica impuesta por una plaga en el contexto de la salud de la nación y de la seguridad alimentaria. Los países pequeños mantienen los derechos en sus opciones acerca de cuáles especies creen que necesitan introducir, sin embargo, esas opciones afectan a todos los países en la misma región biogeográfica y, por tanto, la coordinación regional es crítica.

Básicamente, la meta de este capítulo es ilustrar al control biológico como una actividad humana en evolución que a veces ha sido usada erróneamente pero que puede ser manejada con gran precisión, cuando son aplicadas buenas políticas y suficientes recursos.

DE LOS AFICIANADOS AL PERÍODO CIENTÍFICO INICIAL (1800-1920)

No fue un accidente que el control biológico empezó en áreas templadas colonizadas por los europeos. Tales lugares (por ejemplo, Canadá, Estados Unidos, Australia, Nueva Zelanda, Sudáfrica y otros) fueron los sitios de invasión de plagas dañinas y frecuentes como resultado del desplazamiento de la agricultura europea, de la gente y sus bienes a colonias con climas similares. Las rutas de innovación han llegado a ser entonces más complejas, reflejando rutas internacionales modernas, pero históricamente fue en esas colonias en las que primero se originó el deseo de combatir las plagas con introducciones biológicas. Recientemente, las plantaciones establecidas de plantas exóticas pueden haber estado relativamente libres de plagas al principio, pero esto podría haber cambiado conforme las plagas de los cultivos alcanzaron esas nuevas regiones. El aguacate y el eucalipto, por ejemplo, estuvieron ambos virtualmente libres de plagas en California en sus primeros cien años, pero después fueron atacados por una serie de nuevas plagas invasoras. El control biológico nació en un esfuerzo para combatir esto. Las primeras plagas fueron frecuentemente vertebrados deliberadamente comprados por los colonizadores mismos (por ejemplo, conejos) o que los acompañaron como polizones (por ejemplo, ratas). Siendo grandes y obvios, esas clases de plagas fueron de los primeros intereses para los agricultores, quienes con frecuencia reaccionaron a ellos basándose en sus propias nociones personales de cómo las cosas trabajaban en su país de origen (quizás tal como ¿Conejos? “Los zorros se encargan de esa clase de problema” o ¿Ratas? “Cuando estuve en India, vi que las mangostas hacían maravillas contra las ratas”). Actuando con nociones sencillas, en un ambiente no regulado, donde el gobierno no había pensado todavía que era su responsabilidad indicarle a la gente cuáles animales o plantas podrían trasladar, los agricultores pensaron en las introducciones de vertebrados, esperando resolver sus problemas.

Durante este período, un par de actitudes predominantes ayudó al desarrollo de estos eventos. Primero, había poca o ninguna preocupación acerca de los efectos de los depredadores introducidos en la vida silvestre nativa. Esto apenas empezó recientemente a ser

observado y a ser tema de estudio. La preocupación para tales impactos tuvo poca o ninguna influencia sobre los eventos en el siglo XIX. Un segundo punto de vista importante fue que se asumió uniformemente que las plantas (siendo útiles como cultivos, madera u ornamentales) eran benéficas, a menos que experiencias desagradables hubieran probado lo contrario (todavía se está luchando contra esa actitud) y, en contraste, los insectos que se alimentan sobre las plantas fueron uniformemente percibidos como plagas o al menos de poca importancia.

Así, con esa retrospectiva, se discuten cuatro proyectos para ilustrar el estado de las condiciones durante este período y para apreciar los primeros pasos hacia el cambio. Se empieza con algunas introducciones de vertebrados por personas o grupos privados (las mangostas en el Caribe para el control de ratas) o gobiernos (el sapo de la caña en Australia). Luego, al reflexionar sobre el pasado y al cambiar a las introducciones de invertebrados, se pasa a discutir el caso del exitoso control de la escama acojinada algodonosa en los cítricos de California. Como ejemplo final para este período, se discute el primer “súper proyecto” de control biológico, el intento de suprimir a la polilla gitana en Nueva Inglaterra (Estados Unidos).

1872: MANGOSTAS EN EL CARIBE CONTRA LAS RATAS EN LA CAÑA DE AZÚCAR

Los estados azucareros fueron establecidos en el Caribe durante los 1600s y 1700s para explotar ganancias por la alta demanda de azúcar en Europa. Los europeos trajeron en los barcos nuevas especies de ratas (primero *Rattus norvegicus* y después *Rattus rattus*) hacia muchas partes del Caribe, incluyendo Jamaica. Inicialmente, las ratas llegaron a ser abundantes y destruyeron hasta una cuarta parte del cultivo anual de la caña de azúcar (Roots, 1976). En 1872, un plantador de azúcar jamaicano, el Sr. W. B. Espeut, importó mangostas pequeñas Indias (*Herpestes auropunctatus*) (Figura 16-1) desde Nepal



Figura 16-1. La introducción de la mangosta pequeña India (*Herpestes auropunctatus*) no fue científica y ha sido altamente dañina para la vida silvestre nativa (Fotografía cortesía de Rick Taylor de Borderland Tours).

y las liberó en su plantación. Las poblaciones de ratas se redujeron, así que otros plantadores compraron animales al Sr. Espeut para liberarlos en otras áreas, incluyendo Puerto Rico (1877), Barbados (1878), St. Croix (1884) y Cuba (1886) y posteriormente en muchas otras áreas (ver Thulin *et al.*, 2006 para la historia de las introducciones). En Hawái (donde esta misma mangosta había sido previamente introducida), un análisis de 356 heces de mangosta mostró que el 52% contenía sólo los restos de ratas y ratones mientras que el resto incluía insectos también (Pemberton, 1925). Sin embargo, en Trinidad, la dieta de las mangostas también incluía varias aves, lagartijas, culebras, ranas y sapos (Williams, 1981). Las aves que hacen sus nidos en el suelo mostraron mayor probabilidad de ser atacadas. En el Caribe, se culpó a la mangosta por la exterminación del búho de los túneles de Antigua y de Marie Galante y del halcón nocturno jamaicano, entre otros (Lever, 1994). Se cree también que ocho lagartijas han sido llevadas a la extinción en el Caribe a causa de esta mangosta, incluyendo las lagartijas de tierra del género *Ameiva* y las lagartijas *Mabuya* (sin embargo, estas lagartijas sobreviven dondequiera en islas libres de mangostas). Aquí no se incluye un relato completo de los estragos causados por este depredador. Lever (1994) lo resume al decir que “la mangosta en las Indias Occidentales ha ayudado a poner en peligro o a exterminar más especies de mamíferos, aves y reptiles dentro de una área limitada que cualquier otro animal introducido deliberadamente por el hombre en cualquier lugar del mundo”.

Aunque esta situación consistentemente ayuda como un ejemplo de lo que estuvo mal en el control biológico, es importante anotar que al principio las introducciones de mangostas en muchas áreas no fueron efectuadas por biólogos ni basadas en información científica sino más bien por la acción privada de los plantadores de la caña de azúcar, basados no en la ciencia acerca de la dieta y biología de este depredador sino en el conocimiento general y las recomendaciones de personas no expertas.

1935: EL SAPO DE LA CAÑA CONTRA EL GUSANO DE DORSO GRIS EN CAÑA DE AZÚCAR EN AUSTRALIA

El sapo marino, *Bufo marinus* (L.) (Figura 16-2), es un depredador de insectos generalista que capturó la atención de los productores de la caña de azúcar en el Caribe en los años 1800s. Nativo de Surinam (Sudamérica), fue trasladado repetidamente por productores de caña de azúcar privados, con la creencia que reduciría las larvas que atacaban a la caña de azúcar. En rápida sucesión, el sapo fue llevado de Surinam a Martinique, a Barbados, a Jamaica y así sucesivamente. Esta situación fue seguida posteriormente por su introducción por entomólogos profesionales a Hawái, y en 1935, a Queensland, Australia. Antes de esto, alguna información había sido obtenida (Dexter, 1932) sobre el hecho que las larvas de la caña eran, al menos, parte (25%) de la dieta de los sapos marinos que vivían en los campos de caña de azúcar de Puerto Rico. Sobre estas bases, la importación a Australia en 1935 fue un proyecto del Comité de Estaciones Experimentales de la Caña de Azúcar en Queensland, en contraste a las liberaciones del siglo XIX en el Caribe, las cuales fueron acciones privadas por plantadores individuales de la caña de azúcar. La plaga a controlar en Queensland fue el escarabajo de dorso gris de la caña *Dermolepida albobirtum* (Waterhouse).



Figura 16-2. El sapo marino *Bufo marinus* (L.) es una especie venenosa, cuya introducción ha sido altamente dañina para los depredadores en todas las zonas donde ha sido liberado (Fotografía cortesía de Don Sands, CSIRO).

Sin embargo, la introducción de este sapo en Australia no se basó en mucha consideración científica real de sus probables beneficios, y ni siquiera se consideraron los riesgos. Lo más obvio de esos riesgos proviene de su toxicidad (debido a una toxina llamada bufotenina, producida en las glándulas parótidas). Los depredadores individuales ingenuos que comieron sapos marinos con frecuencia murieron. En Queensland, la evidencia del impacto de esta introducción no está bien documentada (por la carencia de información sobre las especies nativas antes de su introducción) pero se cree que

el sapo ha contribuido a la reducción poblacional del quoll (*Dasyurus* sp.), un marsupial “gato”, así como de varias serpientes nativas (Lever, 1994). No ha tenido ningún impacto sobre su objetivo, la larva de la caña (Waterhouse y Sands, 2001). A nivel mundial, Lever (1994) considera el traslado de este sapo como el más destructivo de todas las introducciones de anfibios, principalmente por el efecto de su toxina en las especies nativas.

Para el propósito de este libro, es importante anotar que, a diferencia de las introducciones de la mangosta en el Caribe, el traslado del sapo marino a Australia fue efectuado con el apoyo de una agencia de gobierno. Por qué falló el gobierno en proteger los bienes comunes en este caso, es una pregunta importante. La agencia involucrada probablemente vio a su electorado en los productores de caña de azúcar. Quizá la agencia no estuvo consciente de los riesgos potenciales del sapo, aunque para 1935, ellos podrían haber aprendido del impacto en el Caribe si hubieran buscado la información. O quizá no identificaron como su responsabilidad el preocuparse por otros aspectos más allá que el reducir los problemas de plagas para la industria por la que fueron creados para servir. Esta falla señala la necesidad de una amplia revisión de todas las introducciones para el control biológico (y sin duda todas las introducciones de especies exóticas), porque una revisión limitada efectuada solamente por el grupo afectado por la plaga (o por las agencias gubernamentales de servicio asociadas cercanamente a ese grupo) puede causar errores o no tener en cuenta otras consideraciones importantes.

1888: EL ÉXITO DE LA VEDALIA Y EL FUROR DE LA MARIQUITA

El control de la escama acojinada algodonosa (*Icerya purchasi* Maskell) en California por un coccinélido australiano, *Rodolia cardinalis* Mulsant, repetidamente se reconoce como el inicio de la era del control biológico “científico”. Aunque es parcialmente verdad, la creación del control biológico científico en ese tiempo todavía estaba en su infancia. La

escama acojinada algodonosa invadió California cerca de 1868, probablemente sobre una *Acacia* importada como ornamental, durante el mismo tiempo en que la industria cítrica se estaba desarrollando en el nuevo estado. Para 1887, esta escama estaba reduciendo dramáticamente la producción de cítricos y los citricultores buscaron ayuda (resumido de Caltagirone y Doult, 1989).

A diferencia de la situación de los productores de caña de azúcar discutido anteriormente, los citricultores de California en los 1880s recurrieron a su gobierno estatal para que les ayudara, en lugar de tomar acciones por sí mismos. Esto ocurrió por dos factores: (1) Para ese momento, California ya tenía promulgada una ley de cuarentena de plantas (para evitar las introducciones de plagas) que podrían tener legalmente limitado el alcance de tal acción privada. (2) Además, el hallazgo de los enemigos naturales de una escama plaga podría haber requerido del conocimiento especializado de la taxonomía de insectos y la biogeografía. En ese tiempo, la ciencia de la entomología se había desarrollado lo suficiente como para reconocer que la escama plaga era una especie invasora de Australasia (Australia, Nueva Zelanda, y Melanesia). Con el financiamiento del USDA, una delegación del Estado de California que iba a una exposición en Melbourne fue usada como pretexto para enviar también a Australia a un entomólogo, Albert Koebele, para investigar los tipos de enemigos naturales encontrados ahí sobre *I. purchasi* (Caltagirone y Doult, 1989). Por último, tanto la mosca *Cryptochetum iceryae* (Williston) como una larva de un coccinélido no identificado (posteriormente nombrado *R. cardinalis*) fueron encontrados y enviados a California. Ambos se establecieron rápidamente e inmediatamente controlaron a la plaga. Tanto la plaga como la mariquita eran altamente visibles, así que los productores fácilmente entendieron el proceso.

Dos eventos se dieron posteriormente al éxito de este proyecto. Uno fue que el Estado de California solicitó en 1923 a la Universidad de California encargarse de la investigación necesaria para el uso posterior del control biológico. Este mandato para hacer la investigación y para conducir los proyectos sobre control biológico en la agricultura de California, institucionalizó la disciplina y le dio una fuente firme de fondos, de científicos (al principio la mayoría eran taxónomos pero después también ecólogos) y de laboratorios. Esto estimuló una rápida expansión del control biológico.

Otro efecto del éxito de *R. cardinalis*, sin embargo, fue menos elogiado y señala el bajo grado de entendimiento de este proyecto, el cual sin duda tuvo éxito en gran medida por suerte. Por suerte, la escama plaga fue una escama margaródida. Para este grupo preciso, las especies de mariquitas del género *Rodolia* son verdaderos especialistas. Esta especialización aseguró el éxito de *R. cardinalis* en el control de *Icerya* y ocasionó la virtual carencia de daño a otros organismos. El que esos puntos no hayan sido entendidos en su momento lo ilustra la “fantasía de la mariquita” que cautivó al estado después de este primer éxito. Durante 1891-1892, Koebele continuó colectando y enviando otros coccinélidos desde Australia, Nueva Zelanda, Nueva Caledonia y Fiji, con la esperanza de repetir el éxito del proyecto de la escama acojinada algodonosa contra otras escamas y piojos harinosos en cítricos de California. Más de 40,000 individuos de unas 40 especies fueron enviados a California (Caltagirone y Doult, 1989). Ninguno controló a las plagas y solamente cuatro se establecieron. El hecho de que se esperó tanto de ellas, indica solamente el poco conocimiento real acerca de los enemigos naturales, las mariquitas, el

control biológico y la dinámica de poblaciones en ese tiempo. Para 1912, el furor había muerto (por carecer de otros éxitos) y un profesor de la Universidad de California, Harry Smith, fue encargado en guiar los esfuerzos del control biológico en California e iniciar los estudios científicos de cómo los enemigos naturales realmente trabajaban. *Éste fue el verdadero principio del período científico del control biológico.*

El furor de la mariquita en California a principios del siglo XX murió, pero las mismas expectativas han resurgido periódicamente en otras partes. Las introducciones que hizo el USDA de varios coccinélidos exóticos continuaron a través de 1960-1990s. Algunos coccinélidos exóticos fueron dirigidos a plagas específicas pero en otros casos “el objetivo” era nada más una categoría de plaga (“áfidos” para *Coccinella septempunctata* L.). Posteriormente se discutirán dos de estos casos, *C. septempunctata* y *Harmonia axyridis* Pallas.

1905-1911: LA POLILLA GITANA Y LA POLILLA DE COLA CAFÉ – ¿SUERTE O SUPERPROYECTO?

Desde mediados hasta finales del siglo XIX, dos especies de polillas defoliadoras de la familia Lymantriidae invadieron Norteamérica. La polilla gitana *Lymantria dispar* (L.) fue llevada a los Estados Unidos desde Europa cerca de 1869, por un entomólogo principiante con deseos de criar esta especie para obtener gusanos de seda nativa que beneficiarían una industria de seda local; el insecto escapó. La polilla de cola café *Nygmia phaeorrhoea* (Donovan), otra especie europea, invadió Massachusetts por sí misma cerca de 1897. Ambas causaron defoliaciones extensivas en árboles deciduos pero la polilla de cola café también fue un peligro para la salud pública, debido a las irritaciones de la piel y de pulmón (capaces de causar la muerte) al contacto con sus pelos. Un proyecto combinado que tenía como objetivo ambas especies fue desarrollado por el Departamento de Agricultura de los Estados Unidos desde 1905 a 1911 (con trabajo posterior adicional). Éste fue un proyecto muy grande con extenso financiamiento y muchos científicos. El trabajo fue conducido en Europa, Rusia y Japón. Ya que las plagas tenían grandes rangos nativos de distribución y que no fue aparente que cualquier agente individual o grupo pequeño de especies controlarían la plaga en esas áreas, se tomó la decisión de introducir una larga lista de especies – esencialmente cualquier especie no hiperparasítica encontrada asociada con las plagas en los muestreos que pudiesen ser obtenidos en suficientes cantidades para propagarse. Se liberaron de unas 40 a 80 especies de parasitoides (los conteos varían) contra la polilla gitana así como algunas especies de insectos depredadores. De estos parasitoides, al menos 10 se establecieron y seis llegaron a ser comunes. Aproximadamente 20 especies de parasitoides fueron liberados contra la polilla de cola café y 8 se establecieron. Estas especies proporcionaron, cuando mucho, un control parcial de la polilla gitana (Waters *et al.*, 1976; Dahlstein y Mills, 1999) pero lograron un control completo de la polilla de cola café (Waters *et al.*, 1976). Subsecuentemente, el hongo exótico *Entomophaga maimaiga* Humber, Shimazu & R. S. Soper, completó el control biológico de la polilla gitana (Webb *et al.*, 1999), al menos en Nueva Inglaterra, donde no han ocurrido explosiones de población significativas desde principios de 1980s. El taquinido *Compsilura concinnata* (Meigen) probó ser un parasitoide importante, tanto de la polilla gitana (Liebhold y Elkinton, 1989; Gould *et al.*, 1990) como de la polilla de cola café.

Sin embargo, *Compsilura concinnata* (Figura 16-3), un parasitoide generalista de larvas de Lepidoptera, también ha llegado a ser un factor principal de mortalidad para algunas de las polillas de gusanos de seda nativos más grandes y coloridos de Norteamérica. En el momento de su introducción se supo que atacaba muchas especies hospederas, pero los insectos nativos no fueron considerados importantes y la misión era proteger los árboles de la deforestación. Antes de los 13 años desde la introducción de esta especie



Figura 16-3. La mosca taquínida *Compsilura concinnata* (Meigen) es un parasitoide polífago que causa altos niveles de mortalidad en otros insectos como la polilla gigante del gusano de seda. (Fotografía cortesía de Michael Thomas)

en 1906, algunos entomólogos se preocuparon por el ataque excesivo de *C. concinnata* sobre los hermosos y grandes gusanos de seda nativos (Culver, 1919). Sin embargo, el amplio rango de hospederos de la mosca fue visto por otros como deseable, permitiéndole mantener altos números aún cuando las cantidades de polilla gitana fueran bajas. Las liberaciones de *C. concinnata* continuaron en nuevas partes de los Estados Unidos hasta 1986, a pesar de la preocupación por sus efectos, la cual posteriormente se demostró que estaba bien fundada (Boettner *et al.*, 2000).

Este proyecto ilustra que en la parte técnica, el control biológico logro un progreso rápido en áreas tales como la taxonomía, biología y cría de parasitoides. Por el contrario, también muestra que las ideas concernientes a la dinámica de poblaciones junto con el control biológico clásico y la seguridad de otras especies, estaban todavía en su infancia.

La suposición, por ejemplo, de que pudiese ser necesario introducir un número muy grande de especies de parasitoides encontrados asociados con la plaga en su rango nativo no estaba justificada. Existen ahora muchos ejemplos donde el control de insectos invasores ha sido aumentado por sólo una o dos especies especializadas. El proyecto también ilustra que los valores sociales (las plantas son buenas, los insectos no son importantes) influyen en las decisiones de las introducciones para el control biológico. Específicamente, la naturaleza polífaga de *C. concinnata* era conocida en el momento de su primera liberación, pero este hecho no fue considerado un detrimento con el que es reconocido actualmente.

UNA CIENCIA EN DESARROLLO COMETE ALGUNOS ERRORES (1920-1970)

Los gobiernos nacionales hicieron valer su autoridad reguladora sobre las importaciones de insectos benéficos en ese período, con proyectos llevados a cabo por científicos del gobierno o por quienes trabajaban para asociaciones de productores agrícolas, mientras el gobierno vigilaba la importación. El estudio de la biología de los enemigos naturales llegó a ser la base para la selección de los agentes de control. Los estándares y metas, particularmente para definir los resultados deseados, continuaron evolucionando. La sociedad estuvo claramente “centrada en las plantas” a principios de la era tanto que la protección de plantas (de cultivos, bosques y, a veces, una planta sin valor económico) era la meta. El daño a plantas nativas *per se* no tuvo atención social y fue considerada aceptable, aunque esto cambió al final del período. En contraste, no se asumió el mismo cuidado para los insectos nativos hasta los 1990s, cerca de 25 años después de este período. La capacidad técnica para pronosticar los rangos de hospederos de los agentes de control biológico de malezas también empezó a ser desarrollado durante este tiempo. Debido a un rezago en la conciencia social, este período fue tanto una era en que el control biológico era visto como una tecnología completamente “verde” (aunque el término no fue usado en ese período) mientras que, al mismo tiempo, se realizaban estudios de campo que demostraban el daño de proyectos anteriores.

En esta sección se analizan algunos proyectos de control biológico que han sido ampliamente discutidos como ejemplos de impacto en otros organismos por el control biológico clásico: (1) el control de la polilla del cocotero en Fiji (la cual ha sido representada como uno de los principales éxitos contra un invasor o como la extinción de una especie nativa), (2) la liberación de un caracol depredador altamente dañino en islas del Pacífico, (3) la liberación de taquínidos en Hawaii para el control de la chinche apestosa, (4) un insecto que se alimenta de cardos, *Rhinocyllus conicus* (Frölich) y que ha atacado a los cardos nativos, y (5) la polilla de los cactus *Cactoblastis cactorum* (Bergroth), la cual fue liberada imprudentemente en el Caribe, sin consideración del probable impacto sobre otras especies de cactus, muchos de los cuales ya eran conocidos como sus hospederos.

