

SECCIÓN VII. MIDIENDO EL IMPACTO DE LOS ENEMIGOS NATURALES SOBRE LAS PLAGAS

CAPÍTULO 19: ESTABLECIMIENTO DE LOS ENEMIGOS NATURALES EN EL CAMPO

El establecimiento de los enemigos naturales en el campo es un paso crítico del control biológico clásico porque sin él no hay posibilidad de dispersión y consecuentemente no hay impacto. Las liberaciones pueden fallar por muchas razones, algunas de las cuales están relacionadas con el agente, otras con el sitio o comunidad receptora y algunas con las técnicas usadas. Además, pueden ser liberados pocos agentes o la liberación puede ser mal manejada (Beirne, 1985; Hågvar, 1991). Beirne (1975) encontró que las tasas de establecimiento más altas de parasitoides y depredadores en Canadá fueron asociadas con grandes liberaciones en sitios ecológicamente simples, semi-aislados. Ninguna evidencia fue encontrada de que la cría masiva incrementara las tasas de establecimiento. Sin embargo, una colonia criada en masa facilita las liberaciones en un gran número de sitios, lo cual puede acelerar el impacto de los programas dirigidos contra plagas con rangos geográficos grandes y puede permitir que los proyectos sobrevivan a los reveses de los eventos oportunistas. Las liberaciones también pueden fallar si la comunidad receptora carece de algunos componentes bióticos esenciales, tales como un hospedero requerido para la hibernación o si los enemigos naturales locales atacan al agente liberado en una tasa alta.

LIMITACIONES DEL AGENTE DE CONTROL O DE LA COMUNIDAD

RECEPTORA

Las características biológicas inadecuadas del agente de control o la falta de correspondencia entre el agente y la comunidad receptora pueden ser causas significativas del fracaso en su establecimiento. Estas incluyen (1) agentes incapaces para sobrevivir en el clima local, (2) parasitoides o depredadores con una preferencia inadecuada para atacar a la plaga en su planta hospedera, (3) agentes de control de malezas que adquieren enemigos naturales nativos en la comunidad receptora que los reducen en número, (4) agentes pobremente sincronizados con la fenología de la plaga en el nuevo rango de distribución, o (5) agentes que carecen de un hospedero alternante esencial.

Cuando sea posible, las limitaciones biológicas de los agentes pobres deberían ser reconocidas y evitadas escogiendo especies o biotipos mejor adaptados. Sin embargo, los problemas arraigados en la comunidad receptora, como el ataque a los enemigos naturales por depredadores, parasitoides o hiperparasitoides locales, son predecibles solo en forma general y no pueden ser evitados.

ADAPTACIÓN AL CLIMA Y A LA ESTACIONALIDAD DEL PAÍS RECEPTOR

Para sobrevivir en un área nueva, un agente de control debe ser capaz de sobrevivir a los extremos físicos de calor y frío, humedad y sequía del sitio donde sean liberados. Además, los agentes deben responder apropiadamente al ambiente al (1) emerger en sincronía con el hospedero o el estado atacable de la planta y (2) entrar en diapausa, si se requiere, en la época apropiada. En general, las introducciones son más exitosas si los enemigos naturales vienen de áreas donantes con climas similares al área receptora (Messenger *et al.*, 1976) aunque algunos agentes han sido transferidos exitosamente entre climas muy diferentes (ver p. ej., Bustillo y Drooz, 1977). Existen pocos estudios reales de la importancia de la región donante como indicadores del establecimiento. Sin embargo, existen ejemplos contrarios: para dos insectos de Argentina liberados en Australia contra el mezquite (*Prosopis* spp.), el clima de la localidad de colecta no indicaba el éxito del establecimiento en al menos uno de los agentes (una polilla Gelechidae, *Evippe* sp #1), la cual ha llegado a estar ampliamente establecida pero que desarrolló las poblaciones más altas en localidades significativamente más cálidas que su rango nativo (van Klinken *et al.*, 2003).

Los factores climáticos que se supone son importantes para el establecimiento incluyen en los extremos de temperatura y humedad, los efectos de patrones de lluvia estacional sobre la disponibilidad de hospederos y plantas hospederas, y el fotoperíodo. Las suposiciones iniciales, sin embargo, pueden ser erróneas y fallar en la identificación correcta del aspecto del clima que realmente restringe el establecimiento de un organismo. Cuando el escarabajo tortuga *Gratiana spadicea* (Klug) (Coleoptera: Chrysomelidae) no pudo establecerse en algunos sitios de gran altitud en Sudáfrica, se culpó a los fríos inviernos. Sin embargo, estudios posteriores demostraron que el factor limitante fue la baja humedad (<57% HR), la cual afectó a los huevecillos del escarabajo (Byrne *et al.*, 2002).

Los mapas climáticos o los datos meteorológicos computarizados pueden ser usados para mapear similitudes entre regiones y para ayudar en forma directa en la colecta en el extranjero en las áreas con climas similares a las áreas donde se intenta liberar (Yaninek y Bellotti, 1987; ver Capítulo 14). Sin embargo, los estudios directos en campo de las tasas de ataque de los enemigos naturales sobre la plaga, en algunas localidades que varían en el clima, pueden revelar información importante acerca de la amplitud similar de la tolerancia ecológica climática poseída por el agente. Goolsby *et al.* (2005b), por ejemplo, al estudiar el ácaro eriófido *Floracarus perrepae* Knihinicki & Boczek en Australia, Nueva Caledonia e India, fueron capaces de predecir que el clima en la localidad receptora destinada (sur de Florida, EU) no sería un impedimento para su establecimiento.

Los agentes que toleran el clima de la región aún pueden fallar si el clima local induce una sincronía pobre con el estado crítico de su hospedero o si el agente no es estimulado para entrar en diapausa en el tiempo justo. Por ejemplo, una población de la avispa braconídea *Cotesia rubecula* (Marshall) colectada en British Columbia (Canadá) entra en diapausa cuando la longitud del día es menor de 15 a 16 horas (Nealis, 1985). Esto induce la diapausa a fines de agosto, lo cual es razonable, dado el comienzo inminente del otoño frío y húmedo. Cuando esta raza fue trasladada a Missouri (cerca de 12 grados de latitud más al sur) (Puttler *et al.*, 1970), la sensibilidad a esta longitud del día causó que el parasitoide entrara en diapausa a principios de septiembre, cuando el promedio de

temperatura era $>15^{\circ}$ C. Ahora se reconoce que la sobrevivencia de este parasitoide es baja si es expuesto a tales temperaturas mientras está en diapausa. Como consecuencia, el establecimiento en Missouri fracasó. Otra población, colectada en Beijing, China, fue liberada posteriormente en Massachusetts. Estas localidades están a dos grados de latitud de diferencia y el parasitoide se estableció fácilmente (Van Driesche & Nunn, 2002).

El clima puede causar que un agente potencialmente efectivo falle si se afecta la sincronía con el hospedero. En Nueva Zelanda, el picudo de la semilla *Apion ulicis* (Forster) introducido no pudo ejercer el impacto máximo sobre la maleza *Ulex europaeus* L. porque la diapausa reproductiva ocasionó una pobre sincronía con las semillas de la planta. En Nueva Zelanda, el picudo emergió después que la mayoría de las semillas de primavera y estuvo disponible solamente para atacar las semillas del verano. Esta incompatibilidad ocurrió porque la planta en el nuevo hábitat producía semillas dos veces por año, en lugar de una sola vez como en Europa. Aunque realmente no se estaba evitando el establecimiento, esta incompatibilidad redujo significativamente la eficiencia del agente (Cowley, 1983). Similarmente *Rhinocyllus conicus* (Frölich) se estableció en menor proporción sobre *Carduus acanthoides* L. que sobre *Carduus nutans* L., debido a la pobre sincronización entre la floración de *C. acanthoides* y la oviposición del escarabajo (Surlis y Kok, 1977).

Finalmente, la tolerancia climática del agente y la de la plaga podrían sobreponerse sólo parcialmente, tanto que un agente puede no estar disponible en algunas localidades donde la especie invasora es una plaga. El picudo *Perapion antiquum* (Gyllenhal), por ejemplo, es efectivo contra *Emex australis* Steinheil en Hawaii pero no es de utilidad en Australia porque las áreas donde este picudo podría establecerse son físicamente distantes y climáticamente diferentes de las áreas donde *E. australis* causa problemas, para las cuales el agente de control está pobremente adaptado (Scott, 1992).

INCAPACIDAD PARA PARASITAR A LA PLAGA EN SU PLANTA HOSPEDERA TÍPICA

Las características de la planta como la composición química, textura de la hoja, pubescencia y arquitectura de la planta pueden afectar la capacidad de los parasitoides y de los depredadores para atacar a hospederos que de otra forma estarían disponibles (e.g., Elsey, 1974; Keller, 1987). Si un agente de control es colectado en la planta hospedera principal de la plaga, la disponibilidad de la planta hospedera está probablemente asegurada. Sin embargo, si el parasitoide o depredador es colectado de la plaga en una planta diferente, entonces pueden originarse problemas si la planta donante y la planta del área receptora afectan en forma diferente a los agentes exóticos o a la sobrevivencia de los estados inmaduros. Por ejemplo, el parasitoide *Habrolepis rouxi* Compere es capaz de atacar y desarrollarse bien en la escama roja de California, *Aonidiella aurantii* (Maskell) en cítricos pero si el mismo insecto se alimenta en la palma de Sagú *Cycas revoluta* Thunb., la planta le causa un 100% de mortalidad a los estados inmaduros del parasitoide (Smith, 1957).

GRADO DE ATAQUE POR ENEMIGOS NATURALES LOCALES

Los enemigos naturales liberados en programas de control biológico pueden ser atacados por especies locales. Por ejemplo, los cocones de *C. rubecula* (un braconido liberado contra la polilla del repollo, *P. rapae*) son atacados por hiperparasitoides en Virginia, EU, y esto puede haber contribuido a su fracaso para establecerse permanentemente en ese lugar (McDonald y Kok, 1992).

Los insectos herbívoros liberados contra malezas pueden ser atacados por parasitoides generalistas y por los depredadores presentes en la región receptora, un proceso que ha sido llamado *interferencia biótica*, la cual es un componente de la resistencia biótica (Goeden y Louda, 1976). Los ejemplos incluyen (1) el ataque sobre la mosca de las agallas de lantana *Eutreta xanthochaeta* Aldrich por *Diachasmimorpha tryoni* (Cameron), un parasitoide introducido para controlar tefrítidos que atacan frutas (Duan *et al.*, 1998); (2) el ataque sobre el escarabajo *Galerucella californiensis* L. por la chinche mirida *Plagiognathus politus* Uhler (Hunt-Joshi *et al.*, 2005) y (3) el ataque sobre la mosquita de las agallas de la hierba esqueleto *Cystiphora schmidti* Rubsamen por el parasitoide pteromárido *Mesopolobus* sp., en el estado de Washington (EU) (Wehling y Piper, 1988).

Si los ataques son triviales o si reducen completamente la eficiencia del agente de control biológico varía enormemente. Entre los agentes de control biológico de malezas en Sudáfrica (Hill y Hulley, 1995), 40 de 62 especies fueron atacadas en algún grado por parasitoides nativos. Los agentes que estuvieron pobremente ocultos, como los endofitos (como los minadores de hojas) frecuentemente fueron más atacados que los que estaban expuestos. Los minadores de hojas y los ácaros introducidos atraen típicamente a parasitoides y depredadores generalistas, por ejemplo el ácaro *Tetranychus lintearius* Dufour, el cual fue atacado después de su liberación en Oregon (EU) por varios fitoseídos, incluyendo *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot (Pratt *et al.*, 2003). Sin embargo, no está claro si el grado en el cual falla en establecerse se deba a dicho ataque porque esta interacción es un evento breve que es raramente el objetivo de la investigación.

CARENCIA DE HOSPEDEROS ALTERNOS ESENCIALES EN LA COMUNIDAD

RECEPTORA

Algunas localidades receptoras físicamente favorables pueden carecer de componentes bióticos esenciales para el establecimiento de las nuevas especies. El parasitoide eulófido *Pediobius foveolatus* (Crawford) no puede sobrevivir al invierno en la plaga objetivo *Epilachna varivestis* Mulsant (Coleoptera: Coccinellidae) porque requiere una especie que inverne como larva (no como un adulto, como lo hace *E. varivestis*) (Schaefer *et al.*, 1983). Como en Norteamérica no se encuentra ningún hospedero con dicha biología, *P. foveolatus* no se estableció.

MANEJO DE SITIOS DE LIBERACIÓN

Las poblaciones pequeñas de enemigos naturales son vulnerables al disturbio y a los eventos fortuitos. Para minimizar el potencial de interrupción, los sitios de liberación deberían ser escogidos para proporcionar al enemigo natural suficientes insectos hospederos o plantas para su alimentación, y ser manejados para proteger el sitio de los plaguicidas, fuego, inundaciones o la destrucción deliberada. El criterio de selección del sitio sería menos importante si puede hacerse un gran número de liberaciones porque la pérdida de unos pocos sitios sería insignificante. Las liberaciones podrían ser hechas en varios sitios a través del rango de climas locales y de los hábitats ocupados por la plaga, para descubrir el tipo de localidad en la que el enemigo natural esté mejor adaptado.

El aumento de las poblaciones de los hospederos, si se requiere, puede ser alcanzado por la liberación de artrópodos hospederos de crías de laboratorio o para los agentes de control de malezas, por la siembra o la fertilización (Room y Thomas, 1985). El manejo de los sitios de liberación para otros propósitos puede estar en proceso, como la quema de pastizales. En tales casos, será importante descubrir cómo tales prácticas podrían afectar el establecimiento o la persistencia de los agentes de control (Fellows y Newton, 1999). Los sitios de liberación no deben ser asperjados con plaguicidas y deberían ser dejados sin cosechar, si esta labor puede destruir la parcela. En el caso de los agentes contra malezas, los sitios de liberación no deberían ser cortados o asperjados con insecticidas o herbicidas, a menos que las aplicaciones de herbicidas ayuden al agente a atacar a la planta. Si el hábitat crítico es un cultivo a corto plazo, una serie de plantaciones del cultivo espaciadas en el tiempo pueden estabilizar al cultivo (y a la plaga) en un período largo. Los sitios de liberación seguros, con mínimo acceso al público, podrían ser escogidos para minimizar el disturbio físico. Deberían elaborarse acuerdos claros que describan el manejo del sitio, junto con el propietario o el encargado del sitio de liberación.

CALIDAD DE LA LIBERACIÓN

La calidad de una liberación para el control biológico puede ser afectada por (1) el número de individuos liberados, (2) su diversidad genética, salud, nutrición y estatus de apareamiento, (3) el acondicionamiento previo al hospedero, (4) la protección adecuada durante el transporte, y (5) la elección apropiada del estado de vida por liberar.

NÚMERO LIBERADO

Es más probable que un agente se establezca si es liberado en números grandes, en muchos sitios y en varios años seguidos (Beirne, 1975; Memmott *et al.*, 1998, 2005; Grevstad, 1999b; Clark *et al.*, 2001). Para algunas especies, la liberación de más insectos por sitio no es lo mejor, habiendo un mínimo necesario para ser liberado (Center *et al.*, 2000). Un número más grande de liberaciones por sitio, sin embargo, puede acortar el tiempo que lleva a un agente para alcanzar los niveles que causen impactos visibles sobre la plaga (p. ej., De Clerck-Floate *et al.*, 2005). En ausencia de información específica, las liberaciones de algunos cientos de individuos por sitio son probablemente razonables. Una vez que

se obtiene experiencia específica con un enemigo natural en particular, puede definirse el número mínimo de liberaciones por sitio que se deba hacer.

EL ESTADO FÍSICO Y LA SALUD DE LOS AGENTES DE CONTROL

Los enemigos naturales usados para una liberación necesitan estar en buena salud al tiempo de las liberaciones, libres de infecciones de patógenos, bien alimentados, apareados (si son liberados los adultos), además de tener una amplia representación de las características genéticas de la población original de campo que fue la fuente para la cría.

La salud genética de los enemigos naturales realmente liberados afecta significativamente el resultado de una liberación (Hopper *et al.*, 1993). Hufbauer y Roderick (2005) revisaron las vías por las cuales la microevolución afecta el éxito y la seguridad del control biológico. Existen algunos problemas potenciales, los más importantes son (1) los efectos del fundador, (2) la deriva, (3) la depresión por endogamia, y (4) la selección a las condiciones del laboratorio (Roush, 1990a). *Los efectos del fundador* se refieren a la falla en la colecta inicial en incluir una representación adecuada de la variación genética de la especie. La evidencia de que esto ha afectado el resultado del control biológico es poca, pero ciertamente podría ocurrir. Los análisis moleculares de la diversidad de haplotipos entre poblaciones de agentes de control biológico en localidades donantes y receptoras ahora hace posible cuantificar dichos efectos (Hufbauer *et al.*, 2004). *La deriva* se refiere a la pérdida de la variación mientras está en la cría, debida al proceso aleatorio conduciendo a la pérdida de algunos alelos. Esto es un problema principalmente cuando el tamaño de la colonia es muy pequeño (<100 individuos). Sin embargo, la *endogamia* y la *selección para la adaptación a las condiciones del laboratorio* son frecuentes, son eventos progresivos de preocupación durante la cría en laboratorio de un enemigo natural. El deterioro genético puede ocurrir cuando los agentes son criados durante algunas generaciones en laboratorio (como es típicamente necesario para el ensayo de la especificidad de hospederos) (Center *et al.*, 2006) (Figura 19-1).

