

## 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

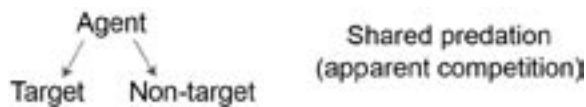
El interés aquí es si el ataque de un agente de control biológico podría tener el efecto contrario de hacer a una maleza invasora más competitiva, no menos, con las plantas nativas. Este resultado es teóricamente posible porque algunas plantas responden a la defoliación incrementando su desarrollo o 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

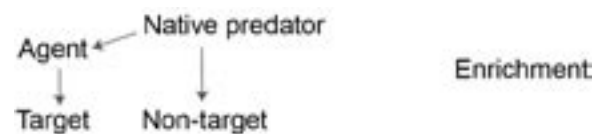
Las especies invasoras y las nativas pueden compartir especies que las utilizan, las cuales pueden ser agentes de control biológico introducidos. Por ejemplo, en Norteamérica el parasitoide introducido *Cotesia glomerata* (L.) ataca la mariposa invasora *Pieris rapae* (L.)

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.