1925: POLILLA DEL COCOTERO EN FIJI – ¿EXTINCIÓN DE UNA ESPECIE NATIVA O CONTROL DE UN INVASOR?

En 1924, la defoliación de los cocoteros en Fiji fue muy fuerte, y la economía y el cultivo estaban en riesgo de colapso en la isla. La causa de la defoliación era la alimentación por las larvas de una pequeña polilla azul, *Levuana iridescens* Bethune-Baker (*Zygaenidae*) (Figura 16-4), la cual había sido registrada por primera vez en 1877. Debido a la carencia de cualquier registro anterior de daño y por otras razones, se pensó que la polilla era una especie invasora cuando se intentó su control biológico (Tothill *et al.*, 1930). La investigación para determinar su origen, el que se suponía que estaba en la poco explorada



Figura 16-4. La polilla del cocotero (*Levuana iridescens* Bethune-Baker) fue una plaga devastadora de los cocoteros en Fiji que fue exitosamente controlada por la introducción del taquínido *Bessa remota* (Aldrich). (Fotografía cortesía de M. Hoddle.)

isla-continente de Nueva Guinea, no tuvo éxito y eventualmente una mosca taquínida, *Bessa remota* (Aldrich), fue colectada de una plaga relacionada en cocotero, el zygaénido *Artona catoxantha* Hampson. Este zygaénido fue encontrado minando las hojas del cocotero en Batu Gajah, Estados Federados de Malaya, donde estaba parasitada fuertemente. La mosca taquínida fue llevada a Fiji, criada y liberada, causando altas tasas de mortalidad de la plaga, la cual más adelante llegó a ser extremadamente escasa o llegó al punto de desaparecer.

La desaparición de esta polilla fue interpretada por Robinson (1975), indicando que esta especie se extinguió en Fiji. Además, la especie fue identificada por Robinson como una especie nativa, a pesar de los argumentos de Tothill que indicaban lo contrario. Howarth (1991) repitió esta afirmación como una indicación de una extinción en islas, causada por la introducción del control

biológico. Pero esta interpretación presenta algunos problemas (Kuris, 2003; Hoddle, 2006).

Existen argumentos iniciales de que la polilla del cocotero no era nativa sino una invasora en Fiji, al basarse en (1) la ausencia de cualquier registro de defoliación en cocotero antes de 1877, (2) la dispersión observada de la polilla dentro del grupo de Fiji, lo cual podría no estar pasando si fuera nativa, a menos que su planta hospedera estuviera siendo plantada en nuevos lugares, y (3) la aparente ausencia de parasitismo. Asumiendo que fuera una invasora, la polilla del cocotero presumiblemente existió en el resto del sureste de Asia y todavía puede existir, aunque sus niveles han sido muy bajos como para ser detectada. Segundo, hay razón para creer que aún en Fiji, la polilla del cocotero está presente aunque a niveles extremadamente bajos. En lugar de ser llevada a la extinción en 1929 como fue afirmado por Howarth (1991), la especie fue registrada en 1941 (Sands, 1997) y en 1956 (Paine, 1994), aunque ciertamente es extremadamente escasa si es que todavía está presente. La carencia de subsecuentes reportes puede ser debida a una confusión con otra plaga del cocotero que causó daños similares o a la salida de los entomólogos británicos después de la independencia de Fiji. Actualmente, un entomólogo (Hoddle) está intentando recolectar la polilla *Levuana* en Fiji. Otra consecuencia de este proyecto que parece representar más claramente el daño no intencionado a otros insectos nativos,

es la aparente desaparición en Fiji (pero no globalmente) del zygaénido *Heteropan dolens* Druce (Robinson, 1975).

1950s-1980s: CARACOLES DEPREDADORES EN EL PACÍFICO

El caracol africano herbívoro gigante *Achatina fulica* Bowditch fue deliberadamente dispersado, por ser comestible, en muchas islas del Pacífico durante el siglo XX. Esta especie ha llegado a ser una plaga en jardines en varios lugares, creando una demanda para su control. En respuesta, el caracol depredador *Euglandia rosea* (Ferrusac) (Figura 16-5) fue introducido desde Florida (Estados Unidos) hacia Hawái (y sustancialmente de ahí a otra áreas) como un depredador de *A. fulica*. *Euglandia rosea* es un caracol depredador generalista que localiza a su presa al seguir los hilos de baba de los caracoles (Clifford *et al.*, 2003). Puede consumir a *A. fulica* pero prefiere como presas a especies más pequeñas (Cook, 1989). Los caracoles terrestres, como *Achatinella* spp. en Hawái y *Partula* en Moorea, han tenido radiación de especies y son ejemplos clásicos de la evolución en islas. Por tanto, su conservación y su valor científico es muy alto. El rango de presas de *E. rosea* no fue estudiado antes de su introducción a estas islas, pero subsecuentemente se ha encontrado que es bastante amplio. Muchas especies de caracoles nativos declinaron drásticamente o se extinguieron después



Figura 16-5. El caracol depredador *Euglandia rosea* (Ferrusac). (Fotografía cortesía de Ken Hayes, University of Hawaii.)

de su introducción (p. ej., *Partula* spp. en Moorea, Murray *et al.*, 1988; *Achatinella mustelina* en Oahu, Hawái, Hadfield y Shank Mountain, 1981; Hadfield *et al.*, 1993; así como también algunos caracoles acuáticos, Kinzie, 1992). A pesar de la poca evidencia que *E. rosea* fuese un depredador efectivo de la plaga y de las advertencias de los biólogos de que este caracol podía afectar a los caracoles nativos, las introducciones de *E. rosea* hacia nuevos lugares continuaron (Civeyrel y Simberloff, 1996; Cowie, 2001). En las Islas de la Sociedad, de 61 especies de caracoles de árbol endémicos originales sólo quedan cinco (Coote y Loève, 2003). Aunque varios factores han contribuido a la pérdida de estos caracoles nativos, la depredación por *E. rosea* es la razón dominante.

El porqué de esta introducción es desconcertante. La necesidad era bastante limitada. El recurso de conservación potencialmente en riesgo era bastante obvio. La evidencia de que el depredador fuera eficiente era escasa. La inercia parece ser la respuesta más obvia, junto con un nivel bastante bajo del conocimiento biológico usado realmente en la decisión de efectuar este proceso en varios lugares. Los oficiales de agricultura locales parecen haber estado de acuerdo con las introducciones por razones agrícolas, sin consultar a los biólogos conservacionistas. La conciencia de los riesgos y de la inutilidad de este enfoque parece haberse incrementado. Un folleto de 1998 de la Comisión del Pacífico Sur recomendaba estar en contra de cualquier liberación posterior. CABI BioScience fue consultada cuando Samoa del Oeste buscaba ayuda en los 1990s desde la FAO con su problema de *A. fulica*. CABI se opuso a la introducción de *E. rosea* a las islas. Este caso ilustra que la nueva información acerca de la efectividad y los riesgos de proyectos de control biológico anteriores no siempre llega a quienes toman las decisiones locales a tiempo. Más bien, algunas unidades políticas con poder para tomar estas decisiones pueden estar en desventaja por la carencia de gente calificada para juzgar dichos asuntos. Tales funcionarios pueden aceptar recomendaciones simplistas o simplemente imitar lo que otras entidades regionales ya han hecho.

1962-1963: PARASITOIDES DE *NEZARA VIRIDULA* EN HAWAII

La plaga de la chinche apestosa *Nezara viridula* L., de origen mediterráneo o de Etiopia, invadió Hawaii en 1961. Esta especie es una plaga principal de muchas frutas, nueces y hortalizas (Waterhouse y Norris, 1987). En un intento para disminuir su densidad, los parasitoides de ninfas/adultos *Trichopoda pilipes* (F.) (Diptera: Tachinidae) y algunas poblaciones o especies bajo el nombre de *Trissolcus basalis* Woolaston (Hymenoptera: Scelionidae), un parasitoide de huevecillos, fueron liberados y llegaron a establecerse (Davis, 1964). El escutelérido nativo herbívoro *Coleotichus blackburniae* White (la chinche koa) y algunas especies de chinches pentatómidas depredadoras (*Oechalia* spp.) han declinado en abundancia desde entonces (F. Howarth, com. pers.). *Coleotichus blackburniae* fue conocida por estar disponible fisiológicamente como hospedera para ambos parasitoides (Davis, 1964) y fue usada como un hospedero sustituto para la cría del taquínido. Los huevecillos de *T. pilipes* se han detectado sobre especímenes de chinches koa en las colecciones de museos locales (Follett *et al.*, 2000).

Un estudio retrospectivo (Johnson *et al.*, 2005) fue efectuado para determinar si esos parasitoides atacaban a la chinche koa en tasas suficientemente altas como para reducir sus poblaciones. El trabajo en 24 sitios (la mayoría en la isla grande de Hawaii) encontró que el parasitismo de huevecillos por *T. basalis* fue bajo y que estuvo confinado a elevaciones debajo de 500 msnm y sólo en una planta introducida (*Acacia confusa* Merrill). La tasa de parasitismo más alta fue de 26%, pero se presentó solamente en un sitio, mientras que nueve sitios no mostraron parasitismo por *T. basalis* y tres sitios estuvieron en el rango de 3-9%. En contraste, la depredación de huevecillos por una araña invasora fue alta (34% en promedio, rango de 4-88%). El parasitismo del taquínido en las chinches koa adultas fue de casi cero en 21 de 24 sitios, pero se incrementó significativamente en tres sitios con

altas densidades de la chinche koa, alcanzando 70% en las hembras y 50% en las ninfas de quinto estadio.

¿Esos datos indican alto impacto o bajo impacto? Algunos han sugerido que la dinámica de la chinche y la mosca, ambas especies altamente dispersas, es tal que las poblaciones de la chinche escapan al parasitismo durante un tiempo pero eventualmente son altamente afectadas a nivel local, cuando las colonias son descubiertas eventualmente por la mosca (F. Howarth, com. pers.). Si es así, esto demuestra la dificultad de reconstruir una interacción cuando la condición de otras especies, antes de la introducción, no pueden ya ser observadas.

¿Qué otras lecciones pueden aprenderse de esos resultados? Primera, los parasitoides fueron liberados en una área sensible (una isla oceánica con altos niveles de endemismo) sin ninguna consideración del impacto sobre los insectos nativos, lo cual probablemente parece ocurrir. Esto podría ser inaceptable en la actualidad. También, en este sistema, las especies de insectos necesitan de la conducción de pruebas del rango de hospederos que fueran taxonómicamente bien conocidos y que estuvieran fácilmente disponibles. Esto podría haber hecho relativamente fácil la prueba del rango de hospederos. Finalmente, y más importante, puntualiza directamente en el aspecto del nivel de protección que deberían recibir otros invertebrados que no se van a controlar. Legalmente, no existe una guía sobre este último punto en la mayoría de los lugares, aún actualmente.

1968-1969: *RHINOCYLLUS CONICUS* PARA EL ONTROL DEL CARDO EN NORTEAMÉRICA

El picudo *R. conicus* (Figura 16-6) fue introducido desde Francia a Norteamérica durante 1968-1969, para el control del cardo invasor *Carduus nutans* L. (un complejo de especies) (Julien y Griffiths, 1998; Gassmann and Kok, 2002). El cardo había sido reportado en los Estados Unidos desde 1953 en Pennsylvania pero se dispersó rápidamente y se establecieron infestaciones dañinas en más de 42 estados por los 1970s.

No existen cardos norteamericanos nativos en el género *Carduus*, pero hay algunos géneros norteamericanos en la misma subtribu, la Carduinae, específicamente *Cirsium*, del cual Norteamérica tiene cerca de 100 especies nativas. Existen reportes de hospederas de campo en Europa para *R. conicus* que muestran que las especies de cu-



Figura 16-6. El picudo *Rhinocyllus conicus* (Frölich) que se alimenta de los capítulos del cardo ha controlado al cardo que es maleza pero ha dañado las poblaciones de otros cardos. (Fotografía cortesía de Loke Kok, www.forestryimages.org, UGA05800019).

atro géneros en Carduinae son usados como hospederas (*Carduus*, *Cirsium*, *Sylibum* y *Onopordum*). La prueba de rango de hospederos para esta especie estuvo basada en la discriminación de cultivos agrícolas (como las alcachofas), especies hortícolas y algunos cardos europeos, incluyendo especies de *Cirsium* (Zwölfer y Harris, 1984). Ya que las especies hortícolas o de cultivos no fueron atacadas y que el uso potencial por el agente de control en los cardos nativos norteamericanos fue estimada como poco probable o sin importancia (todos los cardos son considerados malezas), la liberación fue aprobada. La maleza problema fue exitosamente controlada (Gassmann y Kok, 2002; Roduner *et al.*, 2003). Sin embargo, se ha observado la alimentación larval en cápsulas de semillas de más de 20 cardos nativos (Turner *et al.*, 1987; Louda *et al.*, 1997). El impacto de *R. conicus* sobre una de estas especies ha sido estudiado en detalle (Louda, 1998). Se demostró que la pérdida de semillas afecta las poblaciones del cardo Platte (*Cirsium canescens* Nuttall), la cual está limitada en semillas (Louda y Potvin, 1995; Rose *et al.*, 2005).

Este caso deja dos lecciones. Primera, la selección inicial del agente falló (en las perspectivas sociales actuales) porque estuvo basada en el juicio social de que los cardos nativos no era un recurso merecedor de protección. Era bastante claro con los datos disponibles en el momento de la introducción que los cardos nativos podrían ser atacados, pero esta información fue ignorada por los científicos. Los valores sociales con relación a las plantas nativas han cambiado desde los años 1960s. Ahora generalmente se sostiene que todas las plantas nativas ameritan protección, no sólo las especies importantes económicamente. En este sentido, este proyecto refleja las actitudes que ya no existen en muchos países ni entre la mayoría de los científicos que trabajan en el control biológico de malezas.

La segunda es que este caso da lugar a un punto importante acerca de la interpretación de la prueba del rango de hospederos. Los primeros asesores del rango de hospederos encontraron que este picudo mostró una preferencia por la maleza a controlar y predijeron que esta preferencia podría limitar su impacto sobre otras especies. Éste no fue el caso, ya que ocurrió un ataque significativo en algunos cardos nativos. Al principio se presumió que fue debido a un cambio en la preferencia de hospederas. Sin embargo, una re-evaluación del rango de hospederas que usó insectos del cardo Platte, encontró que las preferencias del picudo no habían cambiado (Arnett y Louda, 2002) sino más bien que los resultados de campo fueron causados por los picudos que encontraban a este cardo de bajo rango entre las hospederas, en ausencia de su hospederero preferido.

1957: CACTOBLASTIS CACTORUM EN EL CARIBE

Los cactus han sido trasladados hacia fuera de sus rangos nativos en América hasta áreas secas alrededor del mundo. En Australia y Sudáfrica, especies de *Opuntia*, como *Opuntia stricta* Haworth y otras, han llegado a ser invasoras en áreas silvestres. En algunas zonas, densos parches de cactus se dispersaron en millones de acres, eliminando su utilidad económica y reduciendo su valor ecológico. En Australia, una comisión del gobierno fue creada en los años 1920s para buscar una solución de control biológico para una infestación de unos 50 millones de acres por *O. stricta*. Los muestreos de los herbívoros asociados con el cacto en su rango nativo (Argentina), permitieron la identificación de más de 50 especies. La larva de una de ellas, la polilla pirálida *C. cactorum* (Figura 16-7),



Figure 16-7. Larva de *Cactoblastis cactorum* (Bergroth). (Fotografía cortesía de Ted Center, USDA-ARS.)

logró un control considerable y rápido después de su introducción en Australia. La alimentación larval causó aperturas en las pencas para una enfermedad bacteriana que causó que las plantas murieran en pocos años (Dodd, 1940). Esta introducción es reconocida generalmente como una de las más valiosas y seguras, entre los proyectos de control biológico de malezas.

Sin embargo, en 1957, en otro proyecto, esta polilla fue introducida por Nevis, en el Caribe (con subsiguientes introducciones en 1960 a Montserrat y Antigua), en respuesta a las infestaciones de cactus *Opuntia* nativos en pastizales, las que se han desarrollado como resul-

tado del sobrepastoreo (Simmonds y Bennett, 1966). Algunas décadas después, *C. cactorum* invadió Florida y después se dispersó hacia el norte a lo largo de la costa (Johnson y Stiling, 1998). En Florida, la especie en peligro *Consolea* (anteriormente *Opuntia*) *corallicola* Small está siendo atacada (Stiling *et al.*, 2004). Una amenaza más grande es el potencial de ataque sobre la flora mucho más grande de *Opuntia* en México (Zimmermann *et al.*, 2001), donde algunas especies son también importantes económicamente. Lejos del éxito, el uso de *C. cactorum* ha probado ser una vergüenza y un potencial desastre económico y ecológico, todo por intentar una solución fácil a un problema menor que muy seguramente podría haber sido corregido con menores tasas de pastoreo y con aplicaciones de herbicidas en los sitios con cactus plaga.

En ninguna de esas introducciones, el rango de hospederas de la polilla fue evaluado específicamente, pero se entendió en ese momento que la polilla se alimentaba ampliamente de muchas especies de nopales. Para Australia, ésta fue información suficiente para demostrar la seguridad para las plantas nativas porque no hay cactus nativos en Australia. Cualquier población de cactus en Australia sería una especie exótica plantada como ornamental o un descendiente silvestre de tales plantas. Además, las plantas nativas de Australia no estaban en riesgo. Sin embargo, este no fue el caso para las introducciones en el Caribe. Era exactamente lo opuesto: los límites del Caribe en el corazón de la distribución nativa de literalmente cientos de especies de *Opuntia*. En ese contexto, la seguridad de *C. cactorum* podría requerir una prueba extensiva de las especies nativas porque podría haberse asumido que la polilla podría eventualmente dispersarse a través de las islas, a Florida y hacia México, y podría sólo ser segura si fuera específica de una especie (la cual no es). En efecto, la introducción fue hecha con el propósito de controlar algunos cactus nativos, a pesar del hecho de que muchas especies de *Opuntia* son desarrolladas como cultivos en México (como pencas comestibles y como plantas hospederas de insectos como la cochinilla del nopal, usada como material para pigmentos). En una prueba parcial de rango de hospederas efectuada después (usando especies de Florida), se encontró que *C. cactorum*

aceptaba todas las especies probadas de *Opuntia* para oviposición y para alimentación larval (Johnson y Stiling, 1996). El contraste entre estos programas ilustra que el grado de conocimiento acerca del rango de hospederos de un organismo, necesario para asegurar su seguridad, es dependiente de la geografía.

PERSPECTIVAS MÁS AMPLIAS (1970-1990)

El control biológico fue visto inicialmente, durante este período, como una tecnología verde que permitió la reducción del uso de plaguicidas. Pero, a finales del período, el interés sobre los plaguicidas ha disminuído (debido a la cancelación por ley de los materiales más dañinos y al desarrollo de productos más seguros) mientras que el interés sobre los efectos del control biológico clásico en otros organismos se incrementó significativamente. Esto fue debido a la nueva información generada del estudio de proyectos antiguos y al impulso que las nuevas ideas ganan frecuentemente en la ciencia. Se desarrolló un conocimiento más detallado del impacto durante este período sobre las especies nativas de algunas liberaciones de enemigos naturales en el pasado, a través de la investigación sobre sistemas selectos donde se sospechaba impacto. Aquí se discuten los casos de (1) dos coccinélidos cuya introducción incrementó el interés sobre los efectos en otros organismos a través de la competencia, uno de los cuales ha llegado a ser por sí mismo una plaga de importancia menor, (2) dos parasitoides de picudos que tienen diferente amplitud del rango de hospederas, predichos en forma adecuada por pruebas de laboratorio, y (3) dos proyectos recientes de control biológico de malezas que reflejan el alto nivel de cuidado que actualmente tienen los proyectos para asegurar la ausencia de impacto indirecto y de impacto trófico.

¿LIBERADOS EN 1957-58 O INVADIERON EN 1973/1988? CONFUSIÓN CONTINUA CON LOS COCCINÉLIDOS

Como agentes del control biológico clásico, las especies de coccinélidos varían desde las muy efectivas hasta las que no tienen utilidad. Especies altamente específicas como *R. cardinalis* contra la escama acojinada algodonosa, frecuentemente controlan a sus presas con un mínimo potencial de efectos indeseables. Sin embargo, la fascinación con los coccinélidos ha motivado a las agencias a involucrarse en introducciones de coccinélidos, en casos donde el grado de especificidad de hospederos fue bajo, la necesidad era vaga en lugar de ser específica y donde los efectos laterales indeseables podrían haber sido anticipados (Strong y Pemberton, 2000). Las introducciones de *H. axyridis* y *C. septempunctata* ilustran algunos de estos aspectos. En cada uno de los casos, la decisión fue tomada en los 1950s (Cs) o en los 1960s (Ha) para introducir las especies, pero la recuperación nunca fue hecha después de las liberaciones, las cuales fueron consideradas como fallidas. Décadas después (1970s para Cs y 1980s para Ha) las especies aparecieron, en ambos casos cerca de una ciudad portuaria. Se infirió que los escarabajos eran invasores espontáneos. El soporte para esta suposición incluyó una distribución geográfica muy limitada cerca de un puerto cuando fue detectada primero, acompañada con el patrón similar de invasión para otras cinco especies de mariquitas que nunca fueron liberadas en el este de los Estados Unidos (Day *et al.*, 1994). Enseguida de las invasiones, estas mariquitas fueron

adoptadas por el USDA y rápidamente se redistribuyeron como agentes de control biológico en muchos lugares, permitiendo que cada una de ellas llegara a estar ampliamente distribuída y a ser dominante en su hábitat (Cs, en praderas y cultivos en surcos, y Ha en huertos y bosques).

Coccinella septempunctata fue liberada primero en los Estados Unidos en 1957-1958; a pesar de la liberación de 150,000 escarabajos criados en laboratorio en diez estados y una provincia canadiense, el establecimiento nunca fue detectado (Schaefer *et al.*, 1987). Fue encontrada en New Jersey en 1973, posiblemente había entrado a través de puertos cercanos. Subsecuentemente, esta población fue ampliamente redistribuida como un agente de control biológico (Angalet *et al.*, 1979). La preocupación sobre la presencia de *C. septempunctata* no ha sido la reducción de presas no deseadas, aunque puede existir algún riesgo potencial para los estados inmaduros de mariposas poco comunes (Schellhorn *et al.*, 2005). En su lugar, la preocupación ha sido el potencial de desplazamiento competitivo de los coccinélidos nativos en el mismo gremio de alimentación. Después de su establecimiento, *C. septempunctata* ha llegado a ser la mariquita dominante en varios hábitats de los Estados Unidos y Canadá, incluyendo áreas de cañas *Phragmites* en las costas de New Jersey (Angalet *et al.*, 1979), de alfalfa en el noreste de los Estados Unidos (Day *et al.*, 1994) y Manitoba (Turnock *et al.*, 2003), de huertos de manzana en Virginia del Oeste (Brown y Miller, 1998) y de campos de papa en Maine (Alyokhin y Sewell, 2004).