La cría en laboratorio selecciona por la sobrevivencia en un ambiente artificial. La endogamia, aunque en general es indeseable, puede ser usada como una herramienta para evitar tal adaptación. Ya que las aisladas mantenidas como colonias de cría separadas presentan menor diversidad genética, responderán menos a la selección para las condiciones de laboratorio. Pero colectivamente, un grupo de tales colonias todavía preserva toda la diversidad genética de la colonia fundadora original. Un beneficio adicional de muchas líneas de cría separadas es un mejor control de enfermedades porque es probable que la contaminación sea limitada a sólo una parte de la

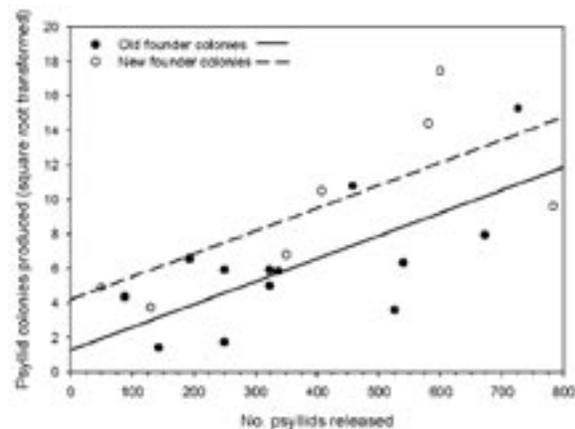


Figura 19-1. La evidencia de alguna pérdida de la calidad genética se ve en las tasas más bajas del crecimiento de población del psílido de la melaleuca (*Boreioglycaspis melaleucae* Moore) después de su liberación en la Florida, si los insectos fueron tomados de una colonia de laboratorio más vieja, en comparación con una colonia establecida recientemente (Según Center *et al.*, 2006: *Biological Control* 39: 363-374.)

colonia. En general, es ventajoso liberar poblaciones en los sitios de campo tan rápidamente como sea posible, pero desafortunadamente, esto es ahora posible en muy pocos casos. Para conservar la diversidad en las crías de laboratorio, las crías deberían ser tan grandes como sea posible y ofrecer un ambiente tan natural como sea posible, incluyendo la necesidad de dispersarse, localización de la pareja y encontrar al hospedero. La selección genética puede continuar después de la liberación, conforme las nuevas poblaciones sean seleccionadas para el ambiente en el país receptor, permitiendo posiblemente un mejor desempeño a través del tiempo (Hopper *et al.*, 1993).

Los individuos sanos son esenciales para el establecimiento exitoso. La cría debe ser mantenida con números óptimos de hospederos para promover la salud del agente de control. Los enemigos naturales deberían ser criados en los estados más preferidos de sus hospederos para asegurar que la descendencia se desarrolle adecuadamente y que no se reduzca su longevidad y fecundidad. A los adultos se les debe ofrecer agua y, para muchas especies, una fuente de carbohidratos como la miel de abeja, antes de la liberación. La cópula antes de la liberación es muy deseable. Las jaulas grandes y la luz natural pueden necesitarse para estimular el cortejo y la cópula en algunas especies de enemigos naturales.

ACONDICIONAMIENTO AL HOSPEDERO

Muchos insectos muestran un incremento en la respuesta a sus hospederos después de un contacto inicial con ellos. Consecuentemente, los individuos usados en las liberaciones deberían tener oportunidades de alimentarse u ovipositar en la plaga. Para muchos organismos esto pasará naturalmente en la cría. Para organismos criados en hospederos alternantes, la exposición al hospedero puede ser arreglada en el laboratorio antes de su liberación. Los entomopatógenos cultivados en medios artificiales pueden perder patogenicidad hacia la plaga, la cual puede ser restablecida si el patógeno es cultivado por una generación en la plaga, inmediatamente antes de la liberación.

PROTECCIÓN DURANTE EL TRANSPORTE AL SITIO DE LIBERACIÓN

Durante el transporte al sitio de liberación, los agentes de control deben ser colocados en recipientes aislados para prevenir el sobrecalentamiento. Si el transporte o envío requiere más de unas pocas horas, también deben tener agua y, posiblemente, alimento. Se debe evitar la baja humedad excesiva durante el envío. Las liberaciones deben tomar lugar, si es posible, temprano en la mañana o en la tarde para evitar extremos de temperatura. Las liberaciones a campo abierto al anochecer pueden inhibir la dispersión de las especies que son voladores fuertes. Los enemigos naturales deben ser liberados hacia las plantas con refugios. Las liberaciones no deben ser hechas inmediatamente después de llover (cuando el follaje está húmedo) o cuando haya amenaza de tormenta.

ELEGIR EL ESTADO DE VIDA USADO EN LA LIBERACIÓN

Algunos estados de vida pueden estar disponibles para la liberación y las ventajas varían según la especie (Van Driesche, 1993). Los adultos pueden atacar inmediatamente a la plaga, pero las especies altamente móviles pueden sobredispersar a su progenie, haciendo

difícil encontrar pareja después de la emergencia. Los estados inmaduros pueden ser un producto abundante, más durable, en algunos programas de cría masiva. Sin embargo, por su limitada movilidad y capacidad de defensa, los estados inmaduros están en riesgo de morir por la depredación o por otras causas, antes de madurar y reproducirse. Para el coccinélido *Chilocorus nigritus* (Fabricius), Hattingh y Samways (1991) encontraron que el éxito del establecimiento fue mayor con las mariquitas adultas, seguido por las larvas más viejas y después las larvas más jóvenes. La liberación de huevos falló en producir el establecimiento de la mariquita.

Para los parasitoides, la liberación de hospederos parasitados, criados en laboratorio, es otra opción. Este enfoque está particularmente disponible para grupos con adultos delicados, tales como los parasitoides de huevecillos; Moorehead y Maltby (1970) describen las liberaciones en campo de los huevecillos parasitados por el mimárido *Anaphes flavipes* (Förster). En algunos casos, puede ser posible coleccionar hospederos parasitados en campo en números suficientes para usarlos en su redistribución en nuevas localidades, como fue el caso de la larva del escarabajo de las hojas de los cereales, *Oulema melanopus* (L.), parasitado por *Tetrastichus julis* (Walker) (Dysart *et al.*, 1973). En otros proyectos, los piojos harinosos, las moscas blancas u otras plagas parasitadas, han sido usados efectivamente para redistribuir enemigos naturales claves. Se debe tener cuidado al evaluar las condiciones de tales colectas, sin embargo, para evitar que individuos enfermos o hiperparasitoides se redistribuyan también. Los parasitoides pueden ser liberados también como colonias en plantas con hospederos parasitados. Esto permite que los enemigos naturales emerjan con el tiempo, proporcionando una continua inoculación de adultos al medio ambiente.

Los patógenos de plantas e insectos pueden ser liberados al dispersar el estado infeccioso sobre un estado susceptible de la plaga. Los ventiladores mecánicos, por ejemplo, fueron usados para aplicar esporas del hongo *Puccinia chondrillina* Bubak & Sydow en plantas de la maleza esqueleto (*Chondrilla juncea* L.) (Watson, 1991). Para insectos, los patógenos sólo han sido usados ocasionalmente como agentes de control biológico clásico. Cuando son empleados, los estados infecciosos pueden ser aplicados directamente si la plaga se presenta como colonias accesibles o, en algunos casos, hospederos infectados pueden ser liberados para llevar el patógeno hacia la población en el campo. El virus *Oryctes* del escarabajo del cocotero *Oryctes rhinoceros* (L.), por ejemplo, fue inoculado en poblaciones de campo del oeste de Samoa para alimentar con soluciones de virus a los escarabajos adultos, los cuales fueron liberados después en el campo. Los escarabajos infectados ponían al virus en contacto con las larvas en los sitios de cría comunales en troncos podridos de palma, donde ocurre la oviposición de muchas hembras (Waterhouse y Norris, 1987).

JAUAS Y OTROS MÉTODOS DE LIBERACIÓN

Los artrópodos pueden ser liberados en jaulas (**Figura 19-2**) o libremente en el ambiente (**Figura 19-3**). Ambos enfoques pueden tener algunas ventajas, dependiendo de los detalles de la biología de los enemigos naturales en particular. Las jaulas tienen la ventaja de evitar la dispersión rápida excesiva de los individuos liberados y de proporcionar protección temporal de los depredadores. La falla para formar una población reproductiva, debido a la sobredis-



Figura 19-2. Uso de jaulas para el establecimiento del díptero *Hydrellia pakistanae* Deonier, agente de control biológico de malezas, liberado en Florida (EU) contra la planta acuática invasora *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle. (Fotografía cortesía de Ted Center, USDA-ARS.)



Figura 19-3. Liberación en forma "libre" del mimárido *Gonatocerus ashmeadi* Girault contra la chicharrita de alas cristalinas *Homalodisca coagulata* Say, en Tahití. (Fotografía cortesía de Julie Grandgirard y Jerome Petit.)

persión es un problema en algunas especies y esto ha sido llamado el *efecto Allee* (Allee *et al.*, 1949; Hopper y Roush, 1993). Ver Taylor & Hastings (2005) para un resumen de literatura sobre cómo influye este proceso en las invasiones biológicas.

Los hospederos dentro de jaulas también proporcionan un punto de muestreo que puede ser evaluado después para saber si los enemigos naturales se reprodujeron. Cuando son usadas las jaulas, deben ser lo suficientemente grandes para encerrar un número grande de hospederos (con respecto al potencial de reproducción de las hembras colocadas en las jaulas). Las jaulas deben ser capaces de resistir el viento, la lluvia, animales inquisitivos u otras condiciones que sean probables de presentarse en el sitio de liberación. Las jaulas usualmente deberían ser removidas unos pocos días después de que los individuos son liberados, para evitar la sobreexplotación de los recursos y para liberar cualquier agente de control sobreviviente. Las jaulas son usadas en la liberación de agentes de control de malezas en una forma muy similar a la de los parasitoides (Briese *et al.*, 1996). Por ejemplo, se usaron jaulas para intentar obtener el establecimiento de *Spodoptera pectinicornis* Hampson (Lepidoptera: Noctuidae), liberado en los Estados Unidos contra la lechuga del agua (*Pistia stratiotes* L.), después de que las liberaciones “libres” habían fracasado, probablemente por la depredación y la dispersión excesiva. También pueden ser utilizadas jaulas muy grandes para establecer insectarios en el campo, de los que los agentes pueden ser obtenidos convenientemente, para su posterior liberación.

Cuando son usadas las liberaciones abiertas, los insectos liberados deben ser colocados donde existan poblaciones adecuadas de la plaga, en un estado susceptible de ataque y cuando las condiciones del clima sean favorables. Si el enemigo natural es un depredador o un herbívoro, capaz de alimentarse sobre la plaga en diversas edades o estados de vida, es menos probable que el tiempo de liberación afecte el éxito. En contraste, para los parasitoides o para los insectos herbívoros como los que se alimentan en las cápsulas de semillas y que atacan sólo ese estado específico de la planta, las liberaciones deben ser realizadas oportunamente y más cuidadosamente para que coincidan con el hospedero o el estado de la planta necesario. En general, el momento adecuado para las liberaciones puede ser asegurado mejor al muestrear directamente la población hospedera, para confirmar la presencia de estados disponibles, lo cual requiere de un entendimiento claro de cuáles estadios son preferidos por el agente de control para ser atacados.

Cuando las liberaciones pueden ser efectuadas en áreas grandes, los sistemas de liberación mecánica pueden ser de utilidad. En áreas con acceso limitado por carretera, pueden usarse avionetas para dejar caer los paquetes de liberación, diseñados para que los enemigos naturales escapen exitosamente después del impacto. *Apoanagyrus* (anteriormente como *Epidinocarsis*) *lopezi* (De Santis), por ejemplo, fue liberado desde avionetas contra el piojo harinoso de la yuca en lugares sin caminos de África tropical, dejando caer recipientes con avispas adultas, las cuales fueron capaces de escapar después de que los recipientes tocaron el suelo (Herren *et al.*, 1987).

PERSISTENCIA Y CONFIRMACIÓN

La colonización de un agente de control puede requerir de repetidos intentos, con variaciones sobre los enfoques usados, antes de que se logre el éxito en el establecimiento. Debe tenerse material biológico para hacer muchas liberaciones repetidas, si es necesario. Debe usarse la

creatividad para explorar los mejores métodos de colonización para las especies disponibles. Después de que ha sido descubierto un método efectivo para el establecimiento de una especie en particular, el establecimiento en otras localidades puede ser logrado al repetir el método ya probado con éxito.

Después de que se han hecho las liberaciones de un enemigo natural, son necesarios los monitoreos para detectar su reproducción, dispersión e impacto. El muestreo puede ser efectuado usando algunos enfoques. Si ningún otro enemigo natural está presente en el sistema, como puede ser el caso para el primer enemigo natural introducido en una población de la plaga, la simple inspección visual en el campo (o la examinación de especímenes criados en el laboratorio a partir de muestras colectadas en los sitios de liberación) puede ser suficiente para confirmar el establecimiento. Los adultos criados de las muestras o directamente en el campo pueden entonces ser comparados con especímenes ya clasificados para confirmar la identificación, con ayuda de un taxónomo experto en el grupo.

Las herramientas moleculares pueden ayudar a confirmar el establecimiento, particularmente si (1) el agente es muy similar a otras especies que se presenten en el mismo hospedero en la región o (2) si las detecciones están basadas en estados inmaduros en diapausa (tal como las larvas de parasitoides) que pudiesen requerir de largos períodos de cría, antes de obtener adultos para la identificación. Las recuperaciones de los braconidos *Peristenus*, liberados contra las chinches *Lygus* en los Estados Unidos, fueron evaluadas con marcadores moleculares para evitar la necesidad de un proceso de cría de diez meses, durante el cual muchos hospederos de la muestra frecuentemente se perdieron por otras causas (Erlandson *et al.*, 2003; Ashfaq *et al.*, 2004).

Una especie recién liberada puede ser considerada tentativamente como establecida si es detectada después de un período de al menos dos años. Sin embargo, la carencia de la detección en este período de tiempo no es evidencia concluyente de fracaso porque, en algunos casos, la primera recuperación de un agente liberado puede ocurrir después de varios años. Sólo después de que los esfuerzos concertados en el establecimiento en todos los ambientes disponibles hayan fallado, puede concluirse que una especie probablemente no se estableció en una región en particular. Se puede aprender mucho al investigar los factores que impiden el establecimiento en el campo para que dichos errores no sean repetidos con otros agentes.

CAPÍTULO 20: EVALUACIÓN DE LOS ENEMIGOS NATURALES

La evaluación de resultados es importante para todos los programas de control biológico. Para el control biológico aumentativo y con bioplaguicidas, la medición del cambio en la densidad de la plaga o biomasa, después de la aplicación, quizás sea todo lo que se necesite para dicha evaluación. Para el control biológico de conservación, la medición de la relación plaga/enemigo natural durante el ciclo de cultivo puede ser importante como una guía para la toma de decisiones del Manejo Integrado de Plagas (MIP). Para los programas de control biológico clásico, los esfuerzos de evaluación son necesarios para medir los cambios en la abundancia o la biomasa de la plaga, determinar los mecanismos de los niveles de población detrás de esos cambios y monitorear a otras especies para buscar los impactos no deseados.

En este capítulo se describen (1) las inspecciones de enemigos naturales en los cultivos, (2) las inspecciones antes de la liberación de enemigos naturales en un país receptor, (3) las inspecciones después de la liberación para detectar el establecimiento y la dispersión de los nuevos agentes, (4) las inspecciones de otras especies para detectar impactos perjudiciales potenciales, (5) la medición de impacto de la población en la plaga, (6) la separación de los componentes de la mortalidad de un complejo de enemigos naturales, y (7) la evaluación económica de los programas de control biológico clásico.

INSPECCIONES DE ENEMIGOS NATURALES EN CULTIVOS

Para utilizar la información acerca de los enemigos naturales en sistemas de protección de cultivos con MIP, los agricultores o sus consultores de MIP deben (1) conocer cuáles especies de enemigos naturales afectan significativamente a las plagas clave del cultivo, (2) tener métodos de muestreo confiables para medir su abundancia, y (3) tener modelos o herramientas que anticipen los impactos de los enemigos naturales en las densidades de la plaga, a corto plazo.

IDENTIFICANDO LOS ENEMIGOS NATURALES CLAVE EN UN CULTIVO

Para manipular o conservar efectivamente a los enemigos naturales en un cultivo, los controladores de plagas deben saber cuál especie realmente importa. La identificación de los enemigos naturales clave empieza con inspecciones (p. ej., yuca en Suramérica, Bellotti *et al.*, 1987; manzanas en el noreste de los Estados Unidos, Maier, 1994; maíz en el este

de África, van den Berg, 1993; bananos en Indonesia, Abera *et al.*, 2006). Las inspecciones efectuadas cuando las plagas están en densidades bajas pueden ser más indicativas de las especies clave que las inspecciones de poblaciones a densidades muy altas, las cuales pueden atraer especies adicionales no involucradas en la prevención de la explosión poblacional. Varios métodos de colecta (trampas pitfall, muestreos con redes entomológicas, muestreo de hojas, etc.) pueden ser usados para capturar artrópodos depredadores en cultivos o para colectar plagas para obtener sus parasitoides. Los depredadores potenciales encontrados en las inspecciones pueden ser confirmados como depredadores reales ya sea por (1) observación directa de la depredación en el campo, (2) ofrecer la plaga a supuestos depredadores en pruebas de laboratorio (estando alerta con los resultados positivos falsos debido a la artificialidad de la jaula), o (3) detectando marcadores de la plaga en depredadores colectados en campo, usando la prueba de ELISA (antígeno-anticuerpo) o marcadores de ADN (ver Chen *et al.*, 2000; Hoogendoorn y Heimpel, 2001; Harwood *et al.*, 2004, y el Capítulo 15).