Harmonia axyridis fue detectada en 1988 en Louisiana y se creía que había entrado a través del puerto de Nueva Orleans (Day *et al.*, 1994). Este establecimiento por invasión accidental, siguió a las fallas previas de establecimiento deliberado durante 1978-1981, principalmente en nogales pecaneros en Georgia (Teddars y Schaefer, 1994). Subsecuentemente, *H. axyridis* ha llegado a ser el coccinélido dominante en huertos de nogal pecanero, donde disminuyó la densidad en primavera de dos plagas de áfidos, desde 100 hasta 2 por hoja (Teddars y Schaefer, 1994). Algunos otros insectos plaga han sido reducidos en su abundancia por este depredador (Koch, 2003). La abundancia relativa de las mariquitas nativas en manzanas (Brown y Miller, 1998), cítricos (Michaud, 2002b), y otros cultivos (Colunga-García y Gage, 1998) ha declinado. Aunque la abundancia de las especies nativas en esos cultivos no ha sido de interés, su declinación completa debería serlo. Esto, sin embargo, es difícil de determinar. Además, la presencia de esta mariquita en invierno en las casas del norte en los Estados Unidos y su presencia en racimos de uvas para vino al tiempo de la cosecha (donde afecta el sabor del vino), la ha hecho una plaga menor (Kovach, 2004).

1982/1991: MICROCTONUS PARASÍTICOS DE PICUDOS EN NUEVA ZELANDA

La liberación de dos parasitoides de picudos en Nueva Zelanda, ilustra la capacidad de las pruebas del rango de hospederos para reducir el parasitismo no deseado de insectos nativos, por la identificación de las especies con rangos estrechos de hospederos. En este caso, dos parasitoides cercanamente relacionados, *Microctonus aethiopoidea* Loan y *Microctonus hyperodae* Loan, fueron liberados en décadas diferentes y sujetos a diferentes niveles en

la prueba del rango de hospederos. *Microctonus aethiopoidea* fue introducido en Nueva Zelanda en 1982 para el control de *Sitona discoideus* Gyllenhal, el cual se alimenta sobre alfalfa mientras que *M. hyperodae* fue liberado en 1991 contra *Listronotus bonariensis* (Kuschel), el que se alimenta en pastos. Sólo una prueba superficial de rango de hospederos precedió a la liberación de *M. aethiopoidea*, el cual era bien conocido como parasitoide de la plaga. Sin embargo, para *M. hyperodae*, una prueba extensiva mostró que tenía un rango de hospederos bastante estrecho (Goldson *et al.*, 1992). Estas especies han controlado a su plaga (Goldson *et al.*, 1993 para *M. aethiopoidea*) o han mostrado una fuerte probabilidad de hacerlo (McNeill *et al.*, 2002 para *M. hyperodae*).

Los estudios post-liberación demostraron que en el laboratorio *M. aethiopoidea* parasitó 14 de 19 especies ofrecidas (74%) diferentes a la plaga y en el campo atacó al 33% de otros hospederos muestreados. En contraste, en laboratorio *M. hyperodae* parasitó 23% (7/31) de otras especies ofrecidas, pero en el campo atacó sólo un 6% (3/48) de las especies muestreadas (Barratt, 2004). Además, el parasitismo por *M. aethiopoidea* fue detectado en habitats no agrícolas (praderas subalpinas) y el parasitismo sobre otros picudos fue tan alto como el de los picudos plaga (Barratt *et al.*, 1997).

Las lecciones de este caso son que los parasitoides efectivos contra sus plagas pueden ser oligófagos y usar algunas especies de otros insectos nativos como hospederos. La disponibilidad de la prueba más rigurosa del rango de hospederos para ayudar a seleccionar los que tienen un rango de hospederos más estrecho, también es ilustrado por este ejemplo. Finalmente, este caso muestra otra vez que los parasitoides pueden dispersarse fuera de los campos agrícolas e interactuar con especies nativas en otros habitats.

INSECTOS EN TAMARIX Y MELALEUCA – RESPUESTAS CUIDADOSAS A COMPLICACIONES POTENCIALES

Los proyectos de control biológico de malezas efectuados en los 1990s y en la década siguiente, ilustran los avances de los proyectos actuales para evitar el impacto sobre las especies nativas. Por citar dos, se menciona el trabajo contra los cedros salados en el suroeste de los Estados Unidos y contra la melaleuca en los Everglades de Florida (EU).

Las especies de *Tamarix* son arbustos del desierto eurasiático que fueron introducidos a los Estados Unidos por California a finales del siglo XIX, como plantas ornamentales y para estabilizar las dunas de arena a lo largo de las líneas del ferrocarril. *Tamarix ramosissima* Ledeb. y otras dos especies o híbridos, han llegado a ser altamente invasoras a lo largo de los ríos del desierto y, por la profundidad de sus raíces y la pobre regulación de la pérdida de agua, causaron que descendieran los niveles de los acuíferos subterráneos. Una intensa competencia y suelos más secos transformaron a las áreas ribereñas infestadas con cedros salados, las cuales han llegado a ser habitats pobres o no disponibles para la mayoría de las plantas nativas. Los cedros salados son las principales malezas en el ambiente que infestan los habitats de más alta calidad en los desiertos y dañan las comunidades de plantas nativas sobre extensas áreas. Los cedros salados son también taxonómicamente distantes de las plantas nativas de Norteamérica, haciendo más fácil obtener agentes con el nivel necesario de especifici-

dad de hospedero. Muestreos extensivos en Europa y Asia detectaron una gran grupo de insectos herbívoros asociados con los cedros salados, con especies de al menos 25 géneros de insectos (DeLoach *et al.*, 1996). Al menos 300 especies de insectos son específicas del género. Quince especies fueron probadas para la especificidad del hospedero, en laboratorios en varias partes del rango nativo de distribución y seis especies fueron enviadas al laboratorio de cuarentena en Texas para estudios posteriores. El candidato número uno para la introducción que emergió de este trabajo, fue *Diorhabda elongata deserticola* Chen (Coleoptera: Chrysomelidae), un escarabajo defoliador (Lewis *et al.*, 2003a). En los estudios de especificidad de hospederos con 58 especies de plantas, reveló ser altamente específico de la especie hospedera, *Tamarix* (DeLoach *et al.*, 2003). El género de planta nativa de más interés fue *Frankenia*, pero las larvas de *D. elongata* raramente sobrevivieron (menos del 1.6%) en las especies de este género. Un análisis de riesgo mostró que *D. elongata* podría no amenazar a ninguna de las tres especies de *Frankenia* en los Estados Unidos (Lewis *et al.*, 2003b).

Dos preocupaciones emergieron de este proyecto. La primera fue que una especie introducida de *Tamarix*, *T. aphylla* (L.), tiene valor como ornamental, principalmente en México, y es probablemente usada como una hospedera menor. La segunda fue que los grupos de arbustos invasores de *Tamarix* han sido adoptados como sitios de anidación por una ave en peligro de extinción, el atrapamoscas del sauce del suroeste (*Empidonax traillii extimus*) (Dudley y DeLoach, 2004) porque sus árboles de anidación normal, los álamos de Virginia, han sido desplazados por el cedro salado. Como resultado, el USDA y el US Fish & Wildlife Service entraron en extensas discusiones sobre la importancia de este riesgo potencial y de cómo podría ser mitigado. La conclusión fue que el riesgo era pequeño porque no era probable que todas las plantas de *Tamarix* murieran rápidamente y que entonces debería haber suficiente tiempo para manejar la conversión de la vegetación desde el cedro salado hacia los álamos nativos. Las primeras liberaciones de los crisomélidos fueron hechas en áreas distantes de las áreas conocidas de anidación y los álamos de Virginia fueron replantados donde se necesitaban, adelantándose a la pérdida del *Tamarix* como sitio de anidación. Las liberaciones iniciales de este escarabajo han sido efectuadas y las primeras indicaciones son el acoplamiento microclimático de las poblaciones fuente en las áreas de liberación que serán necesarias para obtener el establecimiento y para promover un impacto alto. Se encontró que las poblaciones de Fukang, China y Chilik, Kazajstán, eran capaces de reproducirse e invernar exitosamente en los sitios al norte de 38°N, pero al sur de ese punto estas poblaciones entraron prematuramente en diapausa y fallaron en su establecimiento (Lewis *et al.*, 2003a). Nuevas poblaciones de Creta están siendo consideradas para esas áreas.

El árbol de corteza de papel *Melaleuca quinquenervia* (Cavier) Blake es un árbol forestal de los pantanos australianos que se ha plantado como ornamental en Florida (EU). Invadió los Everglades cerca de 1900 y para los 1980s representaba una severa amenaza a este ecosistema. Un proyecto de recuperación que integra herbicidas foliares, corte de tallos, herbicidas en tocones (para quitar rápidamente las plantas más grandes) y liberaciones de agentes de control biológico (para reducir la producción de semilla y disminuir la sobrevivencia de plantas en los semilleros) está en proceso (Ray-

amajhi *et al.*, 2002). Diez agentes han sido evaluados en Australia, de los cuales cinco han sido introducidos a la cuarentena en los Estados Unidos para estudios posteriores. De éstos, tres han sido aprobados y liberados: el picudo *Oxyops vitiosa* Pascoe, el psílido *Boreioglycaspis melaleucae* Moore y la mosca formadora de agallas *Fergusonina turneri* Taylor. La herbivoría por el picudo causa la muerte de las puntas del follaje y también afecta la traslocación de fotosintetizados, con lo que los árboles defoliados reducen drásticamente la producción de semillas y de flores (Pratt *et al.* 2005). Además, el picudo, especialmente en conjunto con un hongo (roya) que invadió en forma natural (*Puccinia psidii* G. Wint.), inhibe el desarrollo de insectos chupadores en los tocones (Rayamajhi, com. pers.). El psílido disminuye el desarrollo y la sobrevivencia de las plántulas, reduce la capacidad fotosintética de las hojas y causa que las hojas se caigan prematuramente (Franks *et al.*, 2006; Morath *et al.*, en prensa). Un estudio de jardín común ha demostrado que las plántulas protegidas de tal herbivoría, usando un insecticida sistémico, se desarrollan rápidamente y las flores son prolíficas, mientras que las que no están protegidas difícilmente crecen y casi no producen flores (Tipping, com. pers.). Las densidades del árbol en sitios maduros en Florida han sido reducidas en un 85%, la mayor parte debido a la pérdida de los árboles más pequeños, suprimidos bajo el dosel. La cobertura del follaje también ha sido reducida cerca del 70%, lo cual ha permitido que la luz penetre al piso del bosque y que las especies nativas se restablezcan (Rayamajhi, com. pers.). Las agencias de manejo ahora tienen más tiempo para quitar las plantas existentes porque los otros tratamientos son menos necesarios. Además, es menos probable que las áreas aclareadas sean reinfestadas desde los grupos de árboles de melaleuca sin manejo que están en los alrededores (Center, obs. pers.).

Otro agente considerado para usarse contra melaleuca ilustra el tipo de cuidado que actualmente se está usando en los proyectos de control biológico: la mosca sierra que defolia la melaleuca (*Lophyrotoma zonalis* Gagné), es un agente altamente destructivo que fue de interés porque para empupar la larva hace un túnel debajo de la corteza de papel del árbol. Entonces, éste era un candidato excelente para áreas más húmedas donde los agentes que pupan en el suelo podrían no sobrevivir. Se encontró que este insecto era extremadamente específico del hospedero, con sus larvas desarrollándose solamente en tres especies de cepillos de botella (*Callistemon*) cercanamente relacionados a la maleza en cuestión (Buckingham, 2001). Sin embargo, su introducción fue impulsada por científicos del proyecto, quienes reconocieron durante el programa de pruebas que existían octapéptidos tóxicos (lophyrotomina y pergidina) en las larvas de esta especie (Burrows y Balciunas, 1997; Oelrichs *et al.*, 1999). El consumo de grandes cantidades de una mosca sierra emparentada ha causado la muerte del ganado en Australia (Dadswell *et al.*, 1985), por lo que la prueba de toxicidad fue iniciada para determinar si esos péptidos serían un riesgo para los animales domésticos o para la vida silvestre (Buckingham, 1998). Investigadores cooperadores del Laboratorio de Investigación de Plantas Venenosas del USDA-ARS en Logan, Utah, forzaron ratones a comer larvas secas congeladas, los cuales no sufrieron ningún efecto por enfermedad. Larvas y prepupas grandes fueron también ofrecidas a mirlos de alas rojas (*Agelaius phoeniceus*), en el USDA-APHIS Denver Research Laboratory en Gainesville, Florida. La mayoría de las aves rechazaron las larvas pero dos las comieron

y posteriormente las regurgitaron, sin efectos adversos posteriores. Las larvas entonces fueron congeladas y secadas, y se adicionaron a una dieta seca. Las aves comieron la dieta corregida sin daño alguno. Entonces, parece ser que los riesgos al ganado o la vida silvestre serían mínimos y el rango de hospederos fue claramente aceptable.

Sin embargo, los científicos del proyecto estaban preocupados por los posibles riesgos para las aves migratorias. Florida está en la ruta de vuelo del Atlántico, una ruta migratoria importante en Norteamérica. Las aves que aterrizan a menudo están hambrientas, después de largos vuelos desde Centro o Suramérica. Es probable que mientras estén en esas condiciones, después de encontrar masas de moscas sierra se hartan de ellas e ingieran una dosis tóxica de octapéptidos, a los cuales podrían no soportar en su frágil estado. Además, poco se sabe de los efectos potenciales sobre otros depredadores insectívoros, como las ranas y las lagartijas, o cómo podrían acumularse estas toxinas en la red alimenticia. Por tanto, los científicos independientemente decidieron buscar otros agentes y no arriesgar la liberación de la mosca sierra, a pesar de la opinión positiva del Grupo Asesor Técnico y de la pérdida de algunos años de investigación (Center, pers. com.). Esos ejemplos ilustran los proyectos que en la actualidad conducen biólogos responsables que intentan prevenir tanto los efectos tróficos convencionales como los efectos indirectos que podrían causar los agentes de control a otras especies.

PRÁCTICAS E INTERESES ACTUALES

Aquí se resumen y describen las tendencias generales sobre otros organismos que no se desea controlar. Interesa conocer si se están incrementando, si son estables o si están decreciendo las plantas y los insectos por controlar. ¿Esta la información nueva sobre viejos proyectos afectando nuestro concepto de nivel de riesgo, y si este es el caso, estamos exagerando el grado de riesgo? ¿sera que el miedo al impacto potencial sobre otros organismos por los agentes de control biológico aumenta el impacto de las especies invasoras al retrasar o eliminar nuevos proyectos? ¿Cuáles son los estándares nacionales o internacionales para valorar el riesgo de las introducciones de enemigos naturales? ¿Está realmente resuelto el problema de los plaguicidas -uno de los programas originales para promover el uso del control biológico – o tiene todavía importantes impactos que hacen deseables las reducciones en el uso de plaguicidas? ¿Es el control biológico verdaderamente una tecnología “verde” y pueden los grupos de control biológico y de conservación desarrollar un mejor entendimiento mutuo para aumentar su causa común de reducir el impacto de las especies invasoras?

RECONOCIMIENTO Y FRECUENCIA DE LOS IMPACTOS SOBRE OTROS

ORGANISMOS

El reconocimiento del impacto del control biológico clásico en otros organismos se desarrolló en dos pasos: (1) “¿podría pasar?” y (2) “¿podría suceder?”. El que algunos impactos probablemente ocurrieran es sabido desde hace tiempo pero, en muchos casos, al menos para el control biológico de insectos, el ataque por parasitoides o depredadores sobre las especies nativas como hospederos alternantes fue considerado como una característica

deseable más que un inconveniente. Se sabía que algunos parasitoides de la polilla gitana (*L. dispar*), como el taquinido *C. concinnata*, eran polívoros desde antes de su introducción, pero esto no fue visto como una razón para abandonar su liberación ya que la meta era proteger los árboles, no los insectos. Similarmente, el hecho que el picudo *R. conicus* probablemente se alimentara sobre cardos nativos fue anticipado y además documentado por otros mucho antes del trabajo detallado de Louda con las poblaciones del cardo Platte, pero no fue una preocupación porque los cardos fueron agrupados indiscriminadamente como malezas.

Las preocupaciones de los impactos indeseables sobre las plantas se desarrollaron antes que las de los impactos sobre los insectos nativos. Las primeras revisiones (p. ej., Harris, 1988, 1990) acentuaron que los agentes de control biológico de malezas no causaron extinciones de las plantas y sin duda sólo ocasionalmente se alimentaban en otras plantas. Un desarrollo crítico en el pensamiento sobre este tópico fue la revisión de Howarth (1991) que enfocó la atención sobre el potencial de daño a otras especies por los agentes de control biológico clásico (tanto de malezas como de insectos plaga). Los años 1990s permitieron que se incrementara la investigación sobre los casos seleccionados y la escritura de artículos de revisión sobre el tópico (p. ej., Cruttwell-McFadyen, 1998; Pemberton, 2000; Louda *et al.*, 2003a). Pemberton (2000) analizó el impacto de los agentes de control biológico de malezas en los Estados Unidos (incluyendo Hawái) y el Caribe. Para 111 (de 112) insectos, 3 hongos, 1 ácaro y 1 nemátodo que fueron exitosamente establecidos, la única planta no maleza de la que se alimentaron fue del mismo género que la maleza a controlar u otras especies que habían sido atacadas en las pruebas del rango de hospederas (y entonces previstas de estar en el rango de hospederas). Sólo 1 de estos 117 agentes atacó una planta que no era congénica con la maleza problema o con plantas aceptadas en la prueba del rango de hospederas. Esto implica que el ataque directo sobre las plantas por los agentes de control biológico de malezas es muy predecible, usando los métodos actuales de discriminación del rango de hospederas. Esto implica que en casos como el cedro salado y la melaleuca, en los cuales no hay plantas nativas del mismo género en el país receptor, las prácticas actuales identificarán correctamente cualquier otra planta que esté en riesgo de ser atacada. Casos en los que existen las plantas nativas en el mismo género de la maleza problema, requerirán de una evaluación más extensiva de los riesgos potenciales para sus congéneres nativos, antes de que los agentes puedan ser liberados. Casos como *R. conicus* (p. ej., Louda *et al.*, 2003a, b) no indican que los métodos de predicción sean fallidos, sino más bien que sus predicciones no fueron tomadas en serio.

Con respecto a los proyectos de control biológico de insectos, el proceso está menos avanzado. Sin embargo, las revisiones (Lynch y Thomas, 2000; van Lenteren *et al.*, 2006a) han encontrado que la tasa de impactos con consecuencias importantes en los niveles de población, basada en evidencia en la literatura, es baja y que la mayoría probablemente disminuya (**Figura 16-8**).

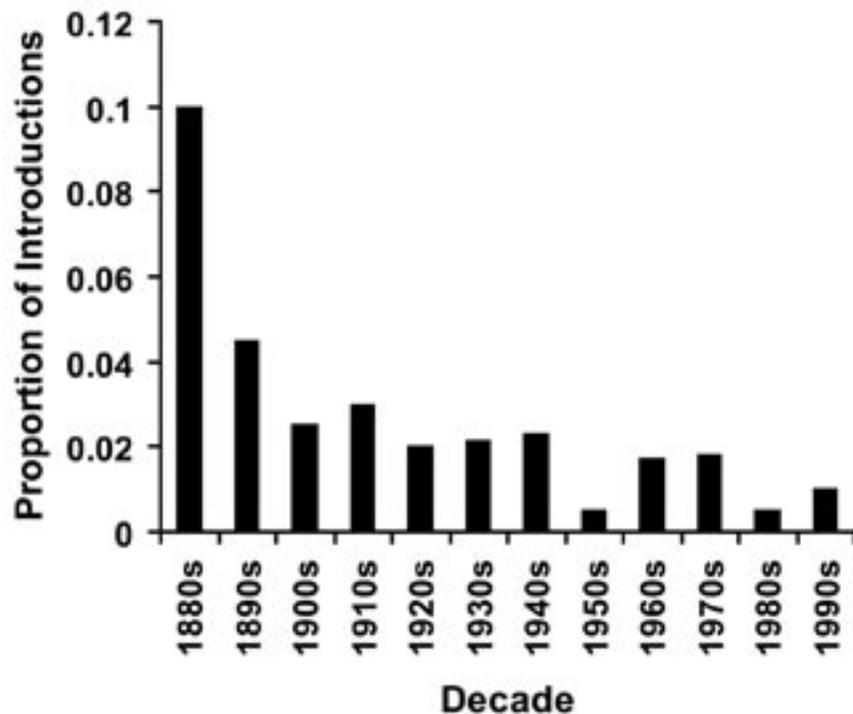


Figura 16-8. La proporción de las introducciones de control biológico que han dañado a otras especies ha declinado históricamente, indicando que el control biológico clásico ha llegado a incrementar su seguridad. (Análisis basado sobre cerca de 5,800 introducciones de agente único x localidad). (Redibujado de Lynch *et al.*, 2002 en Wajnberg *et al.* (Eds.). *Evaluating Indirect Ecological Effects of Biological Control*, CABI Publishing, con permiso.)

LEYES Y ESTÁNDARES PARA REDUCIR EL DAÑO A LAS ESPECIES NATIVAS

La introducción de insectos herbívoros en los Estados Unidos (y en muchos otros países) ha sido prohibida por casi un siglo por actas de cuarentena de plantas. El USDA-APHIS ha usado esta autoridad para proteger a las plantas del daño por agentes de control biológico de malezas introducidas. Cuáles plantas reciben protección ha, sin embargo, evolucionado a través del tiempo. Inicialmente (cerca de 1920-1970), las plantas de interés fueron principalmente cultivos importantes, árboles forestales u ornamentales. En los 1970s, con la aprobación de una ley de especies en peligro, la protección se extendió a cualquier especie listada oficialmente. Para los 1980s, los practicantes del control biológico y el comité encargado de la revisión de solicitudes de importación (TAG), tomaron la posición de que todas las plantas nativas (amenazadas o no) deberían de ser protegidas del daño significativo por agentes del control biológico de malezas. El impacto sobre especies exóticas de plantas ornamentales, así como el daño menor o transitorio a cualquier planta nativa no amenazada, siempre y cuando tal daño fuera menos importante que el beneficio potencial de controlar la plaga.