MIDIENDO LA ABUNDANCIA DE LOS ENEMIGOS NATURALES

Para usar la información acerca de los enemigos naturales en la toma de decisiones del MIP, las densidades de las especies clave tienen que ser medidas y correlacionadas con la densidad actual de la plaga en el cultivo. Como con todos los esfuerzos de muestreo, se necesita considerar qué nivel de precisión de la muestra se requiere y que enfoque se dará a las tasas deseadas con un esfuerzo de muestreo mínimo (p. ej., Gyenge *et al.*, 1997). Un enfoque común es contar directamente los depredadores o los hospederos parasitados y usar esta información para calcular las relaciones depredador/presa o los valores de porcentaje de parasitismo. Las relaciones depredador/presa son usadas comúnmente para monitorear el control biológico de ácaros plaga en manzanas, uvas y fresas (Pasqualini y Malavolta, 1985; Nyrop, 1988). Similarmente, la proporción de huevecillos parasitados y no parasitados de la polilla *Helicoverpa*, ha sido usada para el monitoreo de la presión de la plaga en tomates para procesamiento (Hoffmann *et al.*, 1991). La densidad de los coccinélidos puede ser monitoreada usando redes entomológicas o por la búsqueda visual cronometrada (Elliot *et al.*, 1991).

Las trampas pueden ser usadas para monitorear la densidad de algunos enemigos naturales. En Sudáfrica, por ejemplo, *Aphytis* spp., parasitoides de la escama roja de California, *Aonidiella aurantii* (Maskell), pueden ser monitoreados con trampas cebadas con la feromona de la escama o con trampas visuales amarillas (Samways, 1988; Grout y Richards, 1991b). Los parasitoides de las moscas de la fruta han sido monitoreados al colocar fruta en jaulas de alambre cubiertas de pegamento (Nishida y Napompeth, 1974). Las feromonas de agregación y las feromonas sexuales de los enemigos naturales también pueden ser usadas como cebos (Lewis *et al.*, 1971).

PRONOSTICANDO LA SUPRESIÓN DE LA PLAGA POR LOS ENEMIGOS NATURALES

Para cambiar las decisiones del MIP basadas en las mediciones de abundancia de los enemigos naturales se requiere la habilidad de pronosticar el impacto de los enemigos naturales sobre la densidad de la plaga. Un enfoque simplemente es cambiar la estimación actual de la densidad de la plaga substrayendo todas aquellas que estén parasitadas o infectadas del conteo real. Esta modificación es justificada si el estado muestreado no es el estado que directamente causa el daño, el cual tiene que ser suprimido. Por ejemplo, la evaluación de densidad del gusano de la fruta del tomate, *Helicoverpa zea* (Boddie), se hace contando en el estado de huevo, pero el estado que causa daño es la larva, entonces, cualquier huevo parasitado no debiera ser incluido en las estimaciones de la densidad de la plaga. Similarmente, los conteos en menta (*Mentha piperita* L.) del gusano trozador *Peridroma saucia* (Hübner) pueden ser usados para modificar el umbral de aspersión para esta especie en Oregon (EU) porque el parasitismo ocurre en los primeros estados larvales aunque el daño se debe principalmente a la alimentación de las larvas más viejas (Coop y Berry, 1986).

Más generalmente, los conteos de enemigos naturales o las proporciones plaga/enemigo natural pueden ser usados para modificar las proyecciones del desarrollo de la población de la plaga. Por ejemplo, en los viñedos en Crimea (Ucrania), la proporción de un individuo del ácaro depredador *Metaseiulus occidentalis* (Nesbitt) por cada 25 individuos del ácaro fitófago *Eotetranychus pruni* (Oudemans), estuvo asociada con poblaciones de ácaros fitófagos que no se incrementan hasta los niveles de daño económico (Gaponyuk y Asriev, 1986). Similarmente, las trampas pegajosas capturan adultos de minadores de hojas (*Liriomyza trifolii* Burgess y *Liriomyza sativae* Blanchard) y sus parasitoides en melón (*Citrullus vulgaris* Schrader) en Hawaii (EU), permitiendo una predicción de 3 semanas del número futuro de minas en las hojas (Robin y Mitchell, 1987). Las proporciones de los huevecillos de *H. zea* negros (parasitadas) y blancos (presumiblemente sanos), junto con los conteos de huevecillos blancos por hoja, son usados en tomates para procesamiento en California (EU), en un proceso de muestreo secuencial para tomar decisiones sobre la necesidad de aplicar plaguicidas (Hoffmann *et al.*, 1991) (**Figura 20-1**).

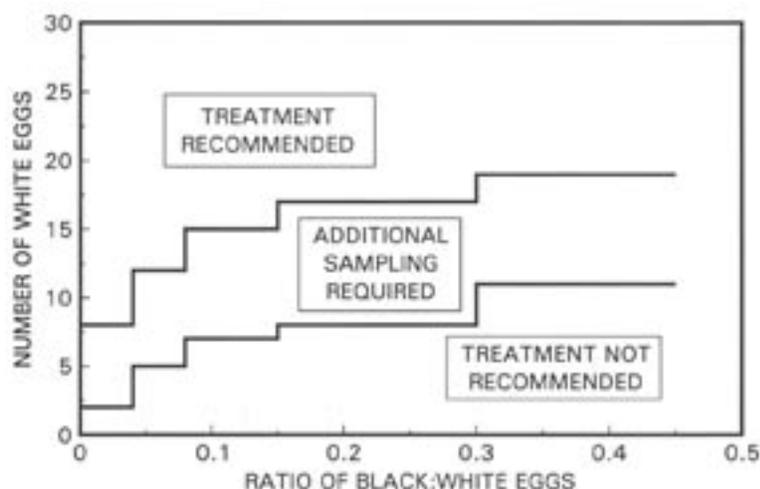


Figura 20-1. Un plan de muestreo secuencial aplicado a las proporciones de huevecillos parasitados (negros) y no parasitados (blancos) de *Helicoverpa zea* (Boddie) en tomates para procesamiento, para determinar si el control biológico está siendo efectivo o si los plaguicidas necesitan ser aplicados. (Tomado de Hoffmann et al., 1991: *Environmental Entomology* 20: 1005-1012, redibujado de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

INSPECCIONES ANTES DE LA LIBERACIÓN EN EL RANGO NATIVO PARA EL CONTROL BIOLÓGICO CLÁSICO

Los enemigos naturales que ya existen en la zona destinada a la introducción deben ser conocidos antes de introducir nuevas especies contra una plaga invasora, para asegurar que las nuevas especies se necesitan y se van a poder reconocer. Los métodos usados para la colecta de enemigos naturales en las inspecciones varían con el tipo de enemigo natural. Los métodos de inspección para parasitoides y depredadores son los mismos que para la conducción de inspecciones en los cultivos, como se discutió anteriormente. Los insectos herbívoros o ácaros en las inspecciones previas al proyecto de control biológico de malezas, son encontrados más frecuentemente con la inspección visual de las plantas en muchas localidades a través de la estación de desarrollo. Esto involucra típicamente una investigación cuidadosa de todas las partes de las plantas, tanto externamente como internamente (para barrenadores de tallos o minadores), incluyendo la excavación del sistema radicular para buscar por consumidores de la raíz o barrenadores. Las pruebas de alimentación en laboratorio pueden confirmar la alimentación y el desarrollo por una especie dada en la planta. Los patógenos pueden ser cultivados a partir de hospederos enfermos, tejido vegetal infectado o de muestras de suelo con medios apropiados. Los nemátodos pueden ser recobrados de los cuerpos de hospederos infectados o de muestras de suelo, incubándolos con larvas de la polilla mayor de la cera, *Galleria mellonella* (L.), para obtener una nueva infección.

Los trabajadores preparándose para la introducción de insectos que atacan cardos invasores en California (EU), por ejemplo, efectuaron inspecciones extensivas para documentar a los

agentes nativos o introducidos por sí mismos, asociados con los cardos en el estado (Goeden y Ricker, 1968; Goeden 1971, 1974). Otros ejemplos de tales inspecciones incluyen el trabajo en Florida (EU) para documentar a los herbívoros asociados con los árboles de melaleuca (Costello *et al.*, 2003) y las inspecciones en Sudáfrica para documentar a los herbívoros nativos asociados con varias especies de *Solanum* (Olckers y Hulley, 1995). Las inspecciones antes del proyecto deben ser meticulosas, incluyendo suficientes periodos y localidades para proporcionar un conteo completo de las especies asociadas con la plaga. Esta información y la preservación de especímenes (para trabajar con marcadores de ADN, si es necesario), posteriormente es comparada con listas de candidatos a enemigos naturales que puedan ser descubiertos durante las inspecciones de enemigos naturales en el rango nativo de distribución de la plaga.

Los datos de las inspecciones previas al proyecto son utilizados para cada candidato a enemigo natural para identificar las especies más similares ya presentes. Deben diseñarse métodos para separar cualquier par de especies lo suficientemente similares como para causar confusión, ya sea por comparación morfológica directa o por análisis moleculares (Chen *et al.*, 2002; Greenstone *et al.*, 2005, ver el Capítulo 15).

INSPECCIONES DESPUÉS DE LA LIBERACIÓN PARA DETECTAR EL ESTABLECIMIENTO Y LA DESPERSIÓN DE NUEVOS AGENTES

Los métodos para obtener el establecimiento de los enemigos naturales recién liberados fueron discutidos en el Capítulo 19. Se requieren inspecciones después de las liberaciones para saber si el agente ha persistido y se ha establecido y distribuido. El enfoque usual para los parasitoides es la colecta de muestras del hospedero a controlar, el cual es criado, disectado o sujeto al análisis de alozimas (Greenstone, 2006) o al de ADN (Prinsloo *et al.*, 2002). Puede buscarse en el follaje del cultivo o usar algunos métodos de colecta, como el uso de redes entomológicas, el golpe a las ramas o el trapeo para detectar visualmente a los depredadores. El muestreo es similar para insectos herbívoros adultos y para depredadores. El daño solo puede ser la base para detectar si es distinguible la alimentación de un agente de control de malezas, como fue el caso del picudo *Mogulones cruciger* Herbst atacando a *Cynoglossum officinale* L. El daño puede servir para enfocar los esfuerzos intensificados sobre las plantas donde el insecto sea más probable de encontrarse (De Clerck-Floate *et al.*, 2005). Los estados inmaduros de los organismos que se alimentan de las partes internas de la planta (barrenadores de tallo, barrenadores de raíces o que se alimentan en cápsulas con semillas), son detectados por la disección de las partes de la planta o al tomar muestras de partes de las plantas como las vainas con semillas o las agallas, para esperar la emergencia de los insectos. Los frascos de vidrio claros unidos a cámaras oscuras que contienen el material vegetal, pueden atrapar a los insectos que emergen. Los datos negativos no necesariamente significan que una introducción ha fallado.

El rango de expansión de un agente de control puede ser medido después del establecimiento, para estimar la tasa de dispersión y la preferencia de habitat, y si son afectados por variables del habitat o de la biología del agente. Tal muestreo puede también mostrar cómo interactúa el agente con otras especies, especialmente con otros agentes de control biológico

de la misma plaga. La dispersión de un nuevo agente puede ser evaluada al muestrear al hospedero, usando las técnicas ya mencionadas, en distancias crecientes desde un punto de liberación. Para los agentes liberados contra plagas de cultivos, puede necesitarse también el muestreo de otras plantas hospederas (distintas al cultivo), si existen. En algunos casos, las trampas pueden ser usadas para medir la dispersión de un enemigo natural. Las trampas pegajosas, por ejemplo, fueron utilizadas en Florida (EU) para monitorear la distribución y la abundancia de *Encarsia perplexa* Huang & Polaszek [introducida como *E. opulenta* (Silvestri)] y de *Amitus hesperidum* Silvestri, parasitoides de la mosca prieta de los cítricos, *Aleurocanthus woglumi* Ashby, después de su introducción (Nguyen *et al.*, 1983).

La tasa de dispersión natural de un insecto puede ser afectada por la vegetación en la cual debe moverse. Dos especies del crisomérido *Apthona*, liberadas contra *Euphorbia esula* L., fueron estudiadas en Alberta, Canadá (Jonsen *et al.*, 2001) y se encontró que el desplazamiento de una especie era más rápido a través de los sitios dominados por pasto que en la vegetación arbustiva. Los estudios de dispersión pueden ayudar también a predecir qué tan rápido puede ser colonizada una región infestada. Estudios en Florida con el picudo *Oxyops vitiosa* (Pascoe) predijeron que de las 135 localidades liberadas, el picudo debería alcanzar la mitad de todos los sitios con melaleuca para junio del 2008, tomando en cuenta el efecto de la fragmentación de los sitios en la tasa de dispersión (Pratt *et al.*, 2003). Tal información puede ser usada para ajustar los planes de liberación. Las inspecciones para conocer la dispersión pueden también revelar una interacción del agente con otros enemigos naturales. Las inspecciones en Virginia, EU, de las moscas de las agallas *Urophora affinis* (Frauenfeld) y *Urophora quadrifasciata* (Meigen) de la centaurea manchada (*Centaurea maculosa* Lamarck), mostraron que aunque *U. quadrifasciata* arribó más tarde, excedió rápidamente a *U. affinis* en importancia, sugiriendo que era la especie más eficiente (Mays y Kok, 2003).

Además de la dispersión natural, los enemigos naturales pueden ser trasladados no intencionalmente por la actividad humana, como con el transporte de plantas infestadas. Esta tasa puede ser mucho más grande que la tasa de dispersión natural y puede dominar el patrón de dispersión de los enemigos naturales para algunas especies.

MONITOREO DESPUÉS DE LA LIBERACIÓN PARA DETECTAR IMPACTOS INDESEABLES

Todos los proyectos de control biológico clásico deberían evaluar el posible impacto de los agentes recién liberados sobre otras especies que no se pretende controlar. Los estudios antes de la liberación identifican típicamente cuáles especies locales, si hay alguna, podrían estar marginalmente en riesgo de ser atacadas; revisar estas especies es el enfoque lógico para el trabajo de monitoreo post-liberación. Por ejemplo, Day (2005) evaluó en el noreste de los Estados Unidos, la tasa de parasitismo en otros míridos de dos bracónidos Euphorinae introducidos de Europa, *Peristenus digoneutis* Loan (liberado contra *Lygus lineolaris* [Palisot], una especie nativa) y *Peristenus conradi* Marsh (liberado contra *Adelphocoris lineolatus* [Goeze], una especie invasora). También evaluó el impacto de estos parasitoides sobre las plagas a controlar y encontró que no hubo impacto sobre el mírido invasor *Leptopterna dolabratta* (L.) ni fue eliminado *Peristenus pallipes* (Curtis), un parasitoide nativo de la plaga (*L. lineolaris*).

Estudios similares del impacto sobre otras especies deben ser realizados en apoyo con las liberaciones del control biológico aumentativo. En Suiza, las consecuencias de las liberaciones del parasitoide de huevos *Trichogramma brassicae* Bezdenko para el control del barrenador europeo del maíz (*Ostrinia nubilalis* Hübner) en maíz, fueron evaluadas para ver si *T. brassicae* podría afectar a los hospederos alternantes del parasitoide nativo del barrenador del maíz, el taquírido *Lydella thompsoni* Herting. Las inspecciones en los habitats de los dos principales hospederos alternantes (el nóctuido *Archanara geminipuncta* Haworth y el crámbido *Chilo phragmitellus* Hübner) mostraron, sin embargo, que los huevecillos de esas especies estaban escondidos o no eran atractivos, por lo que no fueron parasitados por *T. brassicae* bajo condiciones de campo (Kuske *et al.*, 2004).

El impacto en otras especies por los patógenos introducidos puede ser evaluado con inspecciones directas de los hospederos durante las epizootias provocadas por el patógeno introducido. Hajek *et al.* (1996) demostraron que el patógeno fungoso exótico *Entomophaga maimaiga* Humber, Shimazu & R. S. Soper de la polilla gitana *Lymantria dispar* (L.) infectó solamente a las larvas de otras dos especies de lepidópteros entre 1,511 especímenes colectados durante la epizootia en campo. Estos dos especímenes, de especies diferentes, representaron menos del 1% del número total colectado de cada especie.

Los efectos potenciales de los nuevos agentes de control biológico de malezas pueden ser evaluados por inspecciones o experimentos post-liberación, enfocándose en cualquier especie nativa o que sea importante por alguna razón, en la que se alimente durante las pruebas del rango de hospederos. Para el crisomérido del cedro salado *Diorhabda elongata* Brullé, el posible ataque sobre las plantas del género *Frankenia* fue evaluado en el suroeste de los Estados Unidos, plantando *Frankenia* en sitios donde las poblaciones de *D. elongata* estaban defoliando al cedro salado (Dudley y Kazmer, 2005). Algunas inspecciones fueron conducidas en Sudáfrica sobre otras especies de *Solanum* adyacentes a los sitios donde la chinche de encaje *Gargaphia decoris* Drake fue numerosa sobre sus hospederas, *Solanum mauritianum* Scopoli y *Cestrum intermedium* Sendt. Sólo se encontró una alimentación insignificante en dos especies nativas o en tres especies exóticas de *Solanum* (Olcker y Lotter, 2004). Paynter *et al.* (2004) encontraron que 16 de 20 agentes de control biológico de malezas, liberados en Nueva Zelanda, fueron específicos de sus hospederas bajo condiciones de campo mientras que otras dos plantas nativas fueron atacadas en menor grado y las últimas dos atacaron plantas exóticas. Center *et al.* (2007) no encontró efectos del psílido de la melaleuca en otras 18 especies de plantas señaladas, antes de la liberación, de ser subóptimas o que no eran hospederas, durante las pruebas del rango de hospederos en el laboratorio.

Aparte del uso indicado de las inspecciones para detectar impactos indeseables en otras especies dentro de los proyectos de control biológico clásico, también se han realizados inspecciones retrospectivas independientes del impacto indeseable de los agentes de control biológico en otras especies (e.g., Nafus, 1993; Johnson y Stiling, 1996; Duan *et al.*, 1997, 1998; Louda, 1998; Boettner *et al.*, 2000; Barron *et al.*, 2003; Benson *et al.*, 2003; Johnson *et al.*, 2005, entre otros) (ver el Capítulo 16 para este tópico).

MEDICIÓN DE IMPACTOS SOBRE LA PLAGA

El control biológico clásico, en contraste con los plaguicidas, está previsto para tener un efecto prolongado, frecuentemente permanente, sobre las poblaciones de las plagas. La evaluación cuantitativa de estos efectos es una parte esencial del proceso que provee de una guía, tanto para los que han trabajado completa o parcialmente como para los que no lo han hecho. La evaluación de proyectos de control biológico de insectos y de malezas difiere en importantes características.

El impacto de los agentes de control sobre los insectos plaga involucra típicamente el incremento en la mortalidad de la plaga o, en unos pocos casos, la disminución de la fecundidad (p. ej., Van Driesche y Gyrisco, 1979), conduciendo a una menor densidad de la plaga, la que permanece estable a través del tiempo. Tres aspectos son de interés para los insectos y ácaros plaga: (1) ¿hay enemigos naturales reduciendo las poblaciones de plagas y hospederas?, (2) si es así, ¿cómo lo hacen?, y (3) ¿cuál es la contribución individual de cada enemigo natural a la mortalidad global que puede ser medida en una población de la plaga?

La influencia de los enemigos naturales es mucho más variada para las malezas por controlar. El resultado inmediato raramente es una planta completamente muerta. En su lugar, los enemigos naturales reducen el desempeño de la planta al afectar el desarrollo y la reproducción, reduciendo la fotosíntesis, interrumpiendo la conducción de agua o de nutrientes, el almacenaje de nutrientes, empeorando los efectos de la competencia con otras plantas o disminuyendo la tolerancia al estrés abiótico por sequía o baja fertilidad del suelo. Al acumularse estos impactos se aminora la acumulación de biomasa, se reduce la cobertura (el área del suelo o de agua ocupada por la planta), disminuye la producción de semillas o de otras partes reproductivas, reduce el banco de semillas y disminuye la capacidad de las plantas defoliadas para desarrollarse otra vez o para competir con otras plantas, etc.

Por tanto, diferentes parámetros son medidos en el control biológico de malezas en comparación con el de insectos, y diferentes marcos conceptuales son requeridos para integrar y modelar las consecuencias de los niveles de población de los impactos de los enemigos naturales. De ahí que, en la siguiente discusión, se consideran las evaluaciones del impacto del control biológico de plantas y de insectos en forma separada.

EVALUANDO PARASITOIDES Y DEPREDADORES PARA EL CONTROL BIOLÓGICO DE ARTRÓPODOS

El método más directo para evaluar el impacto de los enemigos naturales sobre la densidad de una población de ácaros o insectos es el uso del acceso manipulativo (o experimental) propuesto por Paul DeBach (ver Luck *et al.*, 1988, 1999 para la revisión). Este método está basado en la comparación directa de la densidad de la plaga y la abundancia de enemigos naturales en las poblaciones de la plaga con y sin los enemigos naturales de interés.

El uso de este método requiere de la capacidad de encontrar, establecer o crear parcelas con y sin los enemigos naturales que van a ser evaluados. Esto se hace manipulando el tiempo y el lugar de la liberación de un enemigo natural recién introducido o usando jaulas o insecti-

cidas selectivos para excluir de algunas áreas un enemigo natural ya ampliamente establecido. En los proyectos de control biológico clásico, esto puede ser hecho (1) comparando la densidad de la plaga antes de liberar el agente de control con la densidad después de que se ha establecido (*“antes y después” = diseño temporal*) o (2) comparando la densidad de la plaga en parcelas testigo y con liberación que estén separadas espacialmente (*diseño espacial*). Cuando el enemigo natural de interés ya se ha distribuido, pueden ser creadas parcelas “con” y “sin” por exclusión, ya sea con plaguicidas (*método de exclusión con insecticidas*) o con jaulas que protejan a una pequeña población del ataque del enemigo natural distribuido (*diseño de jaulas de exclusión*).

Cuando son necesarias las parcelas “con y sin” para el enfoque de evaluación experimental, deben elaborarse *tablas de vida* y ser usadas para formar inferencias acerca de la importancia de enemigos naturales en particular (Varley y Gradwell, 1970, 1971; Manly, 1977, 1989; Bellows *et al.*, 1992b, Bellows y Van Driesche, 1999). Las tablas de vida permiten comparar la mortalidad de un enemigo natural con otras fuentes de mortalidad que actúan sobre la plaga y esto conduce a que la contribución en la regulación de la población por un enemigo natural pueda ser valorada. Para construir tablas de vida para insectos, la estimación debe ser obtenida del número que entra a cada estado del ciclo de vida de la plaga, la fertilidad del estado adulto y el número de muertes en cada estado debidas a fuentes específicas de mortalidad, incluyendo el agente a ser evaluado. Típicamente, se necesitan datos para una serie de generaciones.

EXPERIMENTOS DE CAMPO PARA EVALUAR EL CONTROL BIOLÓGICO DE INSECTOS

DISEÑO “ANTES Y DESPUÉS”

Si la introducción de un enemigo natural nuevo no ha ocurrido, las parcelas pueden ser establecidas y muestreadas por varias generaciones de la plaga para generar datos de base sobre la densidad de la plaga antes de la liberación (la estimación del “antes”). Los valores de densidad pueden ser comparados después a la densidad de la plaga y tasas de sobrevivencia en las parcelas donde los enemigos naturales han sido liberados, establecidos y para darles tiempo de incrementar su número. Este enfoque fue usado, por ejemplo, por Gould *et al.* (1992a, b) para evaluar el efecto del parasitoide *Encarsia inaron* (Walker) sobre la mosca blanca del fresno, *Siphoninus phillyreae* (Halliday) en California y por Borgemeister *et al.* (1997) para valorar el impacto de un escarabajo histérico depredador introducido sobre una plaga de granos almacenados en el oeste de África. Debido al hecho de que algunas parcelas pueden perderse inevitablemente a través del curso de evaluación multi-años, debía establecerse un gran número de parcelas (8-10 por tratamiento). Este diseño trabaja mejor con insectos sedentarios que tienen muchas generaciones por año, porque las diferencias se desarrollan más rápido y las densidades locales son influenciadas principalmente por los procesos locales. Para plagas tales como los Lepidoptera, en los que los adultos se dispersan a grandes distancias, las densidades locales de los estados inmaduros en las parcelas pueden ser influenciados fuertemente de un año a otro por el movimiento de los adultos, haciendo más difícil medir el impacto de los enemigos naturales.

DISEÑO ESPACIAL

Cuando no se dispone de tiempo para coleccionar datos antes de la liberación en una serie de sitios, las parcelas “con” y “sin” pueden ser creadas estableciendo una serie de sitios de estudio, liberando al nuevo agente en algunos (escogidos al azar) y reservando los otros como testigos sin liberación (p. ej., Van Driesche y Gyrisco, 1979; Van Driesche *et al.*, 1998b; Morrison y Porter, 2005). Debido a la dispersión exitosa de los enemigos naturales, algún sitio testigo puede ser invadido por ellos (Van Driesche *et al.*, 1998b; Morrison y Porter, 2005). Para compensar esto, los sitios testigo deben ser localizados tan lejos como sea posible de los sitios de liberación, sin cambiar las condiciones básicas geográficas, climáticas o ecológicas. No hay una respuesta clara a la pregunta de qué tan lejos es suficiente entre los sitios de liberación y los testigos porque el poder de dispersión de un enemigo natural posiblemente es desconocido al inicio. De 5 a 15 kilómetros es razonable, pero mayores distancias pueden ser deseables en algunos casos. Por ejemplo, Morrison y Porter (2005), en el establecimiento de parcelas para evaluar a la mosca fórida *Pseudacteon tricuspis* Borgmeier (que ataca hormigas de fuego), originalmente colocaron las parcelas testigo a una distancia de unos 20 kilómetros de las parcelas de liberación, bajo la suposición que la dispersión de los enemigos naturales no podría exceder los 3-4 kilómetros por año. De hecho, la dispersión excedió 15-30 kilómetros por año y dichos sitios fueron invadidos antes de que hubiera transcurrido suficiente tiempo para que la densidad de la plaga fuera afectada. Nuevas parcelas testigo fueron establecidas a 70 kilómetros de distancia de las parcelas de liberación, en un esfuerzo por mantener los sitios de prueba libres de parasitoides.

DISEÑO DE EXCLUSIÓN

Las jaulas han sido empleadas extensamente para evaluar a los enemigos naturales residentes, al excluirlos de las parcelas, plantas o partes infestadas de la planta con la plaga (DeBach *et al.*, 1976). Las pruebas pueden permanecer por varias generaciones para plagas tales como escamas, moscas blancas y áfidos, los que son capaces de completar su ciclo de vida en el interior de jaulas pequeñas. Para especies más grandes o más móviles, los estudios deben ser limitados en su alcance, evaluando patrones de mortalidad entre cohortes de inmaduros de una sola generación, como se efectuó para barrenadores de árboles por Mendel *et al.* (1984).

El diseño clásico para las pruebas de exclusión, propuesto por DeBach, consiste de tres tratamientos: una jaula cerrada, una jaula abierta y un tratamiento sin jaula derivado al muestrear la población no manipulada (DeBach y Huffaker, 1971; Knutson y Gilstrap, 1989). La jaula abierta se supone debe tener el mismo microclima que la jaula cerrada pero debe permitir a los enemigos naturales alcanzar a la plaga. Cuando la densidad de la plaga y la sobrevivencia son similares entre las jaulas abiertas y el tratamiento sin jaula, esto sugiere que no hay efectos de jaula importantes. Las diferencias entre los tratamientos de jaula cerrada y abierta, pueden ser consideradas para reflejar el efecto de los enemigos naturales. DeBach y Huffaker (1971) usaron jaulas de hojas abiertas y cerradas para medir el efecto de los parasitoides (*Aphytis* spp.) so-

bre la escama roja de California *A. aurantii* en hojas de hiedra inglesa, *Hedera helix* L. Jaulas grandes fueron usadas por Neuenschwander *et al.* (1986) para evaluar el efecto de *Apoanagyrus lopezi* (De Santis) sobre el piojo harinoso de la yuca *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero (Figura 20-2). La superficie vegetal puede variar desde

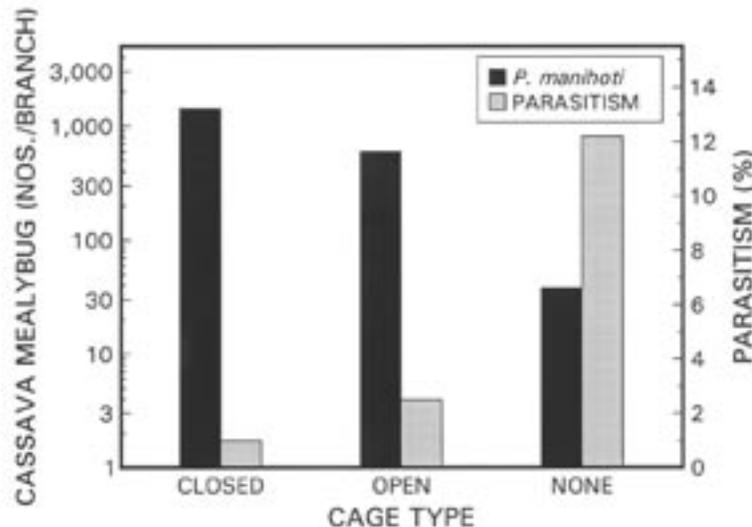


Figura 20-2. Números del piojo harinoso de la yuca *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero y porcentaje de parasitismo por *Apoanagyrus lopezi* (De Santis) sobre ramas de yuca ya sea cubiertas con una jaula de manga cerrada, una jaula abierta o en ramas no cubiertas con jaulas. (Tomados de Neuenschwander *et al.*, 1986: *Entomologia Experimentalis et Applicata* 42: 133-138; redibujada de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

partes de hojas encerradas en jaulas para hojas de 1 a 2 centímetros de diámetro (Chandler *et al.*, 1988), jaulas de manga en ramas de árboles (Prasad, 1989), jaulas de balde colocadas sobre grupos de plantas en cultivos de cereales (Rice y Wilde, 1988), hasta jaulas de campo (1 a 3 metros de lado) sobre áreas con cultivos como la alfalfa (Frazer *et al.*, 1981; O'Neil y Stimac, 1988a), o sobre árboles completos (Faeth y Simberloff, 1981; Campbell y Torgersen, 1983).

El potencial del efecto de las jaulas incluye el incremento de la temperatura (la tasa de desarrollo de la plaga es más rápida), restricción del movimiento de la plaga y/o del agente de control (mayor concentración local en el interior de la jaula) y humedad más alta (aumento potencial de las tasas de enfermedades fúngicas). La temperatura y la humedad en el interior de las jaulas deberían ser monitoreadas usando pequeños aparatos de registro y comparadas con la temperatura exterior. El diseño de las jaulas o sus posiciones en las ramas debería ser modificado si se encuentran diferencias. El movimiento restringido de los neonatos es de interés sólo en los estudios multi-generacionales de formas sedentarias tales como las escamas. La importancia de este aspecto necesita ser determinada para cada especie de interés por comparación entre los sistemas abiertos y los cerrados. El aumento potencial de la humedad en las jaulas puede ser medido directamente. Otra consideración importante es la remoción perfecta de todos los enemigos naturales del tratamiento de la jaula cerrada. Si es posible, las jaulas deberían ser instaladas sobre áreas con plaga que estén libres de enemigos naturales. De otra forma, puede ser necesaria la remoción de los enemigos naturales existentes en las jaulas a través del trampeo o de la aplicación de un insecticida de poca residualidad.

Las jaulas también pueden ser usadas para separar el impacto de un complejo de enemigos naturales para conocer los atribuibles a especies individuales o a grupos de especies, usando jaulas que excluyan selectivamente a un grupo. Por ejemplo, Rice y Wilde (1988), en un estudio del áfido verde *Schizaphis graminum* (Rondani) sobre

trigo y sorgo, usaron dos tamaños de malla que solamente excluía a los depredadores más grandes, permitiendo separar el impacto para ser medido.

El uso de barreras proporciona otro enfoque para la creación de poblaciones de plagas libres de enemigos naturales. Para los depredadores que habitan en el suelo, los cuales no se dispersan fácilmente en vuelo, pueden usarse tiras de plástico o de metal para aislar áreas de un cultivo como trigo o alfalfa, del resto de un campo más grande. Estas áreas pueden ser limpiadas de los enemigos naturales que habitan en el suelo (como los carábidos), usando plaguicidas de corta residualidad o con el trapeo intensivo. Este método ha sido usado exitosamente para medir el efecto de los depredadores que habitan en el suelo sobre áfidos de cereales, en cebada de primavera en Suecia (Chiverton, 1987) y en trigo en el Reino Unido (Winder, 1990).

DISEÑO DE EXCLUSIÓN POR INSECTICIDAS

Otra forma de excluir a los enemigos naturales de una parcela es aplicando un plaguicida tóxico para el enemigo natural y relativamente inocuo para la plaga. Tales parcelas asperjadas pueden ser comparadas con parcelas no asperjadas que contienen enemigos naturales. La validez de este diseño depende de tres condiciones: (1) el insecticida debe ser suficientemente tóxico para los enemigos naturales clave de manera que sean eliminados en gran parte, (2) el insecticida debe causar muy poco daño a la plaga, y (3) el insecticida no debe cambiar la fecundidad de la plaga, directa o indirectamente, al inducir cambios químicos en la planta hospedera de la plaga. Además, ya que el complejo completo de enemigos naturales es reducido igualmente por los compuestos aplicados, el impacto observado en la parcela no tratada debe ser atribuido al complejo total de enemigos naturales. El método de la exclusión por insecticidas permite que áreas relativamente grandes sean usadas como parcelas de exclusión y permite el estudio de grupos que no completan bien su ciclo de vida en jaulas pequeñas (Brown y Goyer, 1982; Stam y Elmosa, 1990). Además, la dispersión de los adultos alados, los estados móviles de las escamas u otros estados de vida no está restringida, como podría ocurrir en las jaulas.