La autoridad legal para regular la importación de los insectos parasitoides y depredadores para el control biológico de insectos en los Estados Unidos es menos clara. Existe una clara necesidad en los Estados Unidos de una nueva ley que defina los procedimientos y las autoridades, y que establezca métodos para valorar y balancear los riesgos y beneficios de los proyectos (Messing y Wright, 2006). En algunos países (como Australia y Nueva Zelanda), han sido aprobadas leyes específicas de regulación del control biológico al proporcionar estándares consistentes y procesos claros, pero esto no ha sucedido aun en los Estados Unidos. Cuáles insectos que no son plaga tendrían que ser protegidos y qué tan rigurosa debería ser la protección tampoco está claro. Existen sólo unos pocos insectos que son importantes económicamente para la producción de productos como la miel o la seda o que son clasificados legalmente como en peligro. Los agentes de control biológico previamente introducidos, sin embargo, son un grupo de insectos con clara importancia económica. Los riesgos para los agentes de control biológico de malezas que están cercanamente relacionados a insectos plaga, deberían de ser evaluados en el valor de la especificidad del agente.

Generalmente, en la ausencia de algo más específico, el estándar para la evaluación de las introducciones propuestas de agentes de control biológico de insectos es la perspectiva riesgo/beneficio implícita en las acciones de protección ambiental. Si los proyectos proporcionan un beneficio económico o ecológico, es aceptable algún daño para otras especies. Cuando los riesgos y los beneficios son ecológicos, pueden ser comparados directamente. Cuando los beneficios son económicos pero los riesgos son ecológicos, las comparaciones son difíciles. Existe la necesidad de designar un cuerpo gubernamental que actúe como árbitro final para definir si una introducción propuesta tiene un beneficio neto para la sociedad. Actualmente, sólo Australia y Nueva Zelanda cuentan con estos sistemas.

Existen estándares internacionales para la importación de agentes de control biológico que pueden servir como guía para los países que carecen de sus propias leyes específicas. En Norteamérica, incluyen los estándares #12 (para agentes entomófagos) y #7 (para agentes fitófagos) de la NAPPO (North American Plant Protection Organization) (Anon, 2000, 2001). Además, la FAO (Food Agriculture Organization) de la Organización de las Naciones Unidas ha promulgado un “Código de conducta” que cubre la liberación de agentes de control biológico exóticos (Anon, 1997a). Los estándares para la importación de enemigos naturales hacia países europeos han sido revisados y ajustados (Bigler *et al.*, 2005).

APLICACIÓN DE LA PRUEBA DEL RANGO DE HOSPEDEROS A LOS CANDIDATOS A AGENTES DE CONTROL BIOLÓGICO

La clave para mantener al mínimo los impactos inaceptables sobre otras especies en el futuro será la aplicación de la prueba del rango de hospederos a los nuevos agentes y la revisión pública de la evidencia antes de la liberación. Un sistema para evaluar la especificidad de hospederos de agentes de control biológico de malezas propuestos para la introducción está bien establecido (en los Estados Unidos, las revisiones son conducidas por el Grupo Asesor Técnico - Technical Advisory Group [TAG]). Ningún sistema com-

parable existe en los Estados Unidos para la revisión de parasitoides o depredadores pero algunos han sugerido que un enfoque similar al TAG debería ser desarrollado (Strong y Pemberton, 2000) (ver el Capítulo 17 para la metodología de las pruebas de rango de hospederos).

Deberían hacerse algunos intentos para anticipar los efectos indirectos dañinos (ver Capítulo 18; Messing *et al.*, 2006), especialmente si el potencial para tal daño es sugerido por la ecología del agente en su ecosistema nativo o por su biología básica (p. ej. posesión de toxinas u otras características probables de causar problemas). Sin embargo, los métodos para identificar el potencial para tales efectos indirectos están todavía siendo desarrollados (Messing *et al.*, 2006). Sin duda, el potencial para los efectos indirectos está presente en cualquier introducción de especies (no sólo de agentes de control biológico) y en la mayoría de las acciones humanas en gran escala. En general, el solo potencial para tales efectos, al menos que haya una amenaza inminente, no debería ser un impedimento para hacer introducciones necesarias para el combate de especies invasoras en forma oportuna. Serán necesarias futuras discusiones de los riesgos para otras especies (ver Bigler *et al.*, 2006) para ir a mayor profundidad que el simple “uso” de una especie distinta a la plaga, a una consideración del “impacto” (reducción del rango de distribución o depresión de la población), la cual ya ha sido estudiada sólo en unos pocos casos.

¿POR QUÉ NO DECIR SIMPLEMENTE “NO” AL CONTROL BIOLÓGICO CLÁSICO?

Uno podría concluir que el interés sobre los riesgos del impacto de las introducciones del control biológico sobre otras especies podría ser tratado más efectivamente con sólo acabar con las futuras introducciones para el control biológico. En algunas regiones como Hawaii, el número de liberaciones de nuevos agentes de control biológico ha declinado (Messing y Wright, 2006) (**Figura 16-9**). Esto es desafortunado porque muchas especies invasoras ejercen un daño serio a las especies nativas y necesitan ser manejadas. Si el control biológico clásico no es utilizado, es probable que el daño continúe porque el control químico y el mecánico son efectivamente raros en paisajes completos debido a los costos, la polución y la disrupción (ver el Capítulo 8). Las decisiones acerca de la protección ambiental deberían tener peso en el daño de los invasores contra los riesgos típicamente más pequeños de los agentes de control biológico.

El incremento en el uso de plaguicidas no es deseable. El control biológico fue enfatizado en los 1960s y 1970s porque los problemas con plaguicidas persistentes fueron considerados muy serios para permitir que continuaran. Estos problemas incluían los residuos de plaguicidas en alimentos, agua, leche materna, mamíferos del ártico y varias aves depredadoras. Un cierto número de aves (p. ej., águilas, halcones, garzas) fueron regionalmente suprimidas en número, algunas hasta el punto de la exterminación regional. Los plaguicidas más dañinos (p. ej., DDT, clordano, dieldrín, etc.) han sido prohibidos por las leyes en muchos países y han sido registrados algunos plaguicidas nuevos, más seguros. Sin embargo, continúan muchos problemas significativos que hacen deseable una mayor reducción del uso de plaguicidas. Los dos problemas más importantes son el daño a los anfibios y la disrupción de los sistemas hormonales de mamíferos (incluyendo el humano).

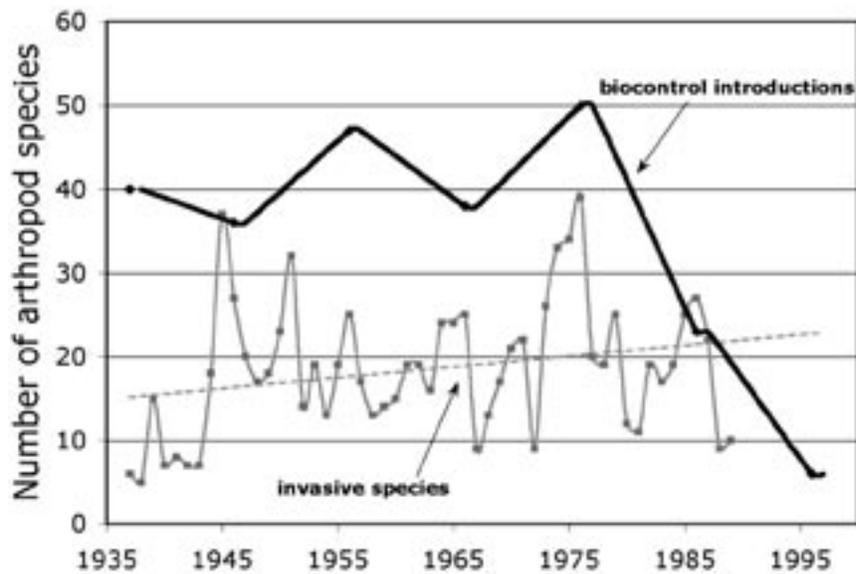


Figura 16-9. Debido a la percepción pública del control biológico como un proceso riesgoso, las tasas de introducción de enemigos naturales hacia Hawaii han declinado bruscamente desde cerca de 1975, mientras que la tasas de invasión de las plagas continúa en aumento, creando una mayor necesidad del control de plagas (Según Messing y Wright, 2006: *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 132-140).

Aunque la declinación de los anfibios no ha sido relacionada claramente a los plaguicidas y a que definitivamente está ligada a múltiples causas, los plaguicidas parecen ser parte del problema (Ankley *et al.*, 1998; Kiesecker, 2002). Finalmente, y quizás más aterrador, es que algunos plaguicidas mimetizan las hormonas humanas (específicamente el estrógeno) en partes por millón, permitiendo varios efectos dañinos sobre la reproducción, incluyendo bajos conteos de espermatozoides y feminización de machos (Colborn *et al.*, 1997; Schettler *et al.*, 1999; Krinsky, 2000; Bustos-Obregon, 2001; Palanza, P. and F. vom Saal, 2002; Saiyed *et al.*, 2003). Por todas estas razones, no es deseable alejarse del control biológico, porque en efecto, se podría incrementar el uso de los plaguicidas.

CONTROL BIOLÓGICO RENOVADO

Muchos conservacionistas responsables de reservas específicas buscan controlar a las especies invasoras en áreas relativamente pequeñas, usando métodos mecánicos o químicos. Los científicos del control biológico usualmente están enfocados en la corrección de problemas de las especies invasoras sobre el paisaje completo. El intercambio entre esos dos grupos ha sido inadecuado. Muchos administradores de reservas han estado expuestos sólo a la caracterización negativa del control biológico como parte del problema de las especies invasoras, más bien que a su remedio más efectivo. Existe la necesidad de hacer que el control biológico sea mejor entendido por los biólogos conservacionistas y el público en general. Esto requerirá del incremento en la precisión y predicción de las introducciones para el control biológico, junto con el énfasis en proyectos con objetivos ecológicos, y con un amplio escrutinio público.

CAPÍTULO 17: PREDICCIÓN DE LOS RANGOS HOSPEDEROS DE LOS ENEMIGOS NATURALES

Después de que se ha tomado una decisión para invertir recursos en la estimación del rango de hospederos de un candidato específico como agente de control biológico, se necesita conocer técnicamente cómo hacerlo bien. Las fuentes útiles de información en la estimación del rango de hospederos de una especie incluyen: (1) registros de literatura, (2) inspecciones en el rango nativo de distribución, (3) pruebas en laboratorios de cuarentena, y (4) experimentos de campo en el rango nativo. A continuación se describe cómo contribuye cada una de estas fuentes a la estimación de los rangos probables de hospederos de parasitoides, artrópodos depredadores y herbívoros, y de los patógenos.

REGISTROS EN LA LITERATURA

Al inicio de cualquier proyecto, es probable que los investigadores hagan un inventario del conocimiento de los enemigos naturales de la plaga a controlar, tal como se refleja en la literatura publicada o anotada con los especímenes en las colecciones. La literatura de los registros de hospederos para estas especies puede ser reunida, obteniendo alguna impresión inicial de cuál enemigo natural de la plaga muestra especificidad. La información en las bases de datos computarizadas (ver especialmente CAB y Agrícola) omiten el material publicado antes de 1971, cuando empezó la computarización de estos datos. La literatura antigua (generalmente al menos desde 1900 o antes, si es necesario) debe ser recopilada a mano, a partir de los resúmenes de revistas como los "Abstracts of Applied Entomology" o trabajos todavía más antiguos sobre historia natural regional o taxonomía de grupos particulares. Las colecciones de museos en los países donde las inspecciones todavía son conducidas son importantes fuentes de información, como los especímenes de los enemigos naturales que pueden incluir información de la cría o de alimentación.

El uso de la información a partir de registros en la literatura debe tener en cuenta algunos aspectos potenciales que afectan el significado o la calidad de los registros de la literatura, incluyendo (1) biotipos y simbioses, (2) errores, (3) información negativa, y (4) rangos de hospederos de especies relacionadas.

BIOTIPOS Y SIMBIONTES

Un problema general con la información de los registros de literatura es que la plaga o la especie de enemigo natural de interés puede consistir de una serie de poblaciones separadas biológicamente que han sido agrupadas erróneamente por su similitud morfológica. Por ejemplo, las poblaciones del helecho trepador del Viejo Mundo de diferentes partes de Queensland, Australia, difieren en si el ácaro *Floracarus perrepae* Knihinicki & Boczek puede atacar la planta o no (Goolsby *et al.*, 2006b). Similarmente, las poblaciones de la misma composición genética pueden diferir en la posesión o carencia de los simbiontes que confieren resistencia a algunos parasitoides. Por ejemplo, algunas razas de bacterias *Hamiltonella defensa* hacen que los áfido de la arveja *Acyrtosiphon pisum* (Harris) sean resistentes al braconido *Aphidius ervi* Haliday (Oliver *et al.*, 2005).

Similarmente, una especie de enemigo natural puede existir como poblaciones diferenciadas regionalmente que difieren en sus rangos de hospederos. Por ejemplo, los análisis moleculares han demostrado que el braconido *Microctonus aethiopodes* Loan, usado para el control de varios picudos de plantas forrajeras, consisten de al menos dos biotipos, uno (de Marruecos) asociado a *Sitona discoideus* Gyllenhal y el otro (europeo) a *Sitona lepidus* Gyllenhal y a especies de *Hypera* (Vink *et al.*, 2003). Ya que la raza europea era partenogenética, ambas razas podían ser empleadas en Nueva Zelanda contra diferentes plagas, sin cruzamiento genético (Goldson *et al.*, 2005). De igual forma, hay dos biotipos del parasitoide encírtido *Comperiella bifasciata* Howard, cada uno adaptado a parasitar solamente a una de dos especies de escamas cercanamente relacionadas. El biotipo de la escama amarilla de *C. bifasciata* parasita exitosamente a la escama amarilla, *Aonidiella citrina* (Coquillet) pero no se desarrolla sobre la escama roja de California, *Aonidiella aurantii* (Maskell) (Brewer, 1971) mientras que el biotipo de la escama roja hace lo contrario (Smith *et al.*, 1997).

Existen tres conclusiones importantes de la existencia de biotipos. Primero, deben desarrollarse marcadores genéticos para reconocer la identificación exacta de cualquier agente empleado, de manera que pueda ser diferenciado de especies de apariencia similar que estén presentes en el área de liberación. Segundo, los proyectos no deberían descartar una especie como prospecto de enemigo natural simplemente porque la literatura sugiere un amplio rango de hospederos. Su rango de hospederos necesita ser determinado si tales especies parecen ser potencialmente efectivas, para saber si la literatura podría no reflejar un complejo de biotipos en lugar del verdadero rango de hospederos de una sola población. Por ejemplo, una mosca dolichopódida que daña al lirio acuático en Suramérica fue de interés como control para esta maleza en los Estados Unidos y en Sudáfrica. Sin embargo, la que se creía que se alimentaba en una sola especie ocurría en algunas otras plantas de la familia Pontederiaceae, lo cual descartó su valor potencial. El estudio taxonómico cuidadoso, sin embargo, reveló la presencia de un complejo de al menos nueve especies, cinco de las cuales se alimentan del lirio acuático (Bickel y Hernández, 2004). Al menos dos de ellas, *Thrypticus truncatus* Bickel & Hernández y *Thrypticus sagittatus* Bickel & Hernández, parecen bastante específicos del hospedero y ahora están siendo consideradas como agentes potenciales del control biológico. Tercero, ya que los biotipos podrían existir dentro de una especie de enemigo natural, un proyecto debería evitar el error de evaluar el rango de hospederos de una población y después coleccionar individuos

de otra población o grupo de poblaciones para su liberación. Por ejemplo, la liberación del picudo de la melaleuca *Oxyops vitiosa* (Pascoe) fue restringido a los insectos colectados de un sólo lugar porque los de otro lugar parecían ligeramente diferentes (Madeira *et al.*, 2001).

ERRORES

Los investigadores y los administradores políticos que evalúan las solicitudes de liberación, deberían tener en cuenta que la literatura científica frecuentemente incluye algunos reportes erróneos porque el hospedero (o planta a controlar) o el parasitoide (o insecto herbívoro) fue mal identificado. Si un cierto enemigo natural está asociado con una especie en un sólo reporte, debería dársele menos credibilidad que a los registros de relaciones entre hospedero y parasitoide documentados múltiples veces. Por ejemplo, cuando fue enviada la solicitud para la liberación del picudo *O. vitiosa*, se mencionaron especímenes de museo colectados en dos lugares del interior fuera del rango normal de la planta hospedera *Melaleuca quinquenervia* (Cavier) Blake. Un revisor notó esto como evidencia de un rango de hospederos más amplio que lo indicado y no recomendó la liberación de este valioso al basarse en este reporte, el cual fue determinado posteriormente como erróneo en la literatura.

DATOS NEGATIVOS

Otra forma de usar la literatura es para identificar especies que han estado en extenso contacto con los enemigos naturales de interés pero que no son reportados en la literatura como hospederos (Nardo y Hopper, 2004). Ambas especies nativas en el área donante están relacionadas con especies de interés en las áreas receptoras y especies no nativas que pueden haber invadido o que han sido introducidas en el área donante pueden ser de interés. Por ejemplo, es probable que las plantas americanas importadas hacia Europa como ornamentales estén en contacto con insectos herbívoros en consideración para ser introducidos a Norteamérica. La carencia del ataque en Europa en tales plantas americanas, sugiere que no deberían ser atacadas en América si el agente fuera introducido. Balciunas *et al.* (1994b), por ejemplo, sacaron provecho del hecho que su laboratorio en Townsville, Australia, estaba a alguna distancia de los sitios de ocurrencia natural de *M. quinquenervia*. Sin embargo, la planta a controlar, como muchas de las plantas de interés probadas, también existía como ornamental en un estacionamiento local. Esto les dio la oportunidad de monitorear la presencia de *O. vitiosa* sobre esas plantas en forma regular. Observaron un promedio de 158 huevecillos/árbol, 108 larvas/árbol y 8 adultos/árbol sobre la planta problema pero virtualmente ninguna sobre cualquier otra de las 19 especies de Myrtaceae presentes, las cuales eran especies teóricamente bajo algún riesgo.

RANGO DE HOSPEDEROS DE LOS CONGÉNERES

¿El rango de hospederos de los congéneres de un candidato a agente de control biológico proporciona información sobre el rango de hospederos probable del agente? Para los parasitoides, el rango de hospederos de los congéneres no es muy útil porque muchos

géneros contienen especies con rangos de hospederos tanto amplios como estrechos. Por ejemplo, el género de taquínidos *Trichopoda* contiene a *T. giacomellii* (Blanchard), una especie estrechamente específica y a *T. pennipes* (Fabricius), una especie con un rango de hospederos significativamente más amplio (Huffaker y Messenger, 1976; Liljestrom, 1980). En contraste, el rango de hospederos de los congéneres de un herbívoro puede ser más informativo (p. ej., Zwölfer y Brandl, 1989; White y Korneyev, 1989). Por ejemplo, el picudo *Ceratopion basicorne* (Illiger) es de interés como un agente de control biológico de la centaurea amarilla (*Centaurea solstitialis* L.) en los Estados Unidos. Como parte de este esfuerzo, el rango de hospederos de los congéneres de este picudo están siendo investigados y colocados en un contexto filogenético (Smith, 2007) (Figura 17-1).

Known Host Plants of Close Relatives

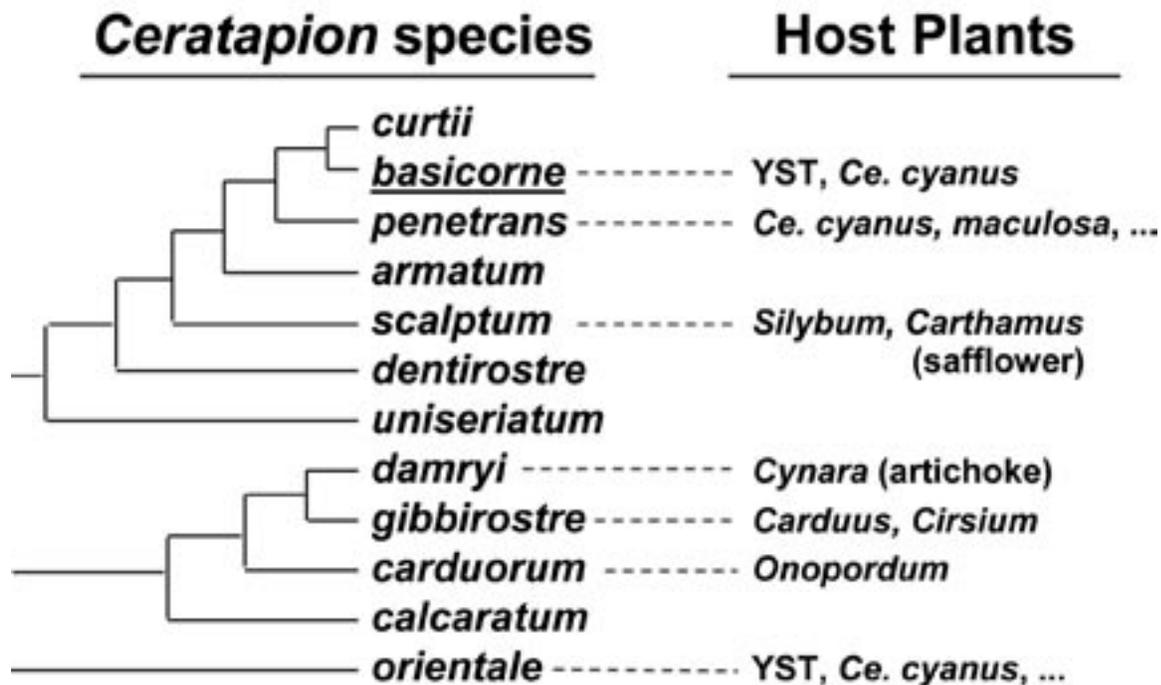


Figura 17-1. La información del rango de hospederos de parientes cercanos de un agente de control biológico puede sumarse al conocimiento del rango de hospederos probable de un agente. Aquí, el rango de hospederos de los picudos del género *Ceratopion* se presenta como un árbol filogenético para colocar al agente de control biológico, *Ceratopion basicorne* (Illiger) en un mejor contexto. (Imagen cortesía de Lincoln Smith, USDA-ARS.)