Se han utilizado compuestos químicos selectivos en experimentos de exclusión de enemigos naturales de escamas (DeBach y Huffaker, 1971), ácaros (Braun *et al.*, 1989), áfidos (Milne y Bishop, 1987), trips (Tanigoshi *et al.*, 1985) y piojos harinosos (Neuenschwander *et al.*, 1986) (Figura 20-3).

Deben realizarse pruebas de laboratorio para validar cada una de las suposiciones claves del método, cuando se conducen experimentos de exclusión de enemigos naturales con base en el uso de plaguicidas selectivos. Primero, la toxicidad relativa de una serie de plaguicidas potencialmente selectivos debe ser medida tanto para la plaga como para los enemigos naturales a ser excluidos. De estos resultados, un compuesto químico debe ser identificado por ser bajo en toxicidad para todos los estados de la plaga y altamente tóxico para al menos un estado de vida del enemigo natural (p. ej., Braun *et al.*, 1987a). Los plaguicidas selectivos deben ser discriminados para saber si afectan la fecundidad de la plaga. La estimulación de la fecundidad de la plaga por plaguicidas ha sido registrada para uno o más productos químicos en áfidos (Lowery y Sears, 1986), trips (Morse y Zareh, 1991), ácaros Tetranychidae (Boykin y Campbell,

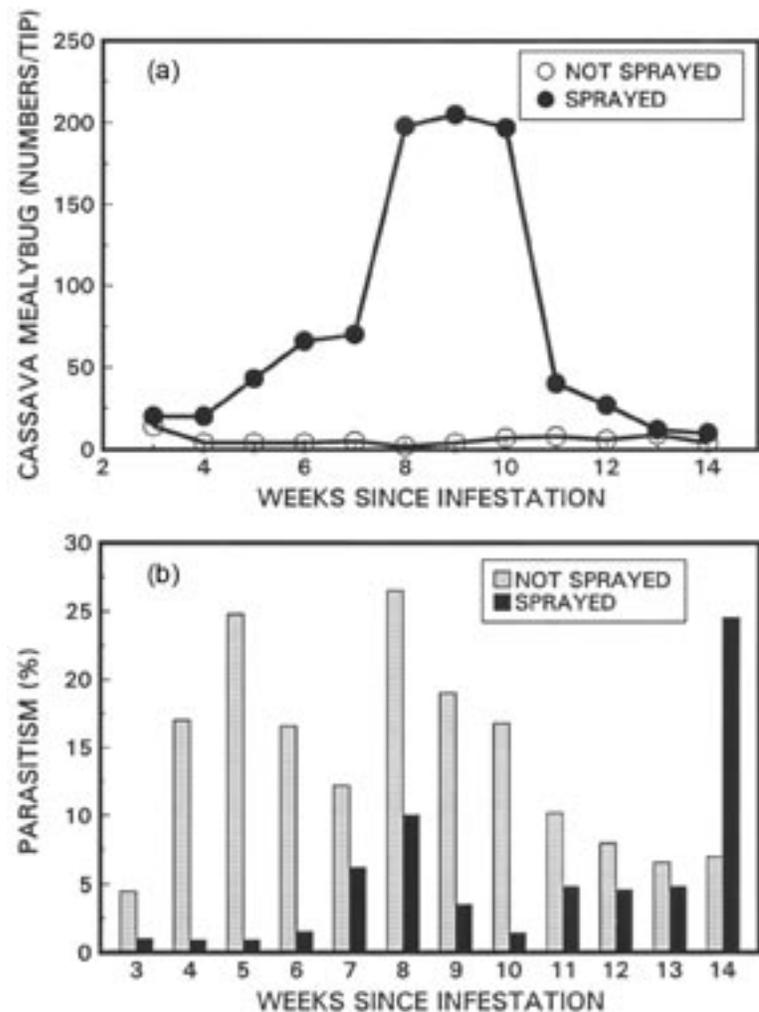


Figura 20-3. Los compuestos químicos selectivos pueden ser usados para demostrar el efecto de los enemigos naturales. Las densidades (a) del piojo harinoso de la yuca *Phenacoccus manihoti* Matille-Ferrero son más altas y el porcentaje de parasitismo (b) por *Apoanogyrus lopezi* (De Santis) es más bajo en plantaciones de yuca asperjadas, en comparación con las no asperjadas. (Tomado de Neuenschwander et al., 1986: *Entomologia Experimentalis et Applicata* 42: 133-138; redibujado de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

1982) y para fulgoroideos (Chelliah *et al.*, 1980). El estudio de Braun *et al.* (1987b) sobre la permetrina para su uso en yuca para suprimir los fitoseídos que atacan al ácaro fitófago *Mononychellus progresivus* Doreste en Colombia, es un buen ejemplo de cómo organizar un programa de pruebas de laboratorio para identificar los plaguicidas selectivos a usar en experimentos de exclusión de enemigos naturales. Finalmente, deben tomarse datos de campo sobre la densidad de los enemigos naturales en las parcelas asperjadas para demostrar que la técnica fue efectiva.

TABLAS DE VIDA PARA EVALUAR EL IMPACTO DE LOS ENEMIGOS NATURALES DE LOS ARTRÓPODOS

Las tablas de vida pueden ser usadas para organizar la información acerca de la mortalidad que afecta una población de artrópodos. Son útiles cuando el impacto de los enemigos naturales no puede ser medido directamente o cuando la importancia de varias fuentes de mortalidad necesita ser comparada. Las tablas de vida de insectos son divididas en líneas que corresponden a los estados de vida (como huevo, larvas pequeñas, larvas grandes, pupas, adultos) y en columnas que resumen los números que entran (l_x) y que mueren (d_x) en cada estado (sumado sobre la generación completa), con las causas de mortalidad separadas tanto como sea posible (ver **Tabla 20-1** con una muestra de tabla de vida).

Cada tabla de vida refleja una sola generación de la plaga. Para especies con traslape de generaciones, las tablas de vida pueden ser construidas para resumir los eventos por cada determinado tiempo. Cuando la información de la fecundidad de la plaga está disponible, el efecto de un enemigo natural puede ser expresado en términos de su efecto sobre la tasa de desarrollo de la población de la plaga (R_o). Las tasas de mortalidad pueden ser analizadas para ver si los factores particulares son dependientes de la densidad (ver el Capítulo 10) cuando una serie de tablas de vida está disponible (construida para poblaciones separadas, espacial o temporalmente). La siguiente discusión de tablas de vida es dividida en (1) conceptos y términos, (2) colecta de datos para la construcción de las tablas de vida, y (3) inferencias de las tablas de vida.

CONCEPTOS Y TÉRMINOS

Para entender las tablas de vida se requiere entender (1) la densidad vs el número total que entra a un estado, (2) el reclutamiento que entra y sale de un estado, (3) la mortalidad aparente, los valores de k y la tasa de ataque marginal, (4) tasa de crecimiento de la población, y (5) el análisis de factores claves.

- (1) Densidad vs el número total que entran a un estado. El número de animales presente en fechas individuales de muestra es llamado *densidad de la muestra* y es el tipo de datos de la población colectado más comúnmente. La densidad es el balance neto para la generación de todas las ganancias para los estados, menos todas las pérdidas a través de la emigración, muerte o muda a la fecha de la muestra. Las tablas de vida construidas a partir de los datos de densidad utilizan muestras colectadas para cada estado de la plaga desde cuando primero aparece hasta que ya no está presente. Los datos de densidad, siendo distribuidos normalmente, forman curvas en forma de campana (**Figura 20-4**) pero ni el valor mas alto ni la suma de todos los valores de las muestras es igual al valor llamado l_x en las tablas de vida (Van Driesche, 1983). Los datos de densidad deben ser analizados por métodos de *análisis de la frecuencia de los estados* para obtener un estimado de l_x (ver más adelante).
- (2) Tasa de reclutamiento y de pérdida. Debido a que los datos de densidad son parámetros complejos, generados por múltiples procesos de ganancia y pérdida, estimaciones más confiables de l_x o d_x pueden ser obtenidas por la medición

Tabla 20-1. Una muestra de tabla de vida, usando datos para *Pieris rapae* (L.) (según Van Driesche & Bellows, 1988). Para las definiciones de los encabezados de las columnas, ver Bellows et al. (1992b). (Reimpresa de Van Driesche, R. G. & T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

Estado	Estado		Mortalidad Aparente			Mortalidad Real			
	Factor	l_x	Factor d_x	Tasa de ataque marginal ^a	Estado q_x	Factor q_x	Estado d_x/l_0	Factor d_x/l_0	valor -k Factor
Huevo	10.6690	10.6690	0.1280	0.0120	0.0120	0.0120	0.0120	0.0120	0.0052
Larva	10.5410	10.5139	4.6607	0.8675	0.9974	0.4422	0.9855	0.4368	0.8777
Pupa	0.0271	0.0084	5.8532	0.9806	0.3100	0.5553	0.0008	0.5486	1.7122
Adulto	0.0187		0.0084	0.3100		0.3100		0.0008	0.1612
Fertilidad ^b	356.0								
Tasa Sexual ^b	0.5								
Progenie F1	3.3285								
R_0 (F1/P1)	0.3120								

^a La tasa marginal es calculada con las ecuaciones de Elkinton *et al.* (1992) para el caso de un parasitoide y de un depredador, donde se adjudica siempre al depredador la muerte de un hospedero atacado por ambos agentes, es decir, donde $c = 1$.

^b Valores de Norris (1935)

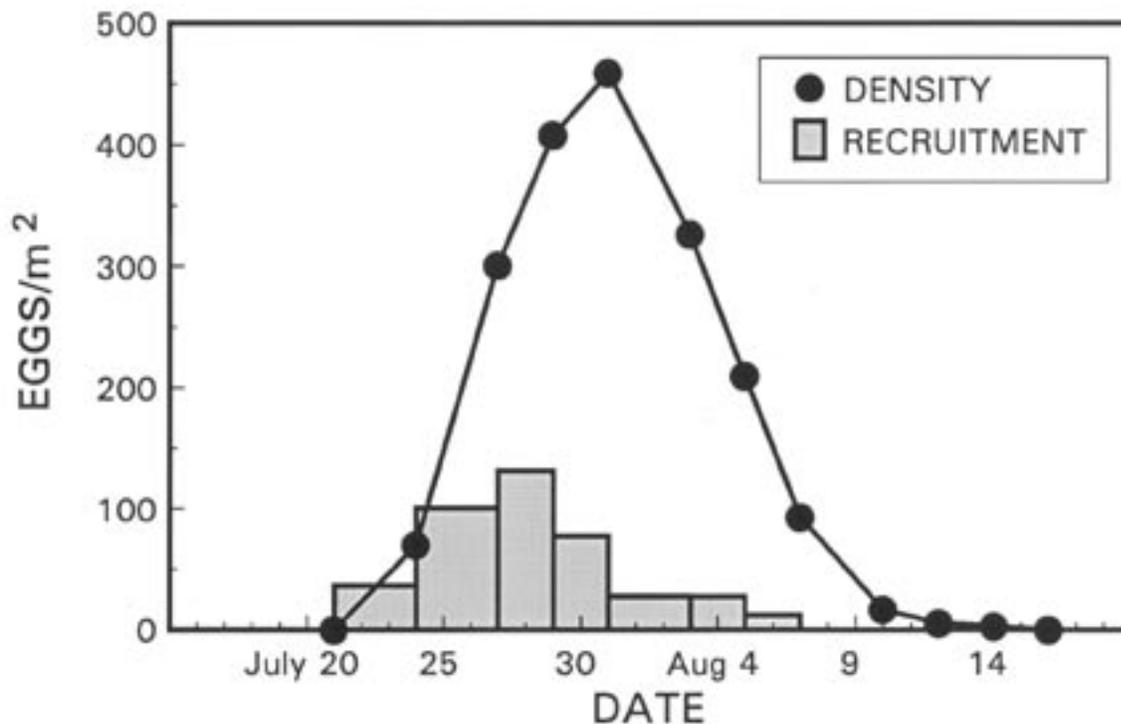


Figura 20-4. La densidad y el reclutamiento miden diferentes aspectos. Las tablas de vida incluyen el reclutamiento total por generación en sus columnas I_x , no la densidad en cualquier fecha en particular. Aquí se comparan la densidad y el reclutamiento diario de los huevecillos del escarabajo de Colorado de la papa *Leptinotarsa decemlineata* (Say) para una generación. (Tomado de Van Driesche *et al.*, 1989: *The Canadian Entomologist* 121: 291-300; redibujado de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

directa del número de animales que entran o que mueren en un estado particular, en períodos cortos de tiempo. Cuando tales mediciones son repetidas a través del período completo sobre el cual están ocurriendo ganancias o pérdidas, una ganancia total (llamada *reclutamiento*) o pérdida puede ser sumada directamente de los datos sin necesidad de un análisis complejo que invoque suposiciones irreales (tal como en el análisis de frecuencia de los estados). Ver la **Figura 20-5** para un modelo conceptual basado en reclutamiento y pérdidas para la construcción de una tabla de vida.

El reclutamiento ocurre durante cada estado de vida. Por ejemplo, la oviposición diaria *per capita* multiplicada por la densidad de hembras ovipositando, sería el reclutamiento diario para una población de huevos. El reclutamiento análogo para cada estado subsiguiente podría ocurrir debido al desarrollo y a la muda. La depredación diaria (como los animales comidos por unidad de muestra, no el porcentaje de los comidos) sumado al período completo durante el cual un estado es disponible para ser atacado, estima la d_x para la depredación del estado muestreado.

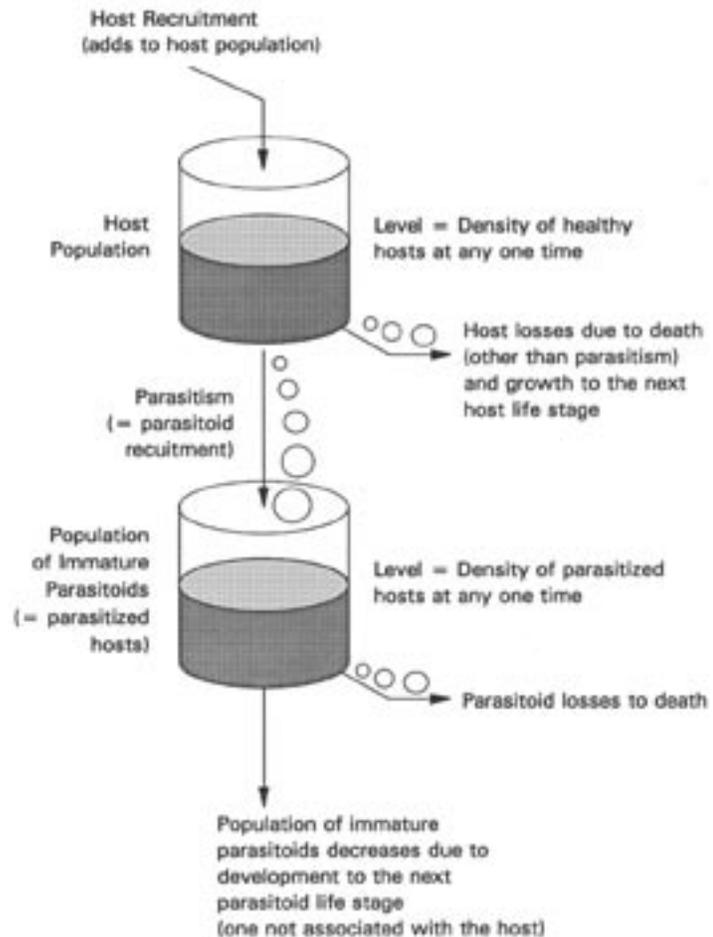


Figura 20-5. Un modelo conceptual de reclutamiento para una población hospedera, junto con las pérdidas, resulta en la densidad del hospedero momento a momento, con enlace a la población de hospederos parasitados (cuya densidad está determinada similarmente por el reclutamiento, conforme el parasitoide oviposita en los hospederos, y por las pérdidas). Redibujado de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

- (3) Mortalidad aparente, valores k y tasa de ataque marginal. La forma usual para estimar las tasas de mortalidad dentro de una tabla de vida es d_x/l_x , donde d_x es el número de animales observado para morir dentro de un estado dado, desde un factor de mortalidad particular y l_x es el número que entró al estado en el transcurso de la generación. Esto es llamado *mortalidad aparente*, la cual también puede ser expresada por conveniencia computacional como *valores k* , donde $k = -\log(1 - \text{mortalidad aparente})$. Los valores K son aditivos, de manera que el valor- K para la mortalidad está dado por $K = k_1 + k_2 + \dots + k_n$, donde cada componente es el valor para una fuente particular de mortalidad.