INSPECCIONES EN EL ÁREA DE ORIGEN DE DISTRIBUCIÓN

Las inspecciones en el rango nativo de distribución son estructuradas típicamente para descubrir los enemigos naturales asociados con la plaga a controlar. Sin embargo, después de hacer tales inspecciones y de escoger un candidato para la introducción, se puede inspeccionar más la región donante para determinar el rango de hospederos del agente de control. Aunque esto no indica dónde podría ser atacada una especie en particular en el país receptor propuesto, proporciona información acerca de la amplitud del rango de hospederos en la región donante. Por ejemplo, un picudo australiano de interés para el control biológico de la maleza acuática *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle se alimenta de otras 16 especies de plantas y coloca huevecillos en 11 especies en el laboratorio. Sin embargo, las inspecciones de campo conducidas en el rango nativo de las plantas mostró que el rango de hospederos era mucho más estrecho (Balcunas *et al.*, 1996).

Las inspecciones de campo en la región donante también pueden indicar los hábitats en los cuales se encuentra el agente. Por ejemplo, las inspecciones en Europa para buscar los parasitoides de una chinche mírida, han indicado en cuáles hábitat buscan huéspedes los braconidos *Peristenus digoneutis* Loan y *Peristenus stygicus* Loan (especies que están siendo introducidas a los Estados Unidos) (Kuhlmann y Mason, 2003).

Las inspecciones de campo en el rango nativo pueden ser combinadas con pruebas del rango de hospederos en laboratorio para validar la eficiencia de tales pruebas, al someter a otras especies en el país donante a las pruebas de laboratorio. El trabajo realizado en Europa sobre ocho especies de míridos seleccionadas, basadas en consideraciones filogenéticas (número de ramas en el cladograma de la familia desde los hospederos normales) junto al traslape espacial y temporal entre el hospedero normal y las otras especies de la prueba, mostraron que las pruebas de laboratorio sobrestimaban los rangos de hospederos y las tasas de ataque, en comparación con los resultados de las inspecciones de campo con las mismas especies (Haye *et al.*, 2005).

PRUEBAS DE LABORATORIO PARA ESTIMAR RANGOS DE HOSPEDEROS

Después de que los enemigos naturales han sido importados a la cuarentena del país receptor, estas especies deben ser evaluadas contra varias plantas nativas o económicamente importantes o con insectos hospederos, para predecir su rango probable de hospederos. Los métodos para hacerlo están bien desarrollados para los agentes de control biológico de malezas mientras que están en desarrollo los de los agentes dirigidos contra artrópodos plaga (ver Van Driesche y Reardon, 2004; Babendreier *et al.*, 2005; New, 2005). El trabajo se hace en las instalaciones de la cuarentena y los datos resultantes son usados para tomar la decisión de aprobar o no la liberación del agente en el medio ambiente. Existen varios aspectos en este proceso, incluyendo (1) escoger la lista de las especies a ser examinadas, (2) escoger cuál respuesta del agente se va a medir, como lo dicta en parte la biología del agente, (3) mantener animales de prueba y condiciones estándar, (4) escoger una jerarquía particular de los diseños de pruebas, e (5) interpretar los resultados.

ELABORACIÓN DE LA LISTA DE ESPECIES DE PRUEBA

Para los programas antiguos de control biológico de malezas (antes de 1960), las listas de prueba eran vistas como listas de especies de interés (la mayoría cultivos), para las que tenía que ser demostrada la seguridad de los herbívoros a ser introducidos para el control biológico. Ningún intento fue hecho para definir el rango de hospederos fundamental (según van Klinken, 2000) de los herbívoros sino, en su lugar, simplemente para asegurar la seguridad para un grupo específico de plantas. Dos resultados indeseables fueron asociados con este procedimiento. Primero, algunas plantas de la lista de prueba eran tan improbables de ser atacadas que las pruebas fueron una pérdida de tiempo y de recursos científicos humanos. Segundo, no fueron considerados los riesgos potenciales para las plantas sin importancia económica

Desde los años 1960s, se reconoció que las plantas a una distancia taxonómica en incremento de la maleza problema, estaban probablemente a un menor riesgo de ataque por un agente de control biológico de malezas. Esto ocurre porque la naturaleza fundamental de los compuestos secundarios del grupo de la planta frecuentemente es preservada en el tiempo evolutivo conforme se diversifica ese grupo de plantas. Al mismo tiempo, herbívoros especializados capaces de alimentarse sobre plantas localizaron esta diversificación con su propia evolución (Cornell y Hawkins, 2003). La relación taxonómica con la planta a controlar entonces fue una herramienta usada tempranamente para seleccionar las plantas de prueba más probables de estar en riesgo, un proceso que llega a ser llamado el método centrífugo (Wapshere, 1974a). Sin embargo, a veces existen plantas no relacionadas pero químicamente similares que también pueden estar en riesgo (p. ej., Wheeler, 2005).

Conforme esta perspectiva fue adoptada, la meta del procedimiento de prueba cambió, desde valorar la seguridad para una lista de especies *ad hoc* hasta definir los límites reales del rango de hospederos del agente de control (llamado el *rango fundamental de hospederos*). Antes de los 1990s, las especies de prueba fueron seleccionadas escogiendo representantes de cada una de las categorías en forma creciente (género, tribu, subfamilia, familia) en la jerarquía taxonómica. Ver Kuhlman *et al.* (2006a) para una revisión de los criterios de selección para las especies de prueba.

Desde los 1990s, con la llegada de las herramientas moleculares, ha habido una explosión de estudios que presentan árboles filogenéticos de grupos de plantas, basados en las secuencias de pares de bases de varios genes (Briese, 2005, 2006b). Ya que existen ahora estos árboles filogenéticos para una gran cantidad de grupos, es frecuente poder seleccionar especies de prueba basándose en el número de eventos de ramificación (en el sentido cladístico) que separa las plagas de las especies de prueba potenciales. Las especies entonces son seleccionadas de los grupos 1, 2, 3 o 4 de eventos de ramificación a partir de la especie a controlar, en lugar de los miembros del mismo género, tribu, subfamilia, etc., como se hizo previamente (p. ej., **Figura 17-2**). Sin embargo, es importante notar que la mayoría de las ramas en un cladograma tienen bajo significado estadístico y que el número de eventos de ramificación no tiene un significado absoluto. El mismo número de nodos puede denotar diferentes cantidades de distancia genética bajo algunas situaciones: (1) en árboles basados en el muestreo completo en comparación con el muestreo parcial de los taxa en los grupos, (2) en grupos con muchas especies vs grupos con menos especies, y

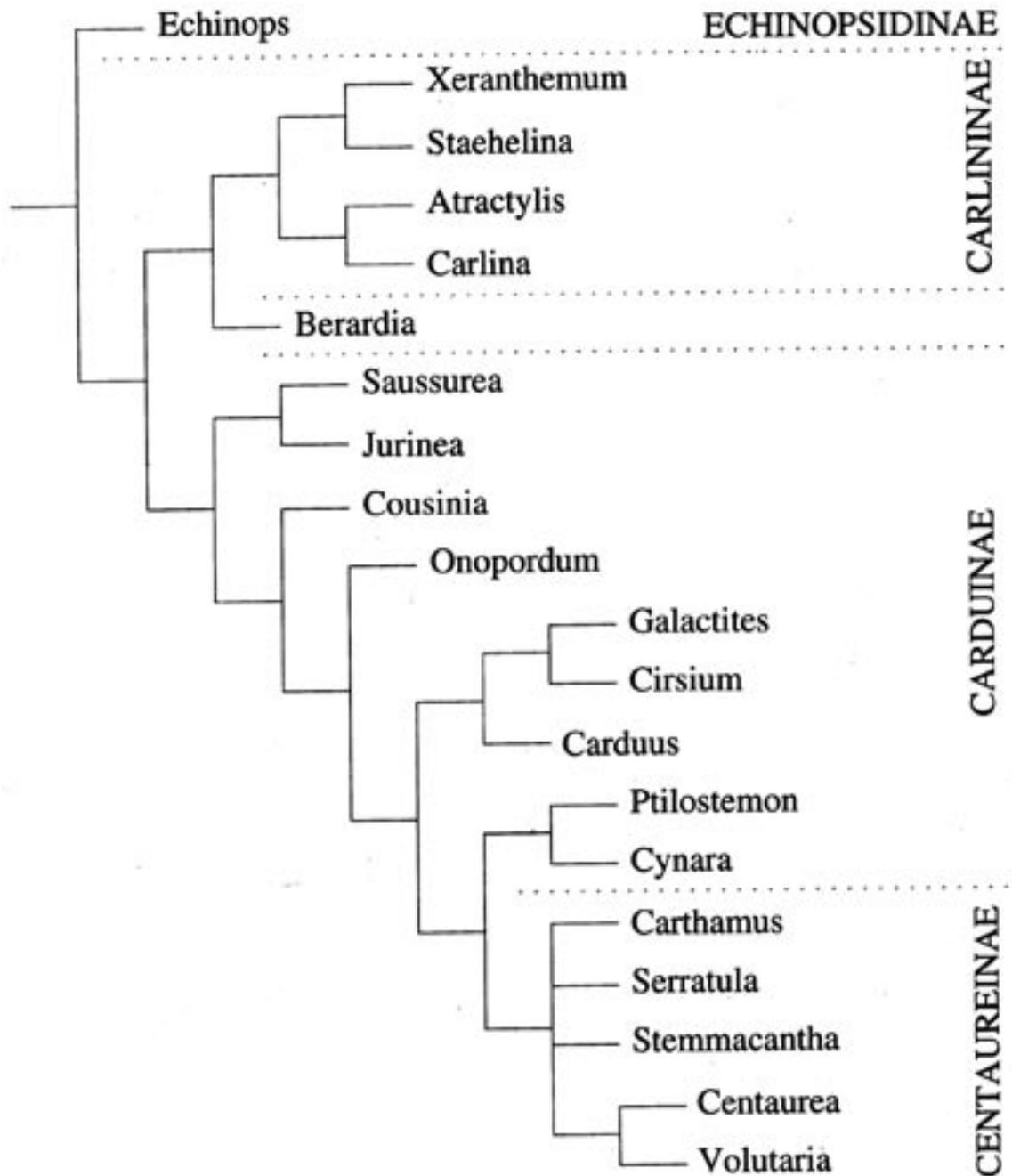


Figura 17-2. Un árbol filogenético de géneros de plantas en cuatro subfamilias, mostrando su distancia genética desde el género *Centaurea*, en el cual está localizada la plaga clave, la centaurea amarilla (*Centaurea solstitialis* L.). Usando estos árboles, ampliados para mostrar especies dentro de un género, puede usarse el número de eventos de ramificación para seleccionar con mayor precisión a las otras especies de prueba que tienen grados variables de relación con la plaga. (Imagen cortesía de Lincoln Smith, USDA-ARS.)

(3) si poblaciones de subespecies son incluidas como entidades en el árbol o no. Entonces, esta herramienta proporciona consejos para seleccionar las plantas de prueba pero no es necesariamente autoritaria. El mismo enfoque también puede ser usado para ayudar a interpretar los patrones del uso de hospederos (**Figura 17-3**).

Los árboles filogenéticos de las especies cercanamente relacionadas a la plaga son menos comunes en los proyectos de control biológico de insectos que en los de plantas, por lo que podrían no estar disponibles como herramienta para seleccionar a las especies a controlar en muchos proyectos. En tales casos, el investigador puede querer elaborar árboles para la tribu o la subfamilia en la cual reside la plaga. Si esto no es posible, las especies tendrían que ser seleccionadas con base a su colocación en la jerarquía de las categorías taxonómicas, la selección de especies del género, tribu, subfamilia, familia y orden de la plaga (Wapshere, 1974a). Heimpel (com. per.) sugiere que las secuencias del gene COI (u otros genes útiles) podrían ser usadas como medios de cuantificación del grado de relación entre la plaga y cada especie de prueba. Algunas veces puede ser necesario agregar especies de prueba adicionales si las distancias genéticas de una de las primeras

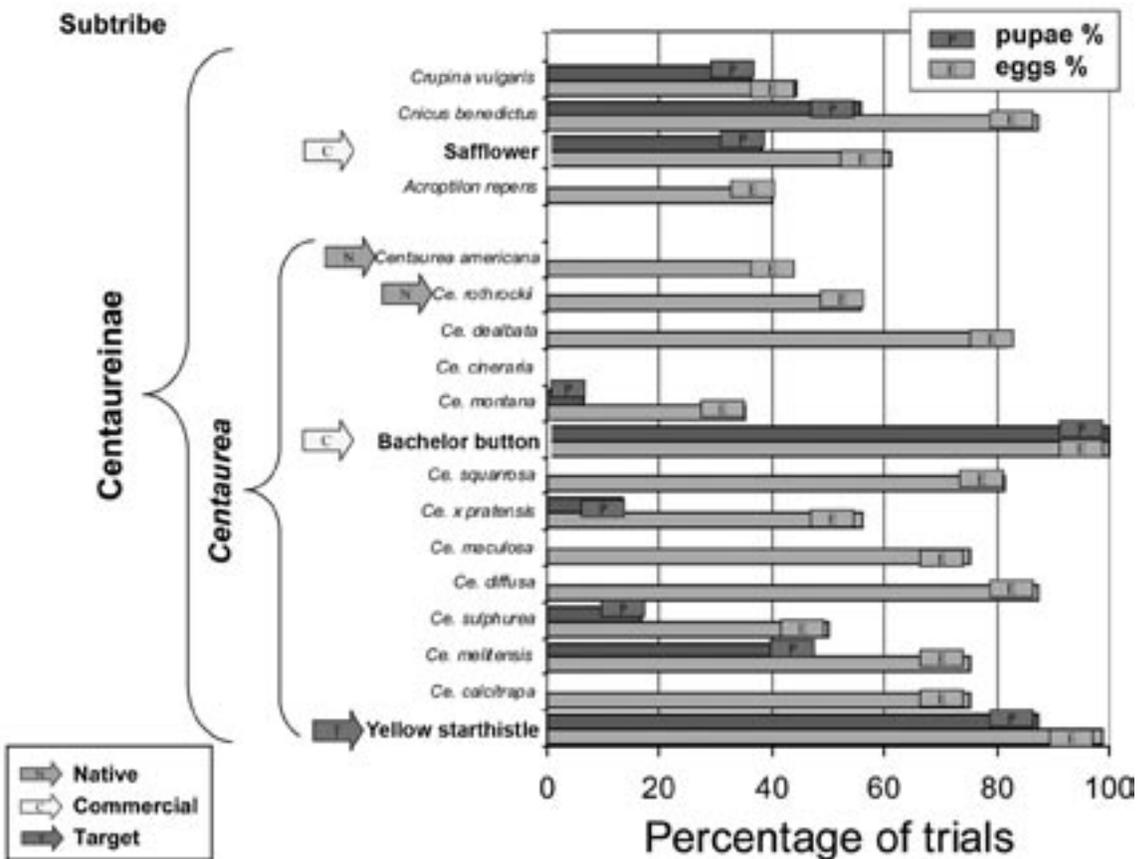


Figura 17-3. El colocar las respuestas a otras especies (diferentes a la plaga) en un diagrama filogenético puede ayudar en la interpretación de los datos. Aquí se aprecia el porcentaje de eventos que conducen a la oviposición y al empupamiento de la progenie sobre varias especies de prueba cuando han sido atacadas por *Ceratapion basicorne* (Illiger), un agente de control biológico potencial para la centaurea amarilla (*Centaurea solstitialis* L.). (Imagen cortesía de Lincoln Smith, USDA-ARS.)

selecciones prueba ser más pequeña de la supuesta, con base a su lugar taxonómico. Para el análisis después de que la prueba del rango de hospederos ha sido completada, la aceptación y/o disponibilidad de cada especie de prueba podría entonces ser graficada contra la distancia genética de cada especie desde la plaga, para determinar si la conveniencia del hospedero declina abruptamente o más gradualmente después de alguna distancia genética prescrita.

Este enfoque puede ser usado también, en principio, para seleccionar las especies de otros insectos (distintos a la plaga) como especies de prueba para definir los rangos de hospederos fundamentales de los parasitoides (Haye *et al.*, 2005). Sin embargo, a la fecha, muy pocos árboles filogenéticos están disponibles para insectos en comparación con los de las plantas. El mismo enfoque también podría ser recomendado al escoger las especies de hospederos para evaluar el rango de hospederos de los patógenos (de plantas o de insectos).

La selección de las especies de prueba debe considerar tanto la protección de las especies nativas relacionadas a la plaga clave como a los agentes de control biológico introducidos que podrían estar en el rango de hospederos del agente (Kuhlmann *et al.*, 2006a). Por ejemplo, los planes para introducir los parasitoides del picudo del repollo *Ceutorhynchus obstrictus* (Marsham) a Norteamérica, tienen que considerar a los picudos nativos relacionados con la plaga y a once especies exóticas del género ya usadas o propuestas para ser usadas como agentes de control biológico de malezas (Kuhlmann *et al.*, 2006b).

OBTENER RESPUESTAS MENSURABLES DE LOS INSECTOS

La estrategia para evaluar el rango de hospederos de un agente de biocontrol dependerá de cómo encuentra, evalúa y ataca a la plaga. En la mayoría de los casos, los hospederos son escogidos por el insecto adulto. Comúnmente, las respuestas medidas incluyen las siguientes:

(1) PREFERENCIAS DE OVIPOSICIÓN DE LOS ENEMIGOS NATURALES ADULTOS

Esta respuesta es significativa para un amplio rango de herbívoros, depredadores e insectos parasíticos. Se cree que es el estado limitante en la selección de hospederos por muchos herbívoros (excepto los que tienen larvas que deambulan). En contraste, los parasitoides pueden ovipositar en más especies que en las que sus larvas pueden desarrollarse, al menos los parasitoides internos cuyos hospederos tienen sistemas inmunes activos. Para los depredadores, la medición de la preferencia de oviposición será significativa sólo si la colocación de los huevecillos está cercanamente asociada con la presa.

(2) PREFERENCIA DE ALIMENTACIÓN DE LAS LARVAS O ADULTOS.

La preferencia de alimentación es un parámetro significativo para cualquier estado de vida que se alimente y que sea lo suficientemente móvil para tener una opción. Los adultos de algunos insectos herbívoros holometábolos (polillas, moscas) no pueden alimentarse en la planta hospedera de sus larvas mientras que los adultos de algunas especies en otros grupos como Coleoptera o Hemiptera sí lo hacen. Si tanto adultos

como larvas se alimentan, debería probarse qué tanto difieren sus opciones de alimento. Esto es cierto tanto para insectos herbívoros como para depredadores. Para las larvas, las pruebas de preferencia del alimento son significativas para las que se alimentan externamente, larvas móviles, las cuales pueden escoger. Pruebas con larvas neonatas y larvas más viejas deberían hacerse separadamente porque las larvas más viejas (con partes bucales más fuertes) pueden ser capaces de comer algunas especies que las larvas jóvenes no pueden. La preferencia de alimentación no tiene significado para los parasitoides internos o los insectos endofíticos como los minadores de hojas, para los cuales los sitios de alimentación son determinados por las opciones de oviposición de sus madres. En tales casos, el desarrollo y el crecimiento son los parámetros significativos a evaluar, dentro del rango de hospederos aceptado para la oviposición.

(3) CRECIMIENTO Y DESARROLLO LARVAL

Para todas las especies, pero especialmente para las que se alimentan internamente, la proporción de larvas que pueden completar su desarrollo exitosamente hasta el empupamiento, cuando se alimentan sobre un hospedero dado, es una medida muy significativa de la conveniencia del hospedero.

(4) OVOGÉNESIS Y CONTINUACIÓN DEL DESARROLLO

El paso siguiente en las características de la conveniencia del hospedero para el crecimiento y el desarrollo larval es medir si los insectos que maduran en un hospedero dado, son capaces de desarrollar las cantidades normales de los huevos, basándose solamente en los recursos adquiridos del hospedero por la larva o en esto más la alimentación posterior del adulto en el mismo hospedero (dependiendo del tipo de agente). Para los parasitoides, también es importante saber si la progenie criada en un hospedero mantiene una tasa sexual normal. Una extensión posterior de este grupo de pruebas de conveniencia es una prueba de continuación, en la cual el objetivo es determinar si el hospedero puede sostener una serie de generaciones del agente sin pérdida de fecundidad o de sobrevivencia.

ESCOGIENDO RESPUESTAS MENSURABLES DE LOS PATÓGENOS

Las pruebas de los patógenos de plantas se enfocan en la infectividad, basándose en la colocación artificial del inóculo (como las esporas) en los tejidos susceptibles, bajo condiciones físicas (temperatura, humedad relativa) conocidas para promover la infección en la plaga. Los resultados son medidos en términos de la frecuencia y severidad de cualquier infección resultante. Además, el curso de la infección y el grado de su impacto en la planta deben ser medidos. El mismo enfoque es utilizado para evaluar los rangos de hospederos de los patógenos de artrópodos. La principal diferencia con la evaluación de los patógenos de plantas es que para los patógenos de insectos, el único resultado común es la muerte mientras que para las plantas, hay otros posibles resultados de la infección, como la disminución del crecimiento, la deformación, la falla en la producción de semillas, etc. Atributos de los animales de prueba que deben ser estandarizados o regulados

Varios atributos de los animales que se incluyen en pruebas pueden afectar su disposición o la capacidad de comenzar comportamientos (alimentación, oviposición) que son medidos en las pruebas de estimación del rango de hospederos. Estos atributos incluyen la edad, estatus de hambre, estatus de apareamiento, contacto previo con la plaga, historia de la cría y el biotipo. La fecundación de una especie frecuentemente varía con la edad del individuo. Los parasitoides jóvenes de muchas especies, por ejemplo, necesitan tiempo para madurar los huevecillos antes de que muestren interés en los hospederos potenciales. Durante este período (o después, después de un ataque de oviposición), el comportamiento de un agente puede favorecer la alimentación sobre la oviposición si las reservas de carbohidratos se han terminado. Para los parasitoides, tanto los individuos apareados como los no apareados son capaces de atacar a los hospederos, pero sus opciones pueden diferir. Similarmente, está bien establecido que los contactos previos de un parasitoide con una especie hospedera pueden condicionarlo a preferir al hospedero conocido más que a las nuevas especies. Tal acondicionamiento puede extenderse también a la preferencia por el hospedero del cual nació. Finalmente, el biotipo de un agente formará su rango de hospederos. Para obtener resultados repetibles, todos los factores anotados deben ser considerados y traídos a condiciones estándar conforme se necesite para un sistema particular.

TIPOS DE DISEÑOS DE PRUEBAS Y SU INTERPRETACIÓN

La meta de la prueba es definir el rango de hospederos fundamental del agente (los límites determinados genéticamente para la preferencia y el desempeño) para poder predecir la especificidad de hospederos en el campo (Sheppard, 1999; Spafford-Jacob y Briese, 2003; Sheppard *et al.*, 2005; van Lenteren *et al.*, 2006b). Los diseños de pruebas son: las pruebas sin opción, con opción (en algunas variantes), continuación del desarrollo, ovogénesis y las pruebas a campo abierto.

PRUEBAS SIN OPCIÓN

En este diseño, el agente es confinado con una especie prueba a la vez. Las pruebas de alimentación larval sin opción son llamadas pruebas de hambre porque los insectos deben comer la planta de prueba (o presa) o morir de hambre. Las pruebas de oviposición sin opción son efectuadas con adultos. Este diseño fue el primer enfoque para probar los agentes de control de malezas y actualmente es usado también con insectos parasitoides o depredadores. En los 1970s y 1980s, las pruebas sin opción favorecieron cambiaron por las pruebas de preferencia (diseño de opción) para evaluar a los agentes de malezas (por ser “más naturales”) pero en los 1990s, el diseño sin opción fue usado de nuevo para incrementar la detección de otros hospederos de bajo rango (Briese, 1989b; Thompson y Habeck, 1989; Turner *et al.*, 1990; Adair y Scott 1993, 1997; Woodburn, 1993; Turner, 1994; Balciunas *et al.*, 1996; Peschken *et al.*, 1997; Scott y Yeoh, 1998, Briese, 2005). Es más probable que las pruebas sin opción detecten si una especie está dentro del rango fundamental de hospederos del agente que está siendo evaluado. Los efectos dependientes del tiempo (Browne y Withers, 2002) pueden ser detectados en los insectos en confinamiento por el incremento de los períodos sobre la planta de prueba. Las plantas o los insectos hospederos que son

aceptados, ya sea inmediatamente o después de un período moderado de hambre, son reportados como hospederos fisiológicos. El estatus de los hospederos que son aceptados después de pasar hambre en forma prolongada es debatible porque los insectos en la naturaleza probablemente podrían continuar buscando hospederos más aceptables. Las pruebas sin opción toman bastante tiempo ya que cada especie requiere de un régimen completo y separado de prueba. Los testigos positivos (exposición a la plaga problema) son necesarios para verificar que cualquier encuentro negativo con las otras especies de prueba seguramente puede ser interpretado como rechazado y no es debido a la no disponibilidad fisiológica de los individuos probados para alimentarse u ovipositar. Los testigos positivos son obtenidos al probar simultáneamente otros individuos de la misma generación o por la subsiguiente exposición de los individuos utilizados en la prueba principal con la plaga (esto último es mejor nombrado una prueba secuencial de elección). La exactitud de las pruebas de laboratorio sin opción en la predicción del rango fundamental de hospederos a ser evaluada, se hace comparando los datos de laboratorio con los patrones de ataque medidos en el campo en las mismas especies de prueba (Briese, 2005; Haye *et al.*, 2005). Un progreso real en esta área es posible durante la siguiente década.

PRUEBAS CON OPCIÓN

Aquí, las especies de prueba son presentadas al agente en grupos. Hay algunas variaciones de este diseño. Como es usado comúnmente, el agente es presentado simultáneamente, en la misma caja, con la plaga y con otras especies. Las pruebas de opción han sido usadas en dos circunstancias diferentes. Pueden ser usadas al principio de un programa de discriminación, para excluir rápidamente como no hospederos tantas especies como sea posible. La carencia de ataque sobre una especie fue interpretada implicando que una especie de prueba que no fue atacada era una especie no hospedera o una hospedera de bajo rango, sobre la cual no podría ocurrir en la naturaleza un ataque importante. Las pruebas de opción también pueden ser usadas después de una serie de pruebas sin opción para reexaminar a las otras especies que recibieron un ataque menor. Frecuentemente, las tasas de ataque sobre estas otras especies podrían ser bajas o nulas en presencia de la plaga, debido a la preferencia. La carencia de ataque, sin embargo, cuando es interpretada como indicativa del estatus de una especie como no hospedera (en lugar de sólo una hospedera de bajo rango), tiene el riesgo de dar resultados negativos falsos.

Las pruebas secuenciales de elección resuelven el problema de la preferencia del enmascaramiento del estatus de rango bajo. La plaga y las otras especies son presentadas una después de otra (A, B, A, B, A), donde A es la plaga y B una o varias especies diferentes. Este enfoque permite a cada especie ser considerada separadamente, incluyendo un testigo positivo para cada agente individual probado. Sin embargo, este diseño secuencial tiene la desventaja de que el agente está expuesto primero a la especie plaga, lo cual puede condicionar al agente, dando peso a su preferencia por la plaga. Un diseño alternativo es B, A, un largo descanso, B, A, lo cual resuelve este problema, si el tiempo entre las exposiciones (“descanso largo”) es suficiente para disipar los efectos del condicionamiento.

Una tercera variante es llamada prueba de opción sin testigo, en la cual los agentes de una fuente común seleccionados para usarse en una prueba son asignados al azar, ya sea (1) una jaula con muchas especies de plantas de prueba distintas a la plaga o (2) una jaula con sólo la plaga (p. ej., ver Heard *et al.*, 2005). La segunda jaula sirve como un testigo positivo de la lectura fisiológica de los insectos de prueba. La primera jaula separa rápidamente un grupo de plantas diferentes de la plaga, sin que los agentes estén siendo distraídos por la presencia de la planta clave (presumiblemente la hospedera de más alto rango). Este diseño, sin embargo, aunque es mejor que la prueba de opción que incluye a la maleza clave, puede aun pasar por alto los hospederos de bajo rango si estos son ignorados en la presencia de un hospedero de rango mucho más alto, siempre y cuando este hospedero sea una planta distinta a la maleza clave. Este problema puede ser resuelto más adelante repitiendo la prueba, removiendo las especies que recibieron el mayor ataque en el ciclo previo hasta que hayan sido evaluadas las especies con el rango más bajo.

PRUEBAS DE CONTINUACIÓN DEL DESARROLLO Y DE OVOGÉNESIS

Los efectos importantes sobre un hospedero distinto a la plaga clave son improbables si el agente de control no puede mantener su población solamente sobre esa especie (sin tal capacidad, los efectos indeseables podrían ser reducidos a impactos dispersos de individuos que migran desde la maleza, como ocurre durante los episodios de alta densidad sobre la maleza durante el ciclo de control inicial). Las pruebas de ovogénesis determinan si el agente puede formar huevos cuando se alimenta solamente de la especie de prueba. Las pruebas de continuación determinan si una especie puede alimentarse y reproducirse sobre la especie prueba por algunas generaciones sin reducción en la fecundidad, sobrevivencia o tamaño poblacional (Day, 1999). Buckingham *et al.* (1989), por ejemplo, encontraron que una población de la mosca *Hydrellia pakistanae* Deonier moría antes de ocho generaciones si se criaban exclusivamente en la maleza de estanque *Potamogeton crispus* L., la cual no era la maleza clave. En algunos casos, las pruebas de continuación *de facto* en otros países pueden proporcionar información valiosa en la evaluación del riesgo. En Sudáfrica, el mírido *Eccritotarus catarinensis* (Carvalho) fue liberado para control del lirio acuático *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms-Laub. En ensayos de laboratorio el mírido se alimentaba sobre *Pontederia cordata* L., una planta invasora no nativa en Sudáfrica. El mírido no pudo establecerse en poblaciones persistentes de la maleza, tanto en jaulas como en sitios donde el lirio acuático, con poblaciones del mírido, estaba adyacente a la otra maleza (Coetzee *et al.*, 2003). Estos resultados constituyen una prueba de continuación en campo y demuestran que, si la chinche fuera a ser introducida a los Estados Unidos (donde el lirio acuático es una plaga invasora pero la otra especie es una planta nativa), sería improbable que se estableciera por sí misma en ella.

PRUEBAS A CAMPO ABIERTO

Las pruebas a campo abierto han sido usadas principalmente con herbívoros, debido a la mayor capacidad de manipular las especies de prueba. Las pruebas son realizadas en exteriores, en una parcela de jardín común o en un sitio natural con la maleza clave,

donde son adicionadas las otras plantas en maceta (Clement y Sobhian, 1991; Briese *et al.*, 1995; Clement y Cristofaro, 1995; Briese, 1999). El agente puede estar presente en forma natural o es liberado artificialmente. El resultado anotado usualmente es el número de huevos colocados en cada planta de prueba. La prueba a campo abierto fue desarrollada a finales de los 1980s (p. ej., Clement y Sobhian, 1991), asumiendo que al sacar las plantas prueba y los insectos de las jaulas y al permitirles interactuar en un espacio abierto, se podrían eliminar los errores que ocurrían cuando a los insectos probados se les negaba la opción de dejar el sitio de prueba (dentro de las jaulas, cuando los insectos no pueden emigrar, a veces la oviposición se presenta sobre plantas que no se creía que fueran hospederas o aún sobre la jaula misma).

El uso de las pruebas a campo abierto requiere que las especies de interés a probar estén presentes en el país donante o que sea obtenido el permiso para importarlas. Esto es frecuentemente posible con plantas (las cuales pueden estar ya presentes a través de la importación o pueden ser importadas en forma segura para las pruebas y después ser destruidas sin escape o reproducción). Sin embargo, esto nunca es posible con los insectos porque los insectos nativos de interés para el país receptor podrían ser invasores potenciales en la región donante. Por esta razón, las pruebas a campo abierto raramente son usadas en el control biológico de insectos. Si se usan, formas congénicas del país donante son evaluadas como substitutas de las especies nativas del país receptor. Esto fue efectuado, por ejemplo, por Porter *et al.* (1995), quienes expusieron una serie de especies locales de hormigas en Brasil a fóridos parasitoides. Con este método fueron obtenidos datos que sugerían que estas moscas eran específicas de sus hospederos, al menos a nivel de género.

Las pruebas a campo abierto son pruebas de elección y pueden pasar por alto hospederos con bajo rango. Una solución parcial es el uso de “pruebas a campo abierto en dos fases” (Briese *et al.*, 2002c). Los pasos son (1) crear una parcela común de jardín que contenga la maleza clave y las otras plantas de prueba, (2) permitir a los candidatos a agentes de control biológico colonizar la parcela, (3) tomar datos sobre la alimentación y oviposición de los agentes, y después (4) matar las plantas de la maleza clave. Esto obliga a los agentes de control a cambiar y a aceptar los otros hospederos ofrecidos, emigrar o morir. Cuando este enfoque fue usado por Briese *et al.* (2002c) para cuatro especies candidatas que atacan a la maleza *Heliotropium amplexicaule* Vahl, una plaga en Australia, se encontró que tres agentes dejaron la parcela o murieron, pero una (un escarabajo pulga no identificado, *Longitarsus* sp.), cambió sus hábitos y se alimentó de la otra especie, *Heliotropium arborescens* L.

INTERPRETACIÓN DE LAS PRUEBAS

Las pruebas de opción y sin opción algunas veces pueden producir resultados opuestos (Tabla 17-1). Entre las causas probables de tal inconsistencia están (1) la preferencia de los hospederos, (2) el cambio dependiente del tiempo, y (3) la estimulación del sistema nervioso central. Además, cualquier prueba en jaulas puede ser influenciada por el confinamiento mismo, si la biología de la especie es distorsionada por el confinamiento.

Tabla 17-1. La interpretación de casos cuando los resultados de las pruebas de opción y sin opción no concuerdan (resultado negativo significa no aceptación y resultado positivo significa aceptación).

	PRUEBA DE OPCIÓN (RESULTADO NEGATIVO)	PRUEBA DE OPCIÓN (RESULTADO POSITIVO)
PRUEBA SIN OPCIÓN (RESULTADO NEGATIVO)	CASO I: ESPECIE DE PRUEBA FUERA DEL RANGO DE HOSPEDERAS	CASO II: ESPECIE DE PRUEBA FUERA DEL RANGO DE HOSPEDERAS, EL RESULTADO POSITIVO EN LA PRUEBA DE ELECCIÓN ES POSIBLE QUE SE DEBA A LA ESTIMULACIÓN DEL SISTEMA NERVIOSO CENTRAL POR OTRAS PLANTAS
PRUEBA SIN OPCIÓN (RESULTADO INMEDIATA- MENTE POSITIVO)	CASO IV-A: ESPECIE DENTRO DEL RANGO FISIOLÓGICO DE HOSPEDERAS Y PUEDE SER ACEPTADA EN EL CAMPO SI LA ENCUENTRA SOLA O ES IGNORADA SI LA ENCUENTRA EN PRESENCIA DE UNA HOSPEDERA DE MAYOR PREFERENCIA	CASO III: ESPECIE DE PRUEBA DENTRO DEL RANGO DE HOSPEDERAS
PRUEBA SIN OPCIÓN (RESULTADO POSITIVO DESPUÉS DE ALGUNOS DÍAS DE HAMBRE)	CASO IV-B: LA ESPECIE DE PRUEBA ESTÁ FUERA DEL RANGO DE HOSPEDERAS, EL RESULTADO POSITIVO EN LA PRUEBA SIN ELECCIÓN ES DEBIDO AL HAMBRE, ES POSIBLE QUE BAJO CONDICIONES DE CAMPO PROMUEVA LA DISPERSIÓN Y NO LA ALIMENTACIÓN	

PREFERENCIA DE HOSPEDEROS

Los enemigos naturales, particularmente los parasitoides, frecuentemente cambian su grado de respuesta a un hospedero después del contacto inicial con la especie. El contacto con un hospedero conocido (p. ej., una especie normalmente atacada), aumenta la respuesta a esa especie en contactos subsiguientes. Las hembras con experiencia, típicamente responden más rápido y más fuerte al hospedero normal que los parasitoides sin experiencia (ver la revisión de Withers y Barton Browne, 2004). La experiencia con un hospedero puede venir del contacto previo con el olor de un hospedero conocido o del complejo hospedero – sustrato (planta). También puede ser causado por la experiencia obtenida del hospedero en la cría, particularmente si el parasitoide emerge de un cocón o del cadáver asociado al hospedero de cría. Con los hospederos que no están familiarizados (es decir,

nuevos), la experiencia también puede cambiar la respuesta, incrementando o disminuyendo la intensidad de la respuesta posterior. En una prueba del rango de hospederos, ambas influencias pueden operar y ser difíciles de distinguir pero, en general, el control para este problema es usar agentes sin experiencia en las pruebas. El hecho más restrictivo para evitarlo, en algunos casos es la inevitabilidad de algún contacto con el hospedero de cría en muchos sistemas. Si es la plaga a controlar, esto puede distorsionar las opciones a favor del hospedero de cría. Si un agente no puede ser criado excepto sobre la especie a controlar, el mejor enfoque es tratar de controlar (a través de la disección o la remoción de las pupas del ambiente de la cría) el contacto de los adultos nuevos con los hospederos (ver Monge y Cortesoro, 1996). Los efectos de la cría de los hospederos con experiencia de los estados inmaduros, parecen ser menores.

Para los insectos herbívoros, la preferencia hacia un hospedero con rango alto en una prueba de opción, puede causar que un hospedero de rango bajo no reciba oviposición o alimentación, haciendo parecer erróneamente que no es un hospedero.

CAMBIOS DEPENDIENTES DEL TIEMPO

La respuesta de los insectos hembra a las señales asociadas con los sitios de oviposición, cambia conforme pasa el tiempo desde el último contacto con el hospedero (Barton Browne y Withers, 2002). Conforme aumenta el período de carencia del hospedero para un agente, el insecto incrementa su posibilidad de aceptar especies hospederas menos preferidas para la alimentación o la oviposición. En las pruebas de alimentación, la falta del hospedero significa el aumento del hambre, frecuentemente con el resultado que los individuos con hambre se alimentan sobre hospederos que podrían ser ignorados por insectos con niveles más moderados de hambre. En las pruebas sin opción, por ejemplo, la duración de la prueba puede ser corta o larga y puede influir en los resultados. Para detectar tales efectos, una serie de observaciones diarias pueden ser de utilidad para ver si una especie de prueba es aceptada inmediatamente o solamente después de períodos prolongados.

Con respecto a la oviposición, la carencia del de hospedero tiene un efecto directo en la cantidad de huevecillos del insecto. Si los insectos empiezan la prueba con una cantidad alta de huevecillos, el paso del tiempo sin contacto con el hospedero usual puede simplemente incrementar la posibilidad de aceptación de otro hospedero menos conocido o menos preferido. Sin embargo, si la carga de huevecillos declina con el tiempo, debido a la reabsorción o el desperdicio de huevecillos (al ovipositar en lugares al azar), entonces la respuesta a la especie de prueba también puede declinar. Algunos agentes pueden ser disectados para observar directamente la cantidad de huevecillos y determinar si permanecen estables o decrecen durante un período sin hospedero.

ESTIMULACIÓN DEL SISTEMA NERVIOSO CENTRAL

En algunos casos, si los insectos son expuestos simultáneamente a los hospederos normales y a los nuevos, los hospederos nuevos pueden recibir oviposiciones porque el contacto con el hospedero normal ha activado la conducta de oviposición. Por ejemplo, Field y Darby

(1991) encontraron que el parasitoide *Sphecophaga vesparum* (Curtis) (Ichneumonidae) ovipositó en las celdas de otra avispa (*Ropalidia plebeiana* Richards) cuando fueron colocadas artificialmente a diez centímetros de la cría de la avispa a controlar (*Vespula* spp.) pero ninguna cría de *R. plebeiana* fue atacada cuando se presentó sola en una prueba sin opción. Puede sospecharse la ocurrencia de tales eventos si el rango de hospederos aumenta en las pruebas de opción, comparado con las pruebas sin opción.

EFFECTOS DEL CONFINAMIENTO

Se acepta ampliamente que, para la mayoría de los insectos herbívoros (y probablemente para los depredadores y parasitoides también), una serie de conductas conduce a la localización y aceptación del hospedero por una hembra en búsqueda (Vet *et al.*, 1995). En la mayoría de las pruebas del rango de hospederos en laboratorio, el tamaño pequeño y la composición de las jaulas de prueba evitan al menos los primeros pasos de tales secuencias de conducta. Esto puede permitir que algunos hospederos sean atacados artificialmente en las pruebas de laboratorio si se saltan primero los pasos discriminatorios. La posibilidad e importancia de tales eventos deben ser consideradas sobre las bases de caso por caso y estarán influenciadas por la biología y el poder de dispersión del agente de control que está siendo estudiado.

EJEMPLOS DE LA ESTIMACIÓN DEL RANGO DE HOSPEDEROS

DÍPTEROS PARASITOIDES – MOSCAS FÓRIDAS QUE ATACAN HORMIGAS DE FUEGO

La hormiga de fuego roja importada (*Solenopsis invicta* Burden) invadió los Estados Unidos en los 1930s (Lennartz, 1973) y actualmente ocupa más de 300 millones de acres, desde Texas hasta Virginia (Callcott y Collins, 1996). Alcanza densidades de 1,800 a 3,500 hormigas/m² (Macom y Porter, 1996), causando un conjunto amplio de daños ecológicos y económicos, incluyendo el desplazamiento de las hormigas de fuego nativas. Un programa de control biológico clásico ha sido iniciado contra la plaga, basado en la observación de que en su rango nativo en Argentina, las densidades sólo son del 10 al 20% de las de los Estados Unidos (Porter *et al.*, 1997). Al menos 20 especies de moscas fóridas (Phoridae) atacan a esta plaga en su rango nativo pero están ausentes en los Estados Unidos. El rango de hospederos de algunos de esos fóridos (*Pseudacteon* spp.) fueron evaluados para apoyar su introducción a los Estados Unidos (Porter y Gilbert, 2004). Los insectos nativos más cercanamente relacionados a la plaga en los Estados Unidos son *Solenopsis geminata* (Fabricius) y *Solenopsis xyloni* (MacCook). Otras hormigas nativas de este género en los Estados Unidos ocurren en hábitats que son muy secos como para mantener a la hormiga de fuego invasora o son especies cuyo tamaño de la cabeza no es suficiente como para permitir el desarrollo de las moscas *Pseudacteon* que están siendo introducidas (sus larvas maduran en la cápsula cefálica del hospedero). Para ser potencialmente adecuadas como hospederas de estas moscas, las hormigas deben tener una anchura de la cabeza entre 0.4 y 1.6 mm.

La evaluación de la seguridad de los fóridos propuestos para introducción empezó con pruebas a campo abierto en Suramérica, donde se compararon las tasas de ataque sobre *S. invicta* con las tasas de ataque sobre hormigas de otros géneros y subfamilias (Porter *et al.*, 1995). Esto fue seguido por exposiciones en campo en Brasil de *S. invicta* vs *S. geminata*, donde ambas especies se presentan (Porter, 1998). Estas pruebas de campo confirmaron la literatura publicada existente de que las especies de *Pseudacteon* en estudio parasitan solamente a las especies de *Solenopsis* y que prefieren a *S. invicta* sobre *S. geminata*.

La siguiente fase estuvo basada en las evaluaciones de laboratorio efectuadas en cuarentena en los Estados Unidos. En pruebas sin opción, se compararon las tasas de las conductas de ataque y parasitismo sobre *S. invicta* vs. *S. geminata* y *S. xyloni*. Los resultados mostraron que *P. tricuspis* y *P. litoralis*, pocas veces se empeñaron en comportamientos de ataque contra estas hormigas de fuego nativas y nunca las parasitaron (Porter y Gilbert, 2004).