Cuando sólo una fuente de mortalidad afecta un estado, la mortalidad aparente ofrece una estimación precisa. Sin embargo, si dos o más fuentes de mortalidad actúan juntas dentro un estado, la mortalidad aparente no refleja adecuadamente la fuerza de cada agente porque los factores superpuestos se enmascaran uno al otro. Aunque algunas plagas individuales serán afectadas por dos o más fuentes de mortalidad, cada una morirá por sólo una causa. En tales casos, la tasa de mortalidad que está detrás de la tasa de mortalidad aparente observada, puede ser expresada como la *tasa de ataque marginal* (Royama, 1981; Carey, 1989, 1993; Elkinton *et al.*, 1992). La tasa de ataque marginal es definida como el nivel de mortalidad de un agente que podría haber ocurrido si el agente hubiera actuado solo (**Figura 20-6**). Para algunos tipos de agentes de control, como los parasitoides, esto es equivalente al

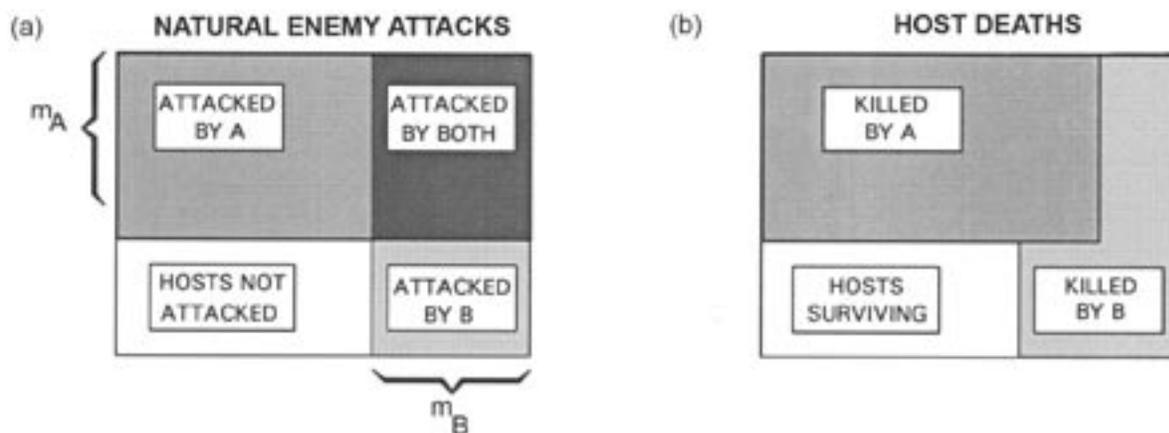


Figura 20-6. En las poblaciones sujetas a dos (o más) factores de mortalidad contemporáneos (aquí, los factores A y B), el número atacado por cada factor (a) excederá el número matado por cada uno (b) porque algunos individuos serán atacados por ambos factores, pero necesariamente debe morir por uno solo. El cuantificar el efecto de cada factor requiere la estimación de la tasa de ataque marginal (m) para cada factor. (Tomado de Elkinton *et al.*, 1992: *Researches on Population Ecology* 34: 29-44; redibujado de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

número de hospederos atacados (ovipositados), aún cuando algunos serán después matados por otros agentes (como los depredadores) en lugar que por el parasitismo. Una ecuación general para calcular la tasa de ataque marginal, m , para factores contemporáneos es dada por Elkinton *et al.* (1992):

$$m_i = 1 - (1-d)^{d_i/d}$$

donde m_i es la tasa marginal para el factor i , d_i es la tasa de muertes observadas del factor i , y d es la tasa de muertes de todas las causas combinadas. Estos cálculos se aplican a una amplia variedad de casos (p. ej., parasitoides múltiples, parasitoides y depredadores) y a varios factores contemporáneos. Los cálculos ligeramente modificados proporcionan las tasas marginales para otros casos especiales (Elkinton *et al.*, 1992).

- (4) Tasa de crecimiento de la población. El impacto de un nuevo agente de biocontrol puede ser resumido al computar el cambio que causa a la tasa de cre-

cimiento de la población de la plaga. La tasa de crecimiento de la población puede ser expresada como la **tasa de incremento neto (R_0)** intergeneracional o como la **tasa intrínseca de incremento natural instantánea (r_m)** (Southwood, 1978). R_0 es el número de veces que una población incrementa o decrece de una generación a la siguiente. El incremento de las poblaciones tienen valores de R_0 arriba de 1 mientras que los valores abajo de uno significan que la población está decreciendo en la proporción expresada (p. ej., un valor de 0.8 significa un decremento de 8/10 del valor original). La tasa instantánea r_m es la tasa de incremento por unidad de tiempo (más bien que por generación). Cualquier valor arriba de 0 indica una población en aumento, mientras que poblaciones que disminuyen tienen valores debajo de 0. Si están disponibles tablas de vida para poblaciones con y sin un enemigo natural de interés, la diferencia en la tasa de crecimiento de las dos poblaciones es una medida eficaz y directa del impacto del enemigo natural (ver Van Driesche *et al.*, 1994 para este ejemplo).

- (5) **Análisis de factores clave.** El análisis de factores claves comúnmente es mal entendido como un medio para identificar el factor que define la densidad típica de la población. No lo es. Más bien es un procedimiento usado para identificar cuál de los factores de mortalidad observados para algunas generaciones de una plaga, ha contribuido más a la variación intergeneracional en la mortalidad total (Morris, 1959; Varley y Gradwell, 1960). La forma común del análisis de factores claves (Varley y Gradwell, 1960) es gráfica. Para una serie de tablas de vida abarcando varias generaciones, cada fuerza del factor de mortalidad es expresada como una serie de valores k (uno por factor por generación), junto con la serie de valores k para la mortalidad total (el valor K , con mayúscula). El factor de mortalidad cuyo patrón se parece más al de mortalidad total es llamado el *factor clave*. Las variaciones en este procedimiento han sido desarrolladas para poder hacer una regresión de las mortalidades individuales contra la mortalidad total, donde el factor con la pendiente más grande es el factor clave (Podoler y Rogers, 1975; Manly, 1977).

Los agentes exitosos de control biológico no necesitan ser factores clave y los factores clave no necesariamente regulan el equilibrio de la densidad de la plaga. Este concepto puede ser entendido fácilmente a través de un ejemplo. Considere una población de insectos sujeta a dos fuentes de mortalidad (**Tabla 20-2**), un parasitoide común de huevos que mata consistentemente del 97-99% de todos los huevos en cada generación y un patógeno fungoso que mata de 0 a 80% de las larvas en varios años. La enfermedad fungosa es el factor clave (ver **Figura 20-7**) porque proporciona la mayor variación entre los años. Sin embargo, el parasitoide de huevos logra, en una forma consistente, la mayoría de la mortalidad estableciendo la densidad promedio y su remoción resultaría en el mayor cambio en la densidad promedio de los insectos.

Tabla 20-2. Mortalidad hipotética de dos agentes que actúan en estados de vida separados (k_1 en huevecillos, k_2 en larvas) en una serie de generaciones (sujeta al análisis del factor clave en la **Fig. 20-7**) (Reimpresión de Van Driesche, R. G. & T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso).

Generación	Número de huevecillos	Proporción de mortalidad	Número de larvas	Proporción de mortalidad	Número de adultos	Fecundidad (huevecillos/hembra)	k_1	k_2	Total
1	1000.00	0.985	15.00	0.400	9.00	100	1.82	0.22	2.05
2	900.00	0.985	13.50	0.800	2.70	100	1.82	0.70	2.52
3	270.00	0.975	6.75	0.140	5.81	100	1.60	0.07	1.67
4	580.50	0.980	11.61	0.060	10.91	100	1.70	0.03	1.73
5	1091.34	0.975	27.28	0.800	5.46	100	1.60	0.70	2.30
6	545.67	0.985	8.19	0.260	6.06	100	1.82	0.13	1.95
7	605.69	0.980	12.11	0.000	12.11	100	1.70	0.00	1.70
8	1211.39	0.980	24.23	0.320	16.47	100	1.70	0.17	1.87
9	1647.49	0.985	24.71	0.400	14.83	100	1.82	0.22	2.05
10	1482.74	0.980	29.65	0.600	11.86	100	1.70	0.40	2.10

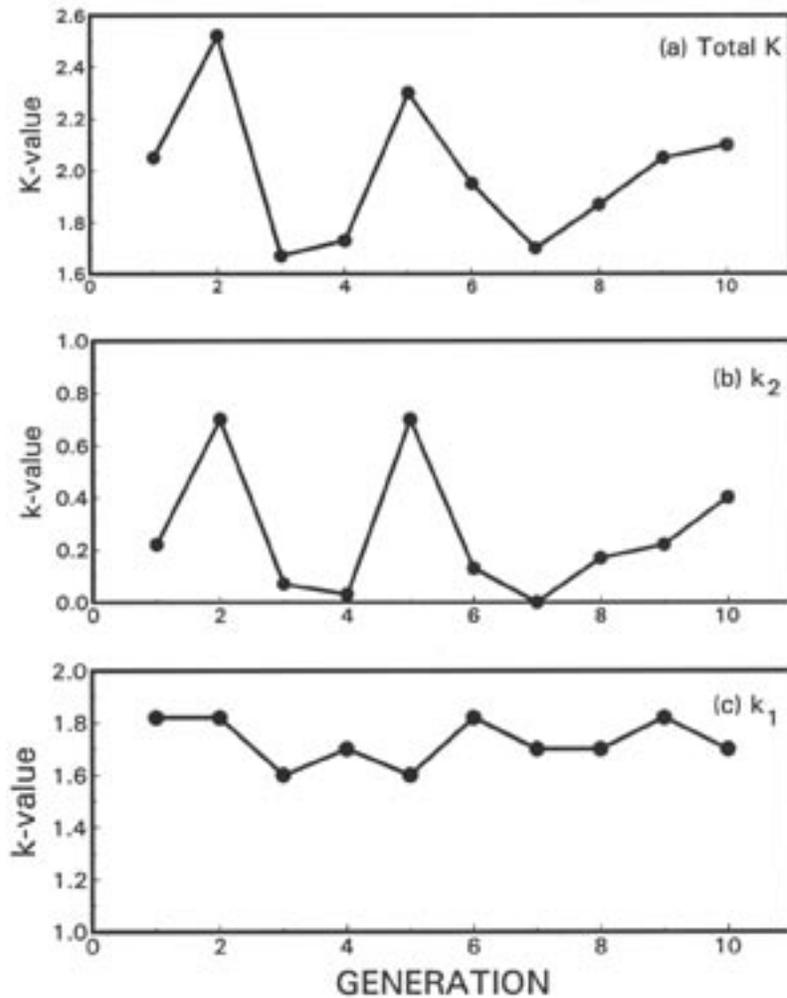


Figura 20-7. Gráfica del análisis del factor clave para una población hipotética incluida en el **Tabla 20-2**. En este caso, el factor clave, por definición, es el factor 2 (b) porque es el factor de mortalidad individual que más cercanamente se acopla al patrón de mortalidad total K (a). Sin embargo, el factor 1 tiene un impacto promedio mucho más grande sobre la población y si es adicionado o removido causaría el mayor cambio en la densidad de la plaga promedio. (Retomado de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso)

COLECTANDO DATOS PARA CONSTRUIR LAS TABLAS DE VIDA

En las tablas de vida, las filas representan estados de desarrollo de la plaga o períodos de tiempo en su desarrollo. Las columnas enlistan el número de individuos vivos de la plaga que entran a un estado dado (I_x), que mueren en un estado (d_x) y la división de estas muertes dentro del número causado por cada tipo de mortalidad reconocible. Las columnas adicionales reformulan la mortalidad como tasas para una fácil comparación, tal como la *mortalidad aparente* (basada en la disminución dentro de cada

estado de vida sucesivo, d_{xi}/l_{xi}), la *mortalidad real* (basada en la disminución desde el primer estado de vida, d_{xi}/l_{x_0}) y la *tasa de ataque marginal* (contando los ataques contemporáneos dentro de un estado de vida por dos o más factores). Existen dos métodos principales usados para obtener las estimaciones para los valores de l_x y d_x requeridos para la construcción de las tablas de vida: (1) el análisis de frecuencia de los estados de vida y (2) la medición directa del reclutamiento.

- (1) Análisis de frecuencia del estado de vida. Los métodos que intentan obtener estimaciones para l_x o d_x a partir de grupos de datos de densidad, son llamados métodos de análisis de frecuencia de estados; una serie de métodos han sido publicados (Richards y Waloff, 1954; Dempster, 1956; Richards *et al.*, 1960; Southwood y Jepson, 1962; Kiritani y Nakasuji, 1967; Manly, 1974, 1976, 1977, 1989; Ruesink, 1975; Bellows y Birley, 1981; Bellows *et al.*, 1982; ver Southwood, 1978, para revisiones). Dos métodos, el método gráfico de Southwood y Jepson (1962) (Bellows *et al.*, 1989) y el método de Richards y Waloff (Van Driesche *et al.*, 1989) han sido modificados para permitir el cálculo del número de individuos de la plaga que entran a un estado de vida y del número del estado de la plaga atacado por un enemigo natural específico. El uso de estos métodos genera estimaciones de los valores deseados pero dependen de una serie de suposiciones y la exactitud de las estimaciones de la frecuencia de los estados raramente es determinada independientemente.
- (2) Estimación del reclutamiento. La alternativa al análisis de la frecuencia de estados es la medición directa del reclutamiento en cada estado. Más bien que la medida, por ejemplo, del número de huevecillos presentes en cada una de las series de datos de muestreo, el número de nuevos huevecillos colocados por período de tiempo pueden ser medidos en el período completo durante el cual ocurre la oviposición. Sumada a través del período oviposicional completo, la tasa de oviposición específica de un tiempo da la oviposición generacional total (l_x para el estado de huevecillo), tal como es requerido para su uso en las tablas de vida. Las medidas simultáneas de los números de muertes por causas específicas durante cada intervalo de tiempo, permiten una estimación total similar de los factores de mortalidad en particular. La relación de estos dos valores mide a d_x , la tasa de mortalidad en el estado debido al factor (Van Driesche y Bellows, 1988). Existen métodos de muestreo para medir el reclutamiento para varios estados de vida y especies; el método puede ser aplicado donde la biología de las especies permita concebir enfoques de muestreo eficientes (Lopez y Van Driesche, 1989; Van Driesche *et al.*, 1990).

INFERENCIAS DE LAS TABLAS DE VIDA

Pueden hacerse inferencias de una o de una serie de tablas de vida que ilustren acerca de la importancia de enemigos naturales en particular: (1) ¿cuánta mortalidad causa el enemigo natural en relación a otros factores?, (2) si la mortalidad por una nueva fuente es compensada por los cambios en las tasas de mortalidad causadas por otras fuentes, y (3) si el nuevo factor ha bajado la tasa de crecimiento de la población de la plaga por abajo del reemplazo ($R_0 = 1$). Las tablas de vida para insectos invasores

pueden revelar el grado de ataque por los enemigos naturales y las diferencias en la fecundidad o en las tasas de sobrevivencia, en relación a las ocurridas en el rango nativo de distribución, proporcionando una base racional para desarrollar estrategias de manejo integrado de plagas (p. ej., Toepfer y Kuhlmann, 2006).

TABLAS DE VIDA EMPAREJADAS

Cuando las tablas de vida emparejadas son construidas con base en parcelas con y sin un enemigo natural, el impacto del enemigo natural en el crecimiento de la población puede ser medido directamente. Este enfoque ha sido empleado para evaluar el efecto de los parasitoides introducidos de la mosca prieta de los cítricos, *A. woglumi*, en Florida (Dowell *et al.*, 1979), del depredador *Mesocyclops longisetus* Thibaud sobre los estados inmaduros de *Aedes aegypti* (L.) en llantas en Yucatán, México (Manrique-Saide *et al.*, 1998) y de los parasitoides nativos del minador manchado de la manzana *Phyllostonyx crataegella* (Clemens) en Massachusetts (Van Driesche y Taub, 1983). En el caso de *P. crataegella*, las tablas de vida fueron construidas para parcelas no tratadas, donde los parasitoides estuvieron presentes (**Tabla 20-3**) y para parcelas tratadas con plaguicidas, donde los parasitoides fueron casi eliminados (**Tabla 20-4**). Las tablas de vida de las parcelas no tratadas indicaron que el parasitismo fue una fuente sustancial de mortalidad y que la tasa neta de incremento (R_0) fue 1.8. Cuando el parasitismo fue eliminado de esta tabla de vida (**Tabla 20-5**) R_0 se incrementó a 7.7. En las parcelas asperjadas, sin parasitismo (**Tabla 20-4**), una tasa real de incremento de 9.41 fue observada, similar al valor hipotético.

Tabla 20-3. Tabla de vida de la primera generación de *Phyllonorycter crataegella* (Clemens) en una huerta de manzana sin asperjar en Buckland, Massachusetts (EU) (tomada de Van Driesche & Taub, 1983). (Reimpresa de Van Driesche, R. G. & T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

Estado	Estado				Mortalidad aparente				Mortalidad Real				Valor-k		
	Factor	I_x	d_x	Tasa de ataque marginal ^a	Estado	Factor	q_x	Estado	Factor	Estado	Factor	Estado	Factor	Estado	Factor
Huevecillo		283	6		0.021		0.021	0.021		0.021		0.021		0.009	
	Infertilidad ^b		6	0.021		0.021		0.021		0.021		0.021		0.009	
Larva pequeña		277	63		0.227		0.227	0.223		0.126		0.123		0.112	
	Parasitismo		35	0.134		0.101		0.098		0.101		0.098		0.050	
	Residual		28	0.108		0.785		0.594		0.654		0.494		0.567	
Larva grande		214	168		0.729		0.206	0.000		0.130		0.098		0.100	
	Parasitismo residual		140	0.729		0.000		0.000		0.130		0.098		0.100	
Pupa ^b		46	0												
Adultos		46													
Tasa Sexual ^b		0.50													
Fertilidad ^b		22													
F1 progenie		505													
R_0		1.78													

^a Las tasas marginales son calculadas usando las ecuaciones de Elkinton *et al.* (1992) para el caso de un parasitoide y un depredador, donde se adjudica siempre al depredador la muerte de un hospedero atacado por ambos agentes.