Las pruebas secuenciales con opción para *P. curvatus* y *P. obtusus* (Tabla 17-2), midieron la preferencia entre la plaga a controlar y las hormigas de fuego nativas porque ambas moscas atacaron algunas hormigas de fuego nativas en las pruebas sin opción. Para *P. curvatus*, 75-85% de las moscas hembra prefirieron a la hormiga de fuego importada sobre las hormigas de fuego nativas (Porter, 2000; Vázquez *et al.*, 2004). Cuando las moscas de *P. curvatus* se criaron en el laboratorio sobre *S. xyloni* retuvieron una fuerte preferencia por *S. invicta*. Similarmente, más del 95% de las moscas *P. obtusus* prefirieron a la especie inva-

Tabla 17-2. Resultados de pruebas secuenciales de opción (plaga, no plaga, plaga) para varias moscas fóridas que están siendo consideradas para su importación contra la hormiga de fuego importada (*Solenopsis invicta* Burden) en los Estados Unidos, en comparación con la especie nativa *Solenopsis geminata* (Fabricius). (Figura elaborada con datos de Gilbert y Morrison, 1997: *Environmental Entomology* 26: 1149-1154)

Pruebas secuenciales de opción con <i>Pseudacteon curvatus</i> y la hormiga de fuego nativa (<i>S. geminata</i>) vs la importada (<i>S. invicta</i>).			
Especies de mosca	No. de moscas atacantes y tasa de ataque por mosca		
	Tiempo 1 <i>S. invicta</i>	Tiempo 2 <i>S. geminata</i>	Tiempo 3 <i>S. invicta</i>
<i>P. litoralis</i>	23/23 2.33 ataques/mosca	2/23 0.34 ataques/mosca	20/21 1.11 ataques/mosca
<i>P. wasmanni</i>	18/18 3.21 ataques/mosca	2/18 3.1 ataques/mosca	8/13 3.0 ataques/mosca
<i>P. tricuspis</i>	25/25 1.91 ataques/mosca	1/25 0.04 ataques/mosca	15/21 1.17 ataques/mosca
<i>P. curvatus</i>	20/20 1.53 ataques/mosca	13/20 0.75 ataques/mosca	--

sora sobre la hormiga de fuego nativa. Estos datos indicaron que aún donde las hormigas plaga y las otras especies convivieran juntas, era probable solamente poco ataque sobre las hormigas de fuego nativas.

También se efectuaron pruebas para evaluar cualquier potencial de que *P. curvatus* llegase a convertirse en una especie molesta, revisando su atracción por objetos tales como la fruta madura, la carne cruda, la carroña o el estiércol. De más de 50 objetos probados, ninguno fue atractivo a ninguna especie de *Pseudacteon* (Porter y Gilbert, 2004).

Los estudios de campo post liberación con *P. tricuspis* (la primera especie a ser liberada) confirmaron la carencia de atracción de esta especie a los hormigueros de la hormiga de fuego nativa *S. geminata*, a las bandejas con obreras de *S. geminata*, o a cualquiera de otras 14 especies de hormigas de 12 géneros (Porter y Gilbert, 2004). En las pruebas de campo post-liberación con *P. curvatus* se encontró que unas pocas moscas fueron atraídas a *S. geminata*, pero no se observó oviposición y la atracción a *S. geminata* fue sólo de 1/20 de la tasa de atracción a *S. invicta*.

En resumen, se predijo que este grupo de parasitoides, con base en las pruebas de campo en el rango nativo de distribución y a las pruebas de laboratorio en cuarentena, atacaría solamente a especies de *Solenopsis* y mostraría una preferencia casi completa por la hormiga de fuego invasora, al ser comparada con las especies nativas del mismo género. Estas predicciones fueron verificadas posteriormente por las pruebas de campo después de la liberación.

HIMENÓPTEROS PARASITOIDES DEL PIOJO HARINOSO ROSADO DEL HIBISCO

Después de la invasión en el Caribe del piojo harinoso rosado del hibisco, *Maconellicoccus hirsutus* (Green) en 1992, un programa de control biológico clásico fue organizado en la región por CABI-BioScience. El proyecto proponía introducir al encírtido *Anagyrus kamali* Moursi, el cual había controlado previamente al piojo harinoso en Egipto (Kamal, 1951). Esta especie es un endoparásitoide primario, solitario, de los piojos harinosos de cuatro géneros (*Pseudococcus*, *Ferrisia*, *Nipaecoccus* y *Planococcoides*) (Cross y Noyes, 1995). También mata a los piojos harinosos por su alimentación en el hospedero. Las especies de los Anagyrini (la tribu a la que pertenece *A. kamali*) generalmente atacan una o unas pocas especies de piojos harinosos cercanamente relacionadas (Cross y Noyes, 1995).

Para evaluar la amplitud del rango de hospederos de este parasitoide, Sagarra *et al.* (2001) examinaron la conveniencia de otras ocho especies de piojos harinosos comunes en el Caribe (específicamente en Trinidad), en pruebas de opción y sin opción. Las especies en la prueba fueron *Planococcus citri* (Risso), *Planococcus halli* Ezzat & McConnel, *Dysmicoccus brevipes* (Cockerell), *Pseudococcus elisae* Borchsenius, *Saccharococcus sacchari* (Cockerell), *Puto barberii* (Cockerell), *Nipaecoccus nipae* (Newstead) y *Plotococcus neotropicus* (Williams & Granara de Willink). De éstas, el parasitoide fue probado en tres especies (*P. citri*, *P. halli* y *P. elisae*), pero puso huevos solamente en *P. citri* y *P. halli*. En las pruebas sin opción, 24% y 18% de los individuos de dichas especies fueron atacados, comparados con la plaga. Los estados inmaduros de los parasitoides, sin embargo, no

podieron madurar en estos otros hospederos. Por tanto, de los nueve piojos harinosos considerados, sólo la plaga a controlar fue un hospedero real de *A. kamali*, el cual fue liberado y controló a la plaga en toda la región.

ESCARABAJOS DE PREDADORES DERODÓNTIDOS QUE SE ALIMENTAN DEL ADÉLGIDO LANUDO DEL FALSO ABETO

El adélgido lanudo del falso abeto, *Adelges tsugae* Annand, es una plaga invasora seria del cicuta oriental, *Tsuga canadensis* (L.) Carrière y del cicuta de Carolina *Tsuga caroliniana* Engelm (McClure, 1991), para el cual se efectuó un programa de control biológico porque los enemigos naturales locales no evitaban la mortalidad de los árboles. Una investigación de los depredadores especializados fue llevada a cabo ya que los adélgidos carecían de parasitoides. *Laricobius* spp. (Derodontidae) son insectos especializados en adélgidos (Lawrence, 1989). *Laricobius nigrinus* Fender, especie nativa del oeste de los Estados Unidos, donde está asociada con *A. tsugae* (L. M. Humble, Can. Forest Service, datos no publicados), fue trasladada y su rango de presas evaluado. La conveniencia de seis especies como presas potenciales fue examinada, en comparación con la plaga clave (Zilahi-Balogh *et al.*, 2002). La lista de prueba consistió de dos especies del mismo género *Adelges piceae* (Ratzeburg), *Adelges abietis* (L.) y de otro adélgido, *Pineus strobi* (Hartig), los cuales se alimentan de coníferas. Las presas potenciales menos similares ofrecidas fueron dos áfidos, *Cinara pilicornis* (Hartig) y *Myzus persicae* (Sulzer) y una escama armada, *Chionaspis pinifoliae* (Fitch). De los dos áfidos, *C. pilicornis* se alimenta en coníferas mientras que *M. persicae* no lo hace. Las escamas armadas ofrecidas se alimentan de pinos.

En las pruebas sin opción (Tabla 17-3), *L. nigrinus* coloca huevos en asociación con todas las especies de prueba ofrecidas, excepto en la escama armada *C. pinifoliae*. En las pruebas de opción, la oviposición fue observada sólo cerca de las otras tres especies de adélgidos. En un experimento más largo (3 días), *L. nigrinus* colocó 51% más huevos en *A. abietis*, 43% en *P. strobi*, y 14% en *A. piceae* que en la plaga. En la plaga, 17% de los huevecillos colocados sobrevivieron para producir escarabajos adultos, pero ninguno maduró exitosamente en ninguna de las otras especies de prueba (Tabla 17-4). En resumen, el depredador *L. nigrinus* es específico de la plaga, al considerar las especies probadas. Aunque algunos huevecillos fueron depositados cerca de otras especies presa, estos no sobrevivieron.

Tabla 17-3. Oviposición de *Laricobius nigrinus* Fender sobre varias presas potenciales (adélgidos, áfidos y escamas) en condiciones de pruebas de opción y sin opción, en comparación con la oviposición en la plaga, *Adelges tsugae* Annand. (Tabla elaborada con datos de Zilahi-Balogh et al., 2002: *Biological Control* 24: 192-198).

Oviposición de <i>Laricobius nigrinus</i> (# huevecillos por hembra en 3 días)			
Especies de prueba	Prueba sin opción	Prueba de opción en la plaga	Prueba de opción en otras especies
Plaga (<i>A.t</i>)	12.2		
<i>A. abietis</i>	0.7	7.6	0.4
<i>A. piceae</i>	3.1	10.1	1.8
<i>P. strobi</i>	7.9	12.3	2.3
<i>C. pilicornis</i>	0.2	12.4	0
<i>M. persicae</i>	0.0	9.8	0
<i>C. pinifoliae</i>	0.1	17.5	0

Tabla 17-4. Desarrollo y sobrevivencia de los estados inmaduros de *Laricobius nigrinus* Fender en varios Hemiptera ofrecidos como presas, en comparación con la plaga, *Adelges tsugae* Annand. (Tabla elaborada con datos de Zilahi-Balogh et al., 2002: *Biological Control* 24: 192-198).

Sobrevivencia de los estados vitales de <i>Laricobius nigrinus</i> en una presa seleccionada			
Especies de prueba	Alcanzaron el cuarto estadio larval	Puparon	Emergieron como adultos
Plaga (<i>A.t</i>)	58%	19%	17%
<i>A. piceae</i>	11%	0%	0%
<i>P. strobi</i>	7%	0%	0%
<i>A. abietis</i>	0%	0%	0%
<i>C. pilicornis</i>	0%	0%	0%
<i>C. pinifoliae</i>	0%	0%	0%

COCCINÉLIDOS DEPREDAADORES Y LA ESCAMA ACOJINADA ALGODONOSA EN LAS ISLAS GALÁPAGOS

La escama acojinada algodonosa (*Icerya purchasi* Maskell) es un margaródido polífago que (Hale, 1970) ha invadido 15 de las Islas Galápagos (Causton, 2004), donde causa daño a 62 plantas nativas o endémicas, de las cuales seis están en peligro. La entidad de autoridad del parque comisionó un estudio de la propuesta de introducción del coccinérido especializado *Rodolia cardinalis* Mulsant para suprimir al invasor. Se cree que esta mariquita es nativa de Australia y ha sido liberada en más de 60 países para el control de la escama acojinada algodonosa, donde frecuentemente ha logrado un control eficiente.

Para evaluar los riesgos potenciales de este depredador para los insectos de las Galápagos, se investigó el rango de hospederos de *R. cardinales*, en relación con los insectos de las Galápagos. Se evaluaron los rangos de hospederos, tanto de adultos como de larvas. Ya que los insectos de prueba deseados frecuentemente requerían de plantas endémicas de islas específicas, fue construido un laboratorio de cuarentena para llevar a cabo el estudio. Además, una vez que la mayoría de los insectos prueba no pudieron ser criados, fueron colectados en campo. Esto presentó una complicación ya que, en algunos casos, los individuos probados posteriormente fueron encontrados parasitados y los resultados de la prueba fueron descartados. Finalmente, por las condiciones de sequía, algunas especies de prueba deseadas no pudieron ser localizadas en números adecuados. Como sustituto, en algunos casos, fueron usados insectos invasores que pertenecen a importantes grupos de prueba (familias). La lista de prueba final incluía al margaródido nativo solamente de Galápagos (*Margarodes similis* Morrison), así como también cualquier especie enlistada en la literatura como presa de cualquier especie de *Rodolia* (o si no estaba disponible, de especies relacionadas) y cualquier especie de las Galápagos que fuera morfológicamente similar a *I. purchasi* o que fuera capaz de vivir en la proximidad de *R. cardinalis*.

Veinte registros de presas específicas para *R. cardinalis* fueron localizados, lo cual sugiere que el rango de presas incluía a los Margarodidae, Pseudococcidae, Diaspididae, Dactylopiidae y quizás Aphididae. Dada esta amplitud, 14 Coccoidea y tres áfidos de las Galápagos fueron considerados como presas potenciales. Además, algunos depredadores nativos fueron incluidos para buscar si había depredación intragremial. Las pruebas con larvas de *R. cardinalis* fueron conducidas con 16 especies de nueve familias. La alimentación ocurrió solamente en el margaródido nativo, *M. similis*, y solamente después de que emergiera de su quiste de cera protectora. La larva, sin embargo, no pudo completar el desarrollo en esta presa, muriendo en una semana. En todas las demás presas, las larvas murieron en 1 o 2 días.

Se probaron adultos de *R. cardinales*, usando individuos con o sin experiencia de alimentación anterior sobre la plaga. Seis especies (de cinco familias) fueron probadas con escarabajos sin experiencia y ocho especies (de seis familias) con escarabajos acondicionados. Tanto los escarabajos acondicionados como los que no tenían experiencia, se alimentaron sobre los *M. similis* que habían emergido de los quistes. Sin embargo, los escarabajos adultos de *R. cardinalis* no fueron capaces de romper los quistes cerosos de *M. similis* y no cavaron en el suelo, donde vive este margaródido que se alimenta de raíces. Ninguna alimentación fue observada, directa o indirectamente, sobre las otras especies. Ninguna

especie de prueba, incluyendo *M. similis*, estimuló la oviposición de *R. cardinalis*. Con la excepción de dos piojos harinosos, el tiempo de sobrevivencia del adulto de *R. cardinalis* no fue mayor sobre este otro margaródido que en agua sola.

En resumen, se concluyó que esta especie no era una amenaza para los insectos nativos del parque y fue liberada. Las evaluaciones de su impacto sobre la escama acojinada algo-donosa y la recuperación de las plantas nativas afectados todavía no ha ocurrido.

INSECTOS HERBÍVOROS – UN INSECTO DE LAS AGALLAS DE LA MELALEUCA

De las muchas agallas sobre *M. quinquenervia* en Australia, un tipo es causado por la invasión del ápice del tallo por una mosca específica del hospedero (*Fergusonina turneri* Taylor; Diptera: Fergusoninidae) y un nemátodo mutualista (*Fergusobia quinquenerviae* Davies & Giblin-Davis). Los nemátodos son llevados por las moscas hembra y son depositados simultáneamente con los huevos de las moscas en las yemas susceptibles. Los nemátodos inmediatamente empiezan a inducir la formación de agallas mientras que la eclosión de las larvas de las moscas es retrasada. El tejido nutritivo de las agallas es aprovechado por las larvas en el tiempo en que eclosionan los huevecillos de las moscas, y la alimentación por las larvas de las moscas aumenta el desarrollo de las agallas.

Los estudios moleculares han demostrado que estos organismos se han especializado dentro de las Myrtaceae y que cada par de especies han evolucionado en una dependencia cercana, una sobre otra, y en una sola especie de planta hospedera (Davies y Giblin-Davis, 2004; Giblin-Davis *et al.*, 2003; Scheffer *et al.* 2004; Taylor, 2004). Por tanto, esta combinación mutualista parece ideal para el control biológico de *M. quinquenervia* ya que como la formación de agallas en las puntas de los tallos detiene el crecimiento indeterminado del ápice del tallo, entonces evita la producción de flores y de semillas en los ejes afectados. Esto podría reducir posiblemente el enorme potencial de regeneración de *M. quinquenervia*, el cual es responsable de su éxito como maleza invasora.

La estrategia de prueba para estos dos agentes, involucró determinar si *F. turneri* podría o no (a) depositar huevecillos y nemátodos en las yemas de las plantas prueba, o si intentaría hacerlo, (b) escoger las yemas de otras especies vegetales, cuando las yemas de melaleuca no estuvieran disponibles, o (c) completar su desarrollo sobre otras especies. Las pruebas se enfocaron en la oviposición, la cual es el estado crítico para la selección de hospederos de estas especies. El estado susceptible del desarrollo de yemas fue determinado y las plantas de prueba fueron podadas para inducir la formación de yemas. Las moscas fueron colocadas en jaulas sobre los tallos cuando las yemas alcanzaron el estado apropiado. Algunos tipos de pruebas fueron realizados: (a) pruebas de oviposición sin opción en tallos cortados, (b) pruebas de oviposición de opción múltiple con y sin melaleuca, usando tallos cortados, (c) pruebas de oviposición de dos y cuatro opciones en cortes, (d) pruebas de desarrollo sin opción en plantas completas y en ramas de plantas en macetas, y (e) pruebas de desarrollo de dos opciones con plantas en macetas. Ocho especies de mirtáceas nativas que son ornamentales cercanamente relacionadas, fueron probadas en la Florida bajo condiciones de cuarentena. Además, unas pocas especies no relacionadas fueron probadas principalmente para oviposición, el cual es el estado crítico en la selección de hospederos. Las agallas fueron producidas solamente en *M. quinquenervia*.

nervia como se pronostico en los estudios de campo, por lo que el permiso para la liberación fue solicitado y aprobado.

ÁCAROS HERBÍVOROS EN EL HELECHO TREPADOR DEL VIEJO MUNDO

El helecho trepador del Viejo Mundo (*Lygodium microphyllum*) es un invasor perjudicial en el Parque Nacional de los Everglades en la Florida (Estados Unidos), el cual tiene el potencial de afectar drásticamente este crítico ecosistema. Es particularmente dañino para los manglares de las islas, los cuales alojan a la mayoría de la biodiversidad de la región. Muchos de los árboles de las islas están ahora densamente cubiertos con esta planta desenfrenada, lo cual ha resultado en cambios drásticos en la estructura y en la composición de las comunidades naturales. *L. microphyllum* ocupa un amplio rango a través de los trópicos del Viejo Mundo. Uno de los agentes de control biológico potenciales de interés es el ácaro eriofido *F. perrepae*, el cual se alimenta sobre las hojillas del helecho, causando que las orillas se enrollen y se desarrollen agallas. El ácaro aparentemente ha desarrollado linajes locales, tanto que ha llegado a ser importante para identificar el origen de la planta en la Florida como para estudiar la raza correcta del ácaro. A través del análisis de ADN, se descubrió que la población en la Florida probablemente se originó en el norte de Queensland o en Papúa Nueva Guinea (Goolsby *et al.*, 2006b). Los ácaros colectados en la Península de Cape York se desarrollaron bien sobre el material vegetal de la Florida mientras que se desarrollaron pobremente sobre helechos del sur de Queensland, y vice-versa (Goolsby *et al.*, 2006b).

Las pruebas de hospederos de *F. perrepae* enfatizaron sobre las especies de *Lygodium* de Norteamérica y los neotrópicos, así como las especies nativas de helechos del sureste de los Estados Unidos. El ácaro es un organismo diminuto, de cuerpo suave, que fue tan difícil de manejar que Goolsby y sus colegas (Goolsby *et al.*, 2004b, 2005b,c) desarrollaron un sistema único para determinar el rango de hospederos. Las esporas fueron germinadas y los helechos esporuladores fueron colocados en pequeñas macetas de tamaño de un dedal. Diez ácaros fueron transferidos cuidadosamente a una hojilla esporuladora individual, usando una sola pestaña. El tejido joven esporulador fue óptimo para el desarrollo del enrollamiento de las hojas, por lo que fueron usadas para la selección inicial sin opción. *Floracarus perrepae* se desarrolló normalmente en el genotipo de la Florida de *L. microphyllum*. También hubo un modesto desarrollo en *Lygodium palmatum* (Bernhardi) Swartz, nativo de Norteamérica. Sin embargo, las pruebas de temperatura mínima letal y del estrés al frío, revelaron que el ácaro probablemente podría no establecerse en áreas más al norte, donde se encontró a *L. palmatum*. Hubo también un desarrollo menor en otras seis especies de helechos pero el enrollamiento de las hojas fue inducido sólo en las especies de *Lygodium*, con un enrollamiento completo común sólo en *L. microphyllum*. Estas otras seis especies que exhibían desarrollo como esporuladoras fueron probadas de nuevo como plantas maduras. *Floracarus perrepae* se desarrolló sólo sobre *L. microphyllum*, en ambas pruebas de opción y sin opción con estas plantas. Goolsby *et al.* (2004b, 2005b, c) concluyeron que *F. perrepae* era específica de *L. microphyllum* y que sería poco o ningún riesgo para los helechos nativos o cultivados en Norteamérica y Suramérica. Esta especie ahora ha sido aprobada para liberarse en los Estados Unidos.

EVALUACIÓN DE RIESGOS

La conclusión de una evaluación del rango de hospederos de un nuevo agente y de cualquier efecto indirecto que podría ser evidente es conducir una evaluación del riesgo concerniente a los costos potenciales y a los beneficios de su liberación en un país o región receptora en particular, siendo guiada por una conducta ética (Delfosse, 2005). Un resultado podría ser rechazar inmediatamente las liberaciones del agente, basándose en un rango de hospederos obviamente muy amplio o en tasas de ataque significativas sobre especies de prueba valiosas (e.g., Cristofaro *et al.*, 1998; Heard *et al.*, 1998; Haye *et al.*, 2006). Salvo esto, deben ser comparadas las ganancias y las pérdidas asociadas con la acción.

La evaluación del riesgo (ver Wan y Harris, 1997; Andersen *et al.*, 2005; Dhileepan *et al.*, 2005; Wright *et al.*, 2005; van Lenteren y Loomans, 2006; y Bigler y Kölliker-Ott, 2006 para ejemplos y principios) empieza por identificar cualquier riesgo implícito en los datos de prueba, tomando en cuenta cualquier factor mitigante de la geografía, clima u otro aspecto que podría actuar para cambiar los riesgos en el campo. Este riesgo podría entonces ser balanceado contra el daño actual causado por la especie invasora y proyectado hacia el futuro por cualquier dispersión o impacto sinérgico o acumulativo. Los riesgos relativos de estos dos eventos son comparados para determinar si las liberaciones pudiesen posiblemente ser un mejoramiento neto del bien público, tanto en términos de resultados económicos como ecológicos. Este proceso debe determinar quien se beneficia y quien se afecta y si cualquier riesgo es inaceptable. En general, los riesgos de los agentes de control biológico deberían ser juzgados por estándares similares aplicados a otras categorías de introducciones de especies exóticas.