^b Valores para *P. blancardella* de Pottinger & LeRoux (1971).

Tabla 20-4. Tabla de vida de la primera generación de *Phyllonorycter crataegella* (Clemens) en una huerta de manzana asperjada en Buckland, Massachusetts (EU) (tomada de Van Driesche & Taub, 1983). (Reimpresa de Van Driesche, R. G. & T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

Estado	Factor	Estado		Mortalidad aparente			Mortalidad real			Valor-k	
		l_x	d_x	Estado q_x	Factor q_x	Estado d_x/l_0	Factor d_x/l_0	Estado d_x/l_0	Factor d_x/l_0	Estado	Factor
Huevoecillo		433	9	0.021		0.021		0.021		0.009	
	Infertilidad b		9		0.020		0.020		0.020		0.009
Larva pequeña		424	19	0.045		0.044		0.044		0.020	
	Parasitismo		1		0.002		0.002		0.002		0.001
	Residual		18		0.042		0.041		0.041		0.019
Larva grande		405	34	0.084		0.079		0.079		0.038	
	Parasitismo residual		17		0.041		0.039		0.039		0.019
Pupa b		371	0	0.000		0.000		0.000		0.000	
Adultos		371									
Tasa Sexual b		0.50									
Fertilidad b		22									
F ₁ progenie		4072									
R ₀		9.41									

^a La tasa marginal es calculada con las ecuaciones de Elkinton *et al.* (1992) para el caso de un parasitoide y un depredador, donde se adjudica siempre al depredador la muerte de un hospedero atacado por ambos agentes.

^b Valores para *P. blancardella* de Pottinger & LeRoux (1971).

Tabla 20-5. Tabla de vida de la primera generación de *Phylloxera crataegella* (Clemens) en una huerta de manzana no asperjada en Buckland, Massachusetts (EU), modificada al eliminar la mortalidad por parasitismo (Tomada de Van Driesche & Taub, 1983). (Reimpresión de Van Driesche, R. G. & T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

Estado	Factor	Estado		Mortalidad aparente			Mortalidad real			Valor-k	
		l_x	d_x	Estado	Tasa de muerte marginal ^a	Factor	Estado	Factor	Estado	Factor	Estado
				q_x	d_x	q_x	d_x/l_0	d_x/l_0	d_x/l_0		
Huevecillo	Infertilidad ^b	283	6	0.021	6	0.021	0.021	0.021	0.021	0.009	0.009
Larva pequeña	Parasitismo residual	277	28	0.101	0	0.000	0.099	0.000	0.099	0.046	0.000
Larva grande	Parasitismo residual	249	51	0.206	28	0.101	0.180	0.099	0.180	0.100	0.046
Pupa ^b	Parasitismo residual	198	0	0.000	0	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Adultos		198	0	0.000	51	0.206	0.000	0.206	0.180	0.180	0.100
Tasa Sexual ^b		0.50	0	0.000	0	0.000	0.000	0.206	0.000	0.000	0.000
Fertilidad ^b		22	0	0.000	0	0.000	0.000	0.206	0.180	0.180	0.100
F ₁ progenie		2178	0	0.000	0	0.000	0.000	0.206	0.180	0.180	0.100
R ₀		7.70	0	0.000	0	0.000	0.000	0.206	0.180	0.180	0.100

^a La tasa marginal es calculada con las ecuaciones de Elkinton *et al.* (1992) para el caso de un parasitoide y un depredador, donde se adjudica siempre al depredador la muerte de un hospedero atacado por ambos agentes.
^b Valores para *P. blancardella* de Pottinger & LeRoux (1971).

EVALUANDO LOS EFECTOS DE LOS AGENTES DE CONTROL BIOLÓGICO DE MALEZAS

TIPOS DE IMPACTOS MEDIDOS

Cuando se evalúan los efectos de los insectos herbívoros o de patógenos fúngicos sobre las plantas, se requiere un enfoque fundamentalmente diferente (comparado con la evaluación de los insectos que son agentes de biocontrol) porque el impacto en el funcionamiento de las plantas que potencialmente tienen efectos en el nivel de la población, incluye un amplio rango de procesos. McClay (1995) recomendó poner atención a los siguientes cuatro elementos: (1) evaluar la maleza no el agente, (2) evaluar las poblaciones de la maleza no plantas individuales, (3) evaluar en el campo, y (4) probar la responsabilidad del agente. Los siguientes parámetros pueden ser usados para medir estos impactos.

- (1) Muerte. La planta muerta, a diferencia del insecto muerto, no es el criterio usual por el cual es medido el impacto del agente control de malezas. En la mayoría de los casos, la planta muerta, aun cuando esto ocurre, puede ser parte de un proceso prolongado, con la biomasa de la planta declinando de afuera hacia adentro a través de un tiempo considerable. En lugar de medir plantas muertas directamente, se usan los cambios a través del tiempo de la densidad, biomasa o cobertura. Story *et al.* (2006), por ejemplo, demostraron que la densidad de la centaurea manchada declinó en dos sitios en 99% y 77%, después de que el picudo de la raíz *Cyphocleonus achates* (Fahraeus) se incrementó dramáticamente en dichos sitios.

Los conteos de plantas muertas pueden ser registrados más fácilmente en experimentos pequeños en macetas de jardín. Wenziker *et al.* (2003), mientras evaluaban al picudo de la corona *Mortadelo horridus* Alonso-Zarazaga & Sanchez-Ruíz en cardos en macetas en Australia, registraron 17% y 26% de mortalidad de *Carduus pycnocephalus* L. y de *Carduus tenuiflorus* Curtis, respectivamente. De igual forma, Tomley y Evans (2004), al marcar plantas individuales de *Cryptostegia grandiflora* (Roxburgh) R. Brown, determinaron que el 75% de las plantas murieron en un sitio de campo debido a los efectos combinados del estrés ambiental y de una roya introducida, *Maravalia cryptostegiae* (Cummins) Ono, mientras que en otros sitios más favorables, las plantas compensaron la defoliación asociada.

Para algunos propósitos, los órganos de las plantas (hojas, yemas, cápsulas de semillas, etc.) pueden ser vistos como poblaciones que pasan por natalidad y mortalidad (Harper, 1977, 1981) y los cambios en sus números pueden ser observados más fácilmente que los cambios en los números de las plantas completas. Por ejemplo, las marañas de lirio acuático *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms-Laub consisten principalmente de hojas conspicuas grandes que funcionan como flotadores. Éstas son secuencial y continuamente producidas en brotes individuales y las plantas deben retener un complemento

foliar constante, con la producción de hojas balanceando la senescencia, de lo contrario las plantas se hundirían (Center y Van, 1989). Center (1981, 1985) y Center y Van (1989) demostraron que los agentes de control biológico disminuyeron las tasas de producción de hojas en relación a la senescencia de las hojas y éste fue el mecanismo detrás del impacto observado (el hundimiento de las marañas de plantas).

- (2) Crecimiento reducido. Los agentes de control biológico a veces afectan a las plantas en formas sutiles, reduciendo el crecimiento aún cuando no hayan signos evidentes de deterioro de las plantas. La detección de estos efectos puede ser complicada en asentamientos naturales, debido a la dificultad del establecimiento y del mantenimiento satisfactorio de testigos libres de agentes de control, pero cuando se hace apropiadamente, los datos que provengan de ellos frecuentemente son definitivos (McClay, 1995). Franks *et al.* (2006), usando jaulas, fueron capaces de demostrar bajo condiciones de campo casi naturales que el psílido introducido *Boreioglycaspis melaleuca* Moore, no el picudo *O. vitiosa*, redujo el crecimiento de plántulas de *Melaleuca quinquenervia* [Cavier] Blake. Tomley y Evans (2004) marcaron plantas individuales de *C. grandiflora* para monitorear el efecto en su crecimiento por el hongo introducido, la roya *M. cryptostegiae*. Ellos documentaron una marcada disminución en el crecimiento, especialmente en áreas de alta precipitación. De igual forma, Goolsby *et al.* (2004a), usando plantas en macetas, demostraron que el ácaro eriófido *Floracarus perrepae* Knihinicki & Boczek tuvo el potencial de reducir el crecimiento del helecho trepador del Viejo Mundo. Briese (1996) demostró el potencial de un picudo barrenador de tallos (*Lixus cardui* Olivier) para suprimir el crecimiento de cardos del género *Onopordum*, en plantas en jaulas individuales en una población natural en campo. Dennill (1985) comparó el desarrollo de tallos con y sin agallas de *Acacia longifolia* (Andr.) Willd. Al hacerlo, pudo determinar que la formación de agallas de yemas causadas por la avispa *Trichilogaster acaciaelongifoliae* Froggatt no solo redujo la producción de semillas sino que suprimieron el desarrollo vegetativo.
- (3) Cambio en biomasa. La biomasa puede ser útil como una forma métrica para evaluar el efecto de la herbivoría, reflejada como pérdida de crecimiento o destrucción de tejidos. Además, la distribución de la biomasa de una planta entre las partes de la misma puede revelar su respuesta a la herbivoría, tal como un desarrollo compensatorio o estrategias reproductivas alteradas. Los cambios en la biomasa por unidad de área de habitat frecuentemente pueden ser medidos fácilmente, aunque si el muestreo destructivo es usado, esto excluye las mediciones repetidas de la misma unidad. La alometría, en donde las mediciones no destructivas de una característica correlacionada de una planta (como la altura) pueden ser usadas para estimar la biomasa, puede utilizarse cuando exista la necesidad de seguir la biomasa de una planta a través del tiempo (p. ej., Van *et al.*, 2000). La biomasa integra todos los aspectos de la biología de la planta y de la dinámica de poblaciones. La biomasa del lirio acuático por unidad de área de superficie del agua, por ejemplo, integra la densidad de la

población y la estatura de la planta en una sola medida. La disminución en la biomasa puede preceder a los cambios en el porcentaje de la cobertura y puede ser una señal temprana del impacto de un agente de control biológico.

- (4) Cambios en el porcentaje de la cobertura. Para las plantas, la proporción de tierra o superficie del agua que está cubierta por las especies invasoras es una estimación significativa, fácilmente medida, de la población de la plaga. Puede ser medida a nivel local, usando aros o cuadrantes colocados en la superficie, a escalas intermedias usando aparatos GPS para mapear los cambios en las infestaciones, o a nivel panorámico con fotografía aérea o aún imágenes satelitales.
- (5) Reducción de semillas. En muchos proyectos de control biológico de plantas, algunos enemigos naturales son liberados para atacar semillas u otras partes reproductivas de la planta. Los picudos y las moscas, por ejemplo, destruyen las semillas en desarrollo en las cápsulas de los cardos. Su impacto es medido directamente al contar el porcentaje de cápsulas de semillas infestadas, dentro de cada clase de tamaño de cápsulas, y entonces se determina la producción de semillas en las cápsulas infestadas, comparados con las no infestadas. El daño a otras partes de la planta también puede resultar en la reducción de semillas. Briese (1996), por ejemplo, demostró que el ataque por los picudos barrenadores de tallos *L. cardui* ocasionó la producción de menos cápsulas de semillas en los cardos *Onopordum*, los cuales fueron más pequeñas, sufrieron altos niveles de aborto y formaron un 80% de semillas poco viables. Pratt *et al.* (2005) estimaron que los árboles de melaleuca no afectados tuvieron 36 veces más posibilidades de producir flores que los árboles afectados por *O. vitiosa*. Una simple defoliación por este picudo causó un 80% de reducción en el número de estructuras reproductivas y los árboles afectados por la herbivoría produjeron un 54% menos de cápsulas de semillas. En otros casos, los agentes pueden cambiar la biomasa de la planta o la estatura, sin reducir la producción de semillas (p. ej., Hoffmann *et al.*, 1998b).
- (6) Tamaño del banco de semillas. Una medida de la reducción en la producción de semillas es la disminución del almacén de semillas acumuladas (banco de semillas) en el suelo. Usando los experimentos de exclusión con insecticidas, Dhileepan (2001) encontró que solamente el 3% de las plantas de la semilla de *Parthenium hysterophorus* L., presente en las parcelas al inicio de la estación de desarrollo, sobrevivieron para producir flores (y en consecuencia semillas) para el fin de la estación en un sitio, debido a la exposición a los agentes de control biológico. Esto contrastó con el 45% de sobrevivencia en las parcelas donde los agentes de control biológico fueron excluidos. La exclusión de insectos del biocontrol resultó en un incremento de siete veces en el banco de semillas del suelo para la siguiente estación, mientras que no hubo incremento en los bancos de semillas presentes en las parcelas con control biológico.

En el caso de *A. longifolia*, antes de la introducción de la avispa de las agallas de las yemas *T. acacialongifoliae*, la densidad de semillas en el suelo alcanzó 45,800 semillas/m² (Dennill y Donnelly, 1991). Estas semillas son

de larga vida y son estimuladas por el fuego para germinar en masa, lo cual ocurre frecuentemente en la bioma fynbos de El Cabo en Sudáfrica, el cual es rico florísticamente. Las agallas causadas por la avispa redujeron la producción de semillas casi hasta cero en algunos sitios (Dennill y Donnelly, 1991), de manera que los bancos de semillas llegaron a vaciarse progresivamente. En forma similar, *Mimosa pigra* L. produjo bancos de semilla en el norte de Australia que variaban de 8,500 a 12,000 semillas/ m² (Lonsdale *et al.*, 1988). La polilla barrenadora de ramitas *Neurostrota gunniella* Busck redujo la cantidad de semillas tanto como un 60%, reduciendo su ingreso al banco de semillas (Lonsdale y Farrell, 1998). Paynter (2005) demostró que una polilla barrenadora de tallos, *Carmenta mimosa* Eichlin & Passoa, redujo los bancos de semillas en sitios de llanura inundable desde casi 7,000 semillas/m² a menos de 3,000 semillas/m².

- (7) Cambio en las reservas de nutrientes. La pérdida de nutrientes almacenados reduce la capacidad de las plantas afectadas para competir con otras plantas, para desarrollarse y para producir semillas. Los nutrientes de las plantas perennes son almacenados en varios órganos, incluyendo raíces y hojas (especialmente en las coníferas). El impacto de la herbivoría en el almacén de nutrientes puede incluir (1) la reducción en el almacén a través de la reducción en la fotosíntesis, causada por la defoliación, y (2) el daño directo a los órganos de almacenamiento por los insectos que se alimentan directamente en las raíces o que consumen las agujas de las coníferas. La evaluación del impacto en las reservas de los nutrientes puede ser efectuada midiendo el tamaño de los órganos de almacenamiento o evaluando químicamente la cantidad de almidones o de otras reservas. Katovich *et al.* (1999), por ejemplo, demostraron que la defoliación por *Galerucella* spp. reduce los niveles de sucrosa y de las reservas de almidón en las raíces y en las coronas de *Lythrum salicaria* L.
- (8) Función del sistema vascular. Algunos herbívoros afectan el transporte de agua dentro de las plantas al dañar directamente el sistema vascular o al introducir los patógenos que lo hacen. El efecto de tal interrupción puede ser la muerte de ramas o de la planta completa. La medición de este efecto puede ser basada en la muerte de plantas individuales o en el debilitamiento de las ramas.
- (9) Defoliación y tasas bajas de fotosíntesis. La medición de la fotosíntesis bajo condiciones de campo es posible pero técnicamente es más compleja que algunas de las otras medidas de impacto mencionadas aquí. Si la reducción resulta por la simple pérdida de área fotosintética, esto puede ser adecuado para simplemente cuantificar la defoliación como un porcentaje del área foliar disponible. Sin embargo, las plantas frecuentemente pueden compensar la pérdida de follaje, de manera que la defoliación no necesariamente resulte en una reducción comparable de la fotosíntesis. También los insectos succionadores o formadores de agallas pueden reducir la fotosíntesis, incluso sin defoliación. Las mediciones de la fotosíntesis de las plantas pueden ser efectuada en plantas de campo, comparando plantas normales y plantas afectadas de tamaño similar. Florentine *et al.* (2005), por ejemplo, utilizaron medicio-

nes del intercambio de gases en las hojas de plantas de *P. hysterophorus* para determinar los efectos de las formaciones de agallas por la polilla *Epiblema strenuata* Walker. Encontraron que las agallas redujeron la fotosíntesis neta en un 80-92%, dependiendo del estado de vida de la planta. Doyle *et al.* (2002) determinaron que 10-30% del daño foliar a *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle por la mosca minadora de hojas *Hydrellia pakistanae* Deonier, causó un 30-40% de la reducción en la fotosíntesis, dejando solamente lo suficiente para los requerimientos respiratorios diarios. El daño de 70-90% de las hojas redujo la fotosíntesis cerca del 60%, dejando insuficientes fotosintatos para alcanzar las demandas respiratorias, conduciendo al posible fallecimiento de las plantas.