CAPÍTULO 18: EVITANDO LOS IMPACTOS INDIRECTOS EN OTROS ORGANISMOS

Los *efectos directos del control biológico a otros organismos* son aquéllos en los que el agente de control biológico ataca especies nativas, como podría ocurrir, por ejemplo, cuando un insecto para el control biológico de malezas se come una planta nativa o cuando un parasitoide liberado ataca a un insecto nativo. Los efectos indirectos a otros organismos, en contraste, se originan cuando el agente influye en las relaciones entre las especies dentro de la red alimenticia de la plaga (Holt y Hochberg, 2001; Pearson y Callaway, 2005). Los efectos indirectos no están previsiblemente basados en la estimación del rango de hospederos del agente de control biológico. En su lugar, la anticipación de efectos indirectos requieren del conocimiento sobre cómo las nuevas especies interactuarán con otras especies en la comunidad en la cual serán establecidas (para una revisión del potencial de métodos de predicción, ver Messing *et al.*, 2006).

En este capítulo, se discuten primero los tipos de interacciones indirectas previstas por la teoría. En segundo lugar, se cuestiona si se puede predecir la eficiencia de un agente ya que, teóricamente, los efectos indirectos importantes solamente ocurren si la densidad de los enemigos naturales permanece alta por períodos prolongados de tiempo (un resultado no asociado con el éxito de control biológico, sino mas bien con los agentes que se multiplican pero que no suprimen a la plaga). Finalmente, se discute como y hasta que punto a los proyectos de control biológico deberían requerirse el predecir y evitar efectos indirectos.

TIPOS DE EFECTOS INDIRECTOS POTENCIALES

Se han descrito tres tipos de efectos indirectos que podrían afectar las consecuencias de la introducción de un agente biológico: (1) reemplazo ecológico, (2) respuesta compensatoria, e (3) interacciones en la red alimenticia (Pearson y Callaway, 2005).

REEMPLAZO ECOLÓGICO

El reemplazo ecológico se presenta cuando una plaga introducida reemplaza a una presa o a una especie vegetal nativa como alimento o refugio para una especie animal nativa. Las plantas invasoras, por ejemplo, aunque generalmente son competidoras perjudiciales para las plantas nativas (y por tanto también dañan a los herbívoros especializados dependientes de las plantas), pueden llegar a ser el hábitat o alimento para animales nativos. En

tales casos, un programa de control biológico exitoso contra las especies invasoras de las que dependen especies nativas, podría eliminar alimentos esenciales o el refugio para las especies nativas.

En Nueva Zelanda, algunos weta (*Deinacrida* spp.) en vía de extinción utilizan las áreas con la planta invasora *Ulex europaeus* L. (Stronge *et al.*, 1997) como hábitat. Los sitios con esta maleza espinosa protegen a los weta de la depredación de las ratas introducidas. Las aves nativas también se benefician a veces de las plantas introducidas. En el suroeste de los Estados Unidos, un proyecto de control biológico contra los árboles de cedro salado invasores (*Tamarix* sp.) condujo a la preocupación por una ave en peligro, el atrapamoscas del sauce del suroeste, *Empidonax traillii extimus* (Phillips), el cual coloca sus nidos en áreas con *Tamarix*. Anteriormente, esta ave anidaba en árboles ribereños del álamo de Virginia, los cuales fueron desplazados por los de *Tamarix*. Para impedir cualquier carencia potencial de sitios de anidación, se ha desarrollado un plan para iniciar los esfuerzos del control biológico lejos de las áreas de anidación y la replantación de los árboles de álamo de Virginia para proveer sitios de anidación que pueden ser usados cuando disminuyan los árboles de *Tamarix*.

Para evitar esta clase de efecto de reemplazo ecológico, debe preguntarse si cualquier especie nativa ha llegado a ser altamente dependiente para alimento o hábitat de la plaga propuesta para ser controlada. La dependencia, no sólo el uso, es un aspecto clave. Si los recursos originales utilizados por las especies nativas antes de la invasión de la plaga aun son abundantes, entonces la reducción de la especie invasora que sirve como un hospedero adicional no será fundamentalmente perjudicial. Pueden hacerse muestreos de sitios con malezas o poblaciones de insectos plaga en la zona receptora, antes de que el proyecto de control biológico sea iniciado, para identificar el uso significativo por las especies nativas.

Una complicación adicional se presenta cuando una población nativa consume una especie invasora pero no la controla. En tales casos, la especie invasora puede ser una influencia positiva sobre una especie nativa en particular (el depredador) pero una influencia negativa sobre otras especies nativas que pudiesen padecer más depredación por las poblaciones más grandes de dicho depredador nativo.

RESPUESTAS COMPENSATORIAS

El interés aquí es si el ataque de un agente de control biológico podría tener el efecto contrario de hacer a una maleza invasora más competitiva, no menos, con las plantas nativas. Este resultado es teóricamente posible porque algunas plantas responden a la defoliación incrementando su desarrollo o la reproducción (p. ej., Wan *et al.*, 2003). Sin embargo, ningún ejemplo claro ha documentado tal resultado, debido a la introducción de un agente de control biológico de una planta invasora.

INTERACCIONES DE LA RED ALIMENTICIA

Las especies invasoras y las nativas pueden compartir especies que las utilizan, las cuales pueden ser agentes de control biológico introducidos. Por ejemplo, en Norteamérica el parasitoide introducido *Cotesia glomerata* (L.) ataca la mariposa invasora *Pieris rapae* (L.)

y a especies nativas como *Pieris napi oleracea* Harris (Benson *et al.*, 2003). Las reducciones resultantes en las especies nativas superficialmente parecen ser por competencia, pero realmente son impactos mediados en la red alimenticia llamados *competencia aparente* (Figura 18-1) y son causados por el parasitoide. La mariposa plaga soporta altas densidades del parasitoide, el cual entonces ataca a la mariposa nativa. Ver Veen *et al.* (2006) para una revisión sobre competencia aparente.

Las interacciones mediadas por la red alimenticia incluyen el *enriquecimiento de la red alimenticia* (Figura 18-2), en el cual un enemigo natural introducido llega a ser un recurso para organismos nativos, permitiendo el incremento de sus poblaciones y consecuentemente el incremento de su impacto. Por ejemplo, el tefrítido *Mesoclanis polana* Munro es un agente de control biológico de malezas que ha sido adoptado como hospedero por parasitoides nativos en arbustos australianos infestados por el objetivo de *M. polana*, la maleza *Chrysanthemoides monilifera* ssp. *rotundata* (L.) (Willis y Memmott, 2005). (Ver también el ejemplo del ratón de la centaurea manchada discutido en el Capítulo 12).

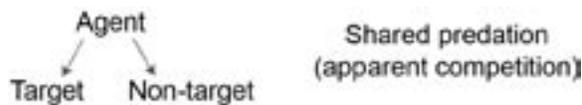


Figura 18-1. Cuando una plaga y otra especie comparten un enemigo natural común introducido, la interacción es llamada *competencia aparente* porque parece haber un efecto negativo de la plaga directamente sobre la otra especie. (Según Lynch *et al.*, 2002 en Wajnberg *et al.* (Eds.). *Evaluating Indirect Ecological Effects of Biological Control*, CABI Publishing, con permiso.)

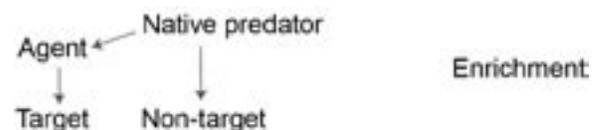


Figura 18-2. Cuando el alimento o el suministro de hospederos de un enemigo natural nativo se incrementa porque puede utilizar a un enemigo natural introducido a través de depredación intragremios, el impacto del depredador nativo en su presa normal puede aumentar o disminuir. Esta condición es llamada *enriquecimiento*, porque desde el punto de vista del depredador nativo, el suministro de alimento ha sido incrementado. (Según Lynch *et al.*, 2002 en Wajnberg *et al.* (Eds.). *Evaluating Indirect Ecological Effects of Biological Control*, CABI Publishing, con permiso.)

Un importante efecto que algunos enemigos naturales podrían tener en la red alimenticia, es la toxicidad directa para los organismos que los consumen. La mosca sierra de la melaleuca, *Lophyrotoma zonalis* Gagné, estuvo entre los agentes estudiados en la Florida (Estados Unidos) para su posible introducción contra la maleza del árbol de melaleuca. Sin embargo, una revisión del riesgo que presentan ciertas toxinas de la larva de esta mosca sierra encontró este riesgo que, aunque bajo, no fue aceptable y el agente no fue introducido. Los investigadores de control biológico temían que las aves cantoras hambrientas que arriban a la Florida después de la migración de primavera, pudiesen ser envenenadas si devoraban larvas tóxicas, aunque las pruebas de laboratorio con aves saludables que comieron el mismo alimento no fueron afectadas (para los detalles, ver el Capítulo 16). Las toxinas son una característica identificable de un enemigo natural cuya importancia puede factiblemente ser evaluada.

¿PUEDE EL RIESGO DE LOS IMPACTOS INDIRECTOS SER REDUCIDO AL PREDECIR LA EFICIENCIA DEL ENEMIGO NATURAL?

La teoría de la ecología de las comunidades predice que las nuevas especies con poblaciones densas son más probables de causar impacto indirecto en las redes alimenticias locales que las especies raras (Holt y Hochberg, 2001). Esto sugiere que los agentes de control biológico exitosos poseen poco riesgo (porque después de ser reducido la densidad de la plaga, la cantidad del agente también declina). Se ha sugerido que el riesgo más grande puede estar asociado con los agentes parcialmente efectivos que se establecen, llegan a ser comunes y que entonces permanecen abundantes porque ellos fallan al suprimir la densidad de la plaga. Por tanto, si la eficiencia probable de un agente pueda ser predicha, cuando varios agentes están disponibles simultáneamente para liberación, podría ser menos riesgoso proceder con la especie predicha para ser más efectiva, esperar para ver si controla a la plaga y luego proceder con otras especies solamente si es necesario.

Sin embargo, el enfocarse en la eficiencia como una herramienta para reducir los riesgos de efectos indirectos, presenta algunos problemas. Primero, es muy difícil de predecir la eficiencia en campo de los estudios de laboratorio. Segundo, los agentes son descubiertos, revisados para conocer su seguridad, y son aprobados para liberación en líneas de tiempo independientes. Raramente está disponible al mismo tiempo, un grupo completo de información sobre todos los agentes potenciales. Aún para los casos en los cuales un conocimiento extenso esté disponible para todos los agentes potenciales, incluyendo las indicaciones de cuáles son probables que sean más eficientes, la estrategia anterior podría necesitar mantener en reserva algunas especies por años. ¿Podrían ser mantenidas estas especies en colonias de laboratorio donde probablemente pueden perder su calidad? ¿o podrían ser recolectadas posteriormente en el campo, lo cual puede ser difícil o puede requerir de otra ronda de pruebas de hospederos porque la nueva colección podría diferir del envío original? Tercero, existen casos claramente documentados en los cuales algunos agentes de control que trabajan juntos han suprimido a la plaga mientras que ninguno pudo por separado. Esto es especialmente cierto con los agentes de control de malezas. En tal caso, no hay un mejor agente para identificar. Finalmente, la separación de agentes ya sucede durante los muestreos de enemigos naturales, de manera que la mayoría de los agentes dañinos son frecuentemente descubiertos antes y escogidos para un trabajo inicial adicional.

La predicción de la eficiencia de un agente de control biológico a partir de datos de laboratorio es inherentemente difícil porque al hacerlo así se requiere de conocer cómo interactuará una población (el agente) con otra población (la plaga) en un ambiente exterior que es probable que sea diferente al ambiente en que el agente fue colectado. Los efectos de predecir la eficiencia de los enemigos naturales por necesidad son algo diferentes para los agentes dirigidos contra insectos plaga que contra malezas. Los indicadores de la eficiencia de los agentes han sido bastante discutidos para los insectos plaga (Turnbull y Chant, 1961). Además, algunas predicciones informales acerca de la probabilidad de la eficiencia de los agentes se presenta en cada proyecto de control biológico porque la mayoría considera el grado de correspondencia climática, la disponibilidad del hospedero y la biología favorable mostrada por los agentes candidatos. Una gran cantidad de atributos han sido sugeridos como indicadores de un “buen” agente de control biológico, incluyendo tiempo de generación corto (en rel-

ación con la plaga, Kindlmann y Dixon, 1999), alta fecundidad, buena capacidad de búsqueda y respuesta dependiente de la densidad positiva (de la población del agente, y por tanto, no fácilmente medida en laboratorio (ver el Capítulo 10). Este tipo de información ha sido usada para excluir a los prospectos pobres.

Froud y Stevens (1997) citaron las tasas más altas de incremento de los parasitoides *Thripobius semiluteus* Boucek en relación con el trips invasor *Heliothrips haemorrhoidalis* (Bouche) como una característica que sugiere que podría ser efectiva la importación de este parasitoide a Nueva Zelanda. Sin embargo, aunque esta puede ser una condición necesaria, esta característica sola no es suficiente para la eficiencia pues una pobre capacidad de búsqueda o la mortalidad desproporcionada del agente (en relación con la plaga) durante una estación climática desfavorable, o un período en que los hospederos persisten en un estado inatacable, pueden dejar fácilmente a este enemigo natural como ineficiente. Por ejemplo, *Gonatocerus ashmeadi* Girault en Tahití (una localidad con un clima benigno continuamente) rápidamente controló a la chicharrita de alas cristalinas *Homalodisca coagulata* (Say) (Grandgirard *et al.*, 2006) pero no ha sido capaz de hacerlo en California, principalmente por las interrupciones estacionales en la disponibilidad del hospedero (Hoddle, no publicado). También cuando los agentes y las plagas están realmente interactuando, la tasa reproductiva de la plaga será disminuida por la presencia del enemigo natural.

Una característica de importancia que ha sido usada en esta manera, es el tamaño relativo de la tasa intrínseca de incremento de la plaga y de las poblaciones de enemigos naturales (Kindlmann y Dixon, 1999). Los agentes dirigidos contra insectos plaga que pueden reproducirse serán favorecidos en su respuesta numérica, una característica identificada como importante por la teoría de control biológico de insectos (ver el Capítulo 10).

En el control biológico de insectos, la preocupación sobre la predicción de la eficiencia del agente se ha enfocado en la posible interferencia, si varios agentes fueron liberados simultáneamente. ¿Será que los agentes liberados reducen el impacto potencial de la “mejor” especie o quizás la especie más efectiva pudiese dominar de tal forma que la supresión total de la plaga fuese maximizada? Huffaker & Kennett (1969) analizaron algunos casos de control biológico y concluyeron que la liberación múltiple de especies como una estrategia no disminuyó el control de la plaga. Sin embargo, en ese tiempo, ellos no se preocuparon por los efectos sobre otros insectos ni tampoco en los costos de evaluar el rango de hospederos de muchas especies. Si estos factores hubiesen sido problemáticos, la “mejor” estrategia de liberación pudiese haber sido más estructurada, con liberaciones dispersas a través del tiempo, iniciando con la especie que se creyó podía tener el potencial más grande para suprimir a la plaga. Ehler (1995) tomó este enfoque posteriormente para escoger cuál especie liberar contra la escama oscura *Melanaspis obscura* (Comstock) en robles en California. De las 11 especies de parasitoides encontradas sobre la escama en Texas (parte del rango nativo de distribución), cuatro especies contaban con >90% de todo el parasitismo, pero una de ellas era un hiperparasitoide. Del grupo de 11 especies, 3 se excluyeron porque eran hiperparasitoides, 4 porque no estaban descritas, teniendo pendiente la información sobre su biología, y otra más fue excluida porque ya estaba presente en California. Esto dejó sólo tres especies para su posterior consideración. La más especializada de estas tres, *Coccophagoides fuscipennis* (Girault) fue la menos abundante y no fue seleccionada para su introducción. Una especie fue eliminada porque no podía ser criada fácilmente en laboratorio. Por último, las liberaciones fueron realizadas con la especie

restante, *Encarsia aurantii* (Howard), la cual era la más abundante, siendo un parasitoide invasor exótico que había llegado a ser dominante en el complejo de parasitoides de la escama oscura en Texas. Esta especie controló exitosamente a la plaga en California. Este enfoque fue un intento para reducir un complejo de especies a través de la eliminación y la identificación de la especie que fuera “mejor” para la introducción. La opción tomada en este caso puede haber limitado el riesgo de efectos indirectos, pero puede haber incrementado el riesgo de los efectos directos porque la mayoría de las especies de hospederos específicos disponibles no fue escogida y la especie introducida tiene un amplio rango de hospederos. Esto ilustra algunos de los intercambios prácticos y teóricos inherentes a la selección de agentes para el control biológico de insectos.

Otro enfoque al problema de “predecir” la eficiencia, es evaluar el desempeño de los enemigos naturales en jaulas de laboratorio antes de su liberación y después medir qué tan bien predicen los resultados el impacto en el campo. Este enfoque es factible para las plagas que se crían bien en plantas pequeñas que son posibles de ser colocadas en jaulas y en sistemas como el de las moscas blancas, en los cuales tanto los hospederos como los parasitoides tienen múltiples generaciones de corta duración. Goolsby *et al.* (2005a) comparó el éxito después de la liberación de los impactos de la preliberación en jaulas de varias especies de parasitoides y de las poblaciones liberadas en el oeste de los Estados Unidos para el control del biotipo “B” de *Bemisia tabaci* Gennadius. Concluyeron que la correspondencia climática y las evaluaciones pre-liberación predijeron el éxito de las liberaciones.

Los modelos para los parasitoides y sus hospederos también han sido explorados como una forma de predecir cuáles parasitoides o sus combinaciones podrían ser más valiosas para la introducción (Pedersen y Mills, 2004). Godfray y Waage (1991) usaron este enfoque para predecir, “después del hecho”, cuál de los dos parasitoides disponibles para la liberación en el oeste de África para controlar el piojo harinoso del mango (*Rastrococcus invadens* Williams), hubiese sido el más efectivo. La predicción, sin embargo, nunca fue completamente probada porque la primera especie liberada controló la plaga (Bokonon-Ganta y Neuenschwander, 1995). Mills (2005) utilizó un punto de vista más amplio y usó un modelo estructurado de los estados de la polilla de la manzana *Cydia pomonella* (L.) en California, para evaluar cuál de los estados de vida podría ser más vulnerable para especies adicionales de parasitoides, en términos del impacto de la tasa de incremento de la población de la plaga (r_m). Resultaron ser el segundo estado larval o el cocón los estados deseables para ser controlados. Los criterios para la selección de los parasitoides fueron entonces que las especies que atacaran uno de esos estados del hospedero, causaran más de un 30% de parasitismo en el rango nativo de la plaga, y no tuvieran potencial para interacciones antagónicas con otras especies de parasitoides. Basado en estos criterios, Mills sugirió que *Mastrus ridibundus* (Gravenhorst) era la especie más prometedora para la introducción. La liberación de esta especie parece haber causado un parasitismo alto en los cocones de la polilla de la manzana (hasta del 70%) y alguna reducción en el daño en huertos de nogal de Castilla en California (Mills, 2005).

En contraste con los esfuerzos para identificar parasitoides o depredadores eficientes en el control biológico de insectos, la evaluación de la probable eficiencia de nuevos agentes de control de malezas se ha enfocado principalmente en la evaluación pre-liberación del impacto *per capita* de los agentes. Para los agentes de control biológico de malezas, McClay y Balciunas (2005) sugirieron que $\text{impacto} = \text{rango} \times \text{abundancia} \times \text{impacto per capita}$. Ellos

sugirieron que se pueden medir estos atributos al tomar en cuenta la fecundidad, el número de generaciones y la disponibilidad de la planta hospedera como indicadores para predecir la abundancia, y la correspondencia climática como un indicador para predecir el rango. Un enfoque empleado ha sido el uso artificial del daño a las plantas (impuesto por la investigación en el laboratorio) para determinar los tipos de daño que afecten más fuertemente a las plantas. El argumento general radica en usar este enfoque antes de la prueba de especificidad de hospederos (ver Raghu y Dhileepan, 2005 para la discusión de algunos casos donde se ha seguido este enfoque). Aún cuando son de valor potencial, han sido reconocidos casos en los que el daño mecánico no simuló los efectos del daño del insecto (p. ej., Schat y Blossey, 2005).

Una evaluación de laboratorio del impacto *per capita* del tefrítido *Parafreutreta regalis* Munro al ser liberado contra la hiedra del Cabo (*Delairea odorata* Lemaire), demostró que esta mosca tenía efectos importantes sobre el desempeño de la planta bajo las condiciones de prueba (Balciunas y Smith, 2006). Sin embargo, los autores de este libro afirman que representar tales evaluaciones del impacto *per capita* como predictores verdaderos de impacto en campo es erróneo. En efecto, aunque sean urgentes los méritos de la evaluación temprana del impacto *per capita* de un agente, McClay y Balciunas (2005) reconocen que los parasitoides y depredadores locales de los herbívoros introducidos podrían cambiar la abundancia esperada de un agente de control biológico de malezas en formas impredecibles. Ellos consideraron la predicción de la abundancia post liberación (basada en pruebas de laboratorio preliberación) como “muy difíciles”. Sin embargo, afirman que el efecto *per capita* podría ser medido relativamente fácil en el laboratorio o, en algunos casos, podría ser evaluado en el país de origen usando pruebas de campo manipulativas. Balciunas y Burrows (1993) usaron insecticidas para tratar de evaluar el impacto de los insectos australianos en plántulas de *Melaleuca quinque-nervia* (Cav.) Blake. Goolsby *et al.* (2004a) usaron una prueba de exclusión de acaricidas para valorar el impacto de los ácaros *Floracarus perrepae* Knihinicki & Boczek sobre *Lygodium microphyllum* (Cav.) R. Br. en Australia. Un agente que no tiene un impacto *per capita* alto bajo las condiciones ideales de las pruebas de laboratorio, probablemente podrá ser una especie ineficiente en el campo, a menos que alcance densidades extremadamente altas, lo cual podría pasar. Por el contrario, algunos agentes que no tienen impactos altos *per capita* en las pruebas de laboratorio, pueden fallar en ser eficientes por razones tales como una pobre adaptación al clima local o por el ataque por enemigos naturales locales. A la fecha, no parece haber ningún caso de selección de agentes basado en tales predicciones, seguido por la evaluación de resultados de campo en relación con las predicciones. Con el tiempo, el poder de este enfoque para predecir la eficiencia en campo llegará a ser más claro, conforme estén disponibles más grupos de datos de preliberación y postliberación.