- (10) Incremento de la susceptibilidad a los patógenos. La alimentación de los insectos puede reducir el desempeño de la planta al facilitar las infecciones por patógenos. Charudattan *et al.* (1978) encontraron que las plantas de lirio acuático infestadas con el picudo *N. eichhorniae* Warner y el ácaro *Orthogalumna terebrantis* Wallwork, estuvieron más enfermas que las plantas no infestadas con estos artrópodos. Estas enfermedades fueron causadas por hongos patógenos así como por bacteria de pudrición blanda que causan pudriciones de la corona y de la raíz.
- (11) Incremento de la susceptibilidad al estrés físico. En algunos casos, la herbivoría disminuye la tolerancia de la planta al estrés ambiental. Las especies de *Eucalyptus* desarrolladas en el sur de California, una región con sequía de verano (en contraste al verano más húmedo en los rangos nativos de distribución de muchas especies de *Eucalyptus*), mostraron poca capacidad para tolerar al ataque al barrenador junto con la sequía de verano, mientras que fueron capaces de tolerar cualquiera de los dos solos (Hanks *et al.*, 1999). La evaluación de tal impacto puede ser registrada usando medidas como la tasa de muerte de la planta o el porcentaje de cobertura, en parcelas con el insecto y con estrés abiótico, comparadas con parcelas con sólo el estrés abiótico.
- (12) Disminución en la capacidad de competencia. La capacidad reducida para competir con otras plantas es una medida secundaria de impacto. Esta disminución puede ser causada por cualquiera o por todos los cambios descritos a continuación. Esta puede ser medida solamente a través de comparaciones experimentales de parcelas con y sin los enemigos naturales de interés, con el factor adicional de la presencia o ausencia de vegetación competitiva. Por ejemplo, McEvoy *et al.* (1993) encontraron que la competencia interespecífica de la planta, combinada con la herbivoría del escarabajo pulga *Longitarsus jacobaeae* (Waterhouse) inhibió el incremento y la dispersión de *Senecio jacobaea* L. Por su parte, Center *et al.* (2005) demostraron que los picudos *Neochetina bruchi* Hustache y *N. eichhorniae* alteraron la ventaja competitiva del lirio acuático (*E. crassipes*) sobre la lechuga de agua (*Pistia stratiotes* L.). Una sola planta de lirio acuático fue igualmente competitiva que 41 plantas de lechuga de agua cuando fueron excluidos los picudos, pero las dos especies llegaron a ser igualmente competitivas cuando los picudos estuvieron presentes.

MÉTODOS DE ENJAULADO PARA LOS PROYECTOS DE CONTROL DE MALEZAS

Las jaulas de exclusión pueden ser usadas efectivamente para estudiar algunos efectos a corto plazo de los agentes de biocontrol de malezas, como (1) la reducción en la producción de semillas en inflorescencias en jaula y sin jaula, o (2) el efecto de las agallas en el desarrollo de ramas u otras estructuras en plantas con y sin agallas. Gilreath y Smith (1988) usaron pequeñas jaulas en pencas de cactus para excluir a los parasitoides y depredadores del herbívoro benéfico *Dactylopius confusus* (Cockerell). Esto creó altas poblaciones contra poblaciones bajas de la misma especie y una diferencia de 10 veces en la muerte por herbivoría al nivel de la penca del cacto. Las jaulas fueron usadas efectivamente para determinar cuál de los dos agentes (la polilla *Tyria jacobaeae* L. o el escarabajo pulga *L. jacobaeae*) liberados contra una maleza de los pastizales (*S. jacobaea*) en Oregon, EU, era más efectiva para suprimir a la planta (James *et al.*, 1982; McEvoy y Rudd, 1993; McEvoy *et al.*, 1993). Los estudios en jaulas a largo plazo son quizá menos deseables con las plantas porque las jaulas podrían afectar la salud de la planta, al reducir la luz e incrementar la humedad.

En contraste al diseño indicado, en el cual las jaulas son usadas para excluir al herbívoro que está siendo evaluado, un diseño alterno usa jaulas de inclusión para comparar áreas de plantas enjauladas sin el herbívoro con plantas en otras jaulas, donde el herbívoro ha sido introducido. Este enfoque fue tomado por Center *et al.* (2007) para evaluar el impacto del psílido de la melaleuca (*Boreioglycaspis melaleuciae* Moore) en la sobrevivencia de plántulas de melaleuca. Una densidad constante de 15 ninfas por planta incrementó la mortalidad de las plántulas durante la prueba, del 6 al 60%. Una limitación de este método es que el investigador coloca artificialmente la densidad del insecto, por lo que debe tenerse cuidado para asegurar que las densidades ensayadas estén dentro del rango de ocurrencia natural.

MÉTODO DE EXCLUSIÓN CON INSECTICIDAS EN PROYECTOS DE CONTROL DE MALEZAS

Los insecticidas también pueden ser usados para demostrar el efecto de artrópodos herbívoros en el control de las poblaciones de malezas (Lonsdale *et al.*, 1995; Adair y Holtkamp, 1999; Dhileepan, 2001; Goolsby *et al.*, 2004a). Los insecticidas son aplicados en algunas parcelas (en las cuales el herbívoro de interés es excluido químicamente) y estas parcelas son comparadas con parcelas similares no asperjadas, en las cuales el herbívoro está presente en forma natural. Balciunas y Burrows (1993) evaluaron el efecto de los insectos nativos en el desarrollo de 60 arbolitos de *M. quinquenervia* (un objetivo del control biológico de malezas en Florida), en macetas en el habitat natural de la planta en Australia. Los insecticidas fueron usados para proteger a la mitad de los arbolitos. Los arbolitos tratados mostraron una mayor altura y biomasa a los seis meses. La mayoría del daño fue causado por insectos que exhibieron sólo bajos niveles de herbivoría, pero que en forma colectiva rápida y significativamente redujeron el crecimiento de la planta. Goolsby *et al.* (2004a) usaron acaricidas para excluir al erioíido *F. perrepae*, el cual se estudió como un posible agente de control biológico para una planta invasora, el helecho trepador el Viejo

Mundo *Lygodium microphyllum* (Cav.) R. Br., en Florida. Dhileepan (2001) usó experimentos de exclusión con insecticidas en dos sitios para evaluar los efectos en los insectos enemigos naturales de *P. hysterophorus*. La densidad de la planta fue 90% más baja en las parcelas no tratadas con insecticidas que en las parcelas tratadas con insecticidas en un sitio, pero no se observó diferencia en el segundo sitio. Cuando se usan plaguicidas para excluir herbívoros de las poblaciones de malezas, debe determinarse cuáles plaguicidas realmente excluyen a los insectos por controlar y cuáles no tienen efectos directos sobre la planta. Este enfoque puede ser usado en el rango nativo de distribución (para determinar si las especies locales están suprimiendo la densidad de la planta) y en el país receptor después de la introducción de un agente, para saber si está suprimiendo a la plaga. Una desventaja de este enfoque en el rango nativo es que todos los insectos herbívoros que afectan a la planta, no sólo un agente potencial particular de interés, están igualmente presentes en una parcela y son excluidos de la otra.

MODELO DEL CRECIMIENTO POBLACIONAL Y DEL DESEMPEÑO DE LA MALEZA

Un enfoque de modelo más sencillo, conocido como modelo matriz, puede ayudar en determinar cuáles estados del ciclo de vida deben ser tratados con el control biológico y también para estimar el probable impacto de un agente en particular (Shea y Kelly, 1998). Tales modelos pueden ayudar a determinar las tasas de desarrollo de la población de las plantas, sensibilidad, elasticidad (la contribución relativa de un estado particular a la tasa de desarrollo de la población), dinámica transitoria de los eventos demográficos específicos de un estado y el efecto de los agentes de control biológico sobre el desarrollo de la población de la planta. Estos modelos analizan el cambio entre los estados de vida (p. ej., en un modelo estructurado en el tamaño de la planta, desde el banco de semillas hasta las plantas pequeñas, desde las plantas pequeñas hasta las grandes o desde las plantas grandes de regreso al banco de semillas, etc.), lo cual permite la determinación de transiciones críticas mientras que el desarrollo de la población de la planta es más probable que sea sensible a factores externos (ver Shea y Kelly, 1998 y Caswell, 1989 para información con mayor detalle).

El análisis de la falla de tiempo se originó de la prueba de confiabilidad industrial (Fox, 1993), donde es importante conocer aspectos como el número de veces que una parte mecánica en particular puede ser usada antes de que falle. En los estudios ecológicos, involucra observaciones repetidas de un solo individuo para determinar cuándo ha ocurrido un evento de interés (p. ej., muerte, floración, migración, etc.). Este enfoque analítico puede ser bastante útil para el análisis de las curvas de sobrevivencia o de los datos de la tabla de vida (Fox, 1993). Ya que estos datos no están distribuidos normalmente, no están disponibles para análisis más típicos (Fox, 1993). Dos tipos de modelos de regresión son usados para analizar estos datos, los cuales hacen diferentes suposiciones acerca del efecto de las covariables. Los modelos acelerados del tiempo de falla asumen que las covariables “aceleran” la vida de los individuos al interactuar con los tratamientos para producir tiempos de falla más tempranos. Los modelos de riesgos proporcionales asumen que las covariables hacen a los individuos más susceptibles a los tratamientos. En el primer caso, los

tratamientos cambian el tiempo de la falla; en el segundo caso, los tratamientos cambian la oportunidad de fallar.

Los modelos de matriz demográfica comparativos de las poblaciones de plantas entre algunas áreas, tales como las áreas nativas y las invadidas, o una área invadida con otra, pueden ser usados para identificar cómo las poblaciones de las plantas en áreas distintas podrían variar para los estados que limitan el desarrollo de la población. Esto puede ser usado para entonces proporcionar conocimientos a los estados más probables de ser controlados efectivamente por agentes de control biológico. El uso de este enfoque, por ejemplo, demostró que el desarrollo de las poblaciones del cardo invasor *Carduus nutans* L. en Nueva Zelanda, fue dirigido por transiciones rápidas de estados de vida tempranos mientras que en Australia, la fecundidad de las plantas fue de menor importancia que la sobrevivencia de las rosetas (Shea *et al.*, 2005). Tales diferencias pueden significar que los agentes dirigidos a un estado de la planta (como los que se alimentan de semillas) pueden tener éxito en una área pero fallar en otra.

SEPARANDO LOS EFECTOS DE UN COMPLEJO DE ENEMIGOS NATURALES

Algunos de los métodos de evaluación discutidos anteriormente, como el método de exclusión con insecticidas, miden el impacto del complejo completo de enemigos naturales. Cuando se desea información sobre el impacto de un grupo específico o de una especie, usualmente se requieren experimentos o muestreos adicionales. Los métodos para dividir la mortalidad total a partes asignables a especies o a gremios de enemigos naturales difieren, pero pueden basarse en varios tipos de evidencia física de su ataque sobre la plaga o con el uso de aparatos de exclusión selectiva que permita el ataque por subsecciones del complejo.

PARASITOIDES DE ARTRÓPODOS

La separación de las contribuciones de los miembros de una asociación de parasitoides es relativamente directa. Muestras de la plaga de poblaciones de campo pueden ser criadas y los parasitoides adultos identificados a nivel de especie. Para los sistemas en los que los parasitoides que entran en diapausa requieren de una cría más larga, los estados inmaduros pueden ser identificados a especie, con base a los marcadores de ADN derivados de fuentes conocidas (revisados por Greenstone, 2006). Si algunos miembros de los parasitoides asociados causan muertes adicionales de hospederos a través de la alimentación en ellos, estas muertes necesitarán ser contadas y sumadas a la tasa de parasitismo para apreciar el impacto total de las especies.

PATÓGENOS DE ARTRÓPODOS

La división de la mortalidad total de las enfermedades en las porciones que resultan del ataque por patógenos específicos de artrópodos, es muy similar al ejemplo de los parasitoides en que las muestras de las plagas pueden ser colectadas, algunas de las cuales estarán infectadas al tiempo de la colecta. Estos organismos pueden ser criados y los patógenos

responsables por cada hospedero muerto pueden ser obtenidos para su identificación. Las técnicas para detectar infecciones de patógenos específicos en hospederos en los primeros estados de la enfermedad incluyen la electroforesis, métodos de antígeno-anticuerpo (por ejemplo, ELISA y técnicas relacionadas) y métodos de detección de ADN (Keating *et al.*, 1989; McGuire y Henry, 1989; Hegedus y Khachatourians, 1993; Shamin *et al.*, 1994). Estas técnicas ofrecen ventajas de velocidad y miden directamente las tasas de ataque marginal subyacentes para los patógenos.

ARTRÓPODOS DEPREDADORES

La depredación frecuentemente no deja evidencia física, a menos que la presa esté localizada en una estructura (partes de la planta, agallas, minas en hojas) que sea durable y que retenga evidencia del ataque del depredador (Sturm *et al.*, 1990). Consecuentemente, en la mayoría de los casos deben ser usados métodos indirectos. Dos enfoques generales han sido desarrollados. Un enfoque (el “*método de arriba-abajo*”) consiste en medir las pérdidas totales por la depredación sufrida por la población de la plaga y, por varios métodos, asignar porciones de la pérdida total a depredadores específicos o a grupos de depredadores. El otro enfoque (el “*método de abajo-arriba*”) empieza con observaciones del número de varios tipos de depredadores en un sistema y usa información sobre las capacidades de búsqueda y capacidad de alimentación de especies depredadoras específicas para estimar el impacto que una especie depredadora dada está teniendo sobre la plaga (O’Neil y Stimac, 1988b).

MÉTODO DE ARRIBA-ABAJO

El primer paso en este enfoque es medir las pérdidas totales debidas a la depredación. Por ejemplo, la exclusión del depredador puede ser usada para crear poblaciones de la presa con y sin la exposición al complejo de depredadores. Las diferencias en la sobrevivencia de la presa entre esas dos subpoblaciones proporcionan una medida del total de la mortalidad por la depredación. Chiverton (1986), por ejemplo, usó barreras para excluir a los depredadores que viven en el suelo y que atacan áfidos de cereales en Inglaterra. Las exposiciones en campo de cohortes de la presa, establecidos natural o artificialmente, son otras formas de estimar el impacto de la depredación (p. ej., Hazard *et al.*, 1991).

El segundo paso en este proceso es romper el efecto en los componentes específicos de las especies. Por ejemplo, al variar los tipos de jaulas o barreras usados, o las dimensiones de las mallas en las telas metálicas o en las redes, la exclusión puede ser limitada a veces para grupos de depredadores específicos, permitiendo que sus efectos sean cuantificados separadamente. Campbell y Torgersen (1983) fueron capaces de usar combinaciones de redes de aves y barreras pegajosas para cuantificar separadamente los efectos de la depredación por aves contra hormigas, sobre larvas y pupas del gusano de las yemas del abeto occidental, *Choristoneura occidentalis* Freeman.

MÉTODO ABAJO-ARRIBA

El método abajo-arriba busca estimar la importancia relativa de cada especie depredadora presente en el habitat de la plaga (Whitcomb, 1981). El primer paso es elaborar una lista de las especies depredadoras presentes (Bechinski y Pedigo, 1981). Tal lista puede ser bastante larga, desde decenas hasta cientos de especies. Ningún método de muestreo simple o ningún período de muestreo atraparán a todas las especies de depredadores en el habitat. Además, los números atrapados pueden ser parciales, debido a cómo la biología de una especie dada interactúa con el método de muestreo y no será solamente un reflejo de la densidad de una especie en el habitat. Por tanto, es importante usar varias formas de muestreo en la fase temprana del inventario de depredadores y considerar los resultados de algunos métodos en la importancia de la abundancia de cualquier especie por sí sola en relación al número de los otros miembros del gremio de los depredadores.

El segundo paso es obtener información sobre cuáles depredadores están realmente consumiendo a la presa a controlar en el campo. Los métodos para hacer esto son la observación directa y la detección de depredadores por alguna señal indicativa en las especies presa. La observación directa es simple pero consume tiempo y consiste de posicionar a un observador cerca de una área con presas y esperar a que la depredación ocurra (Kiritani *et al.*, 1972; Godfrey *et al.*, 1989). Algunos depredadores importantes pueden alimentarse en la noche, por lo que las observaciones deben realizarse en la noche así como en el día.

Una clase de etiquetas utilizadas para detectar la depredación incluye las que pueden ser introducidas (usualmente en dietas de cría) dentro de las presas criadas en laboratorio, las cuales son expuestas a los depredadores en el campo. Los marcadores incluyen algunos pigmentos solubles grasos como Calco Oil Red (Elvin *et al.*, 1983) y elementos distintivos como el rubidio (Cohen y Jackson, 1989). En cada caso, estos materiales se transferirán en cantidades suficientes al alimentar a la presa criada en el laboratorio, para su posterior detección en los depredadores que se alimentan de la presa marcada. Los pigmentos son detectados durante las disecciones de los depredadores, por su color. La detección del rubidio requiere espectrofotometría de absorción atómica. En el caso del rubidio, este marcador también puede ser aplicado en forma de aspersión a las plantas en el campo. El material es tomado por las plantas y después por los herbívoros que se alimentan en ellas, y finalmente por los depredadores que se comen a los herbívoros marcados por sí mismos. Esto permite que los estudios de campo del movimiento de un depredador, por ejemplo, sean conducidos en una escala de campo (p. ej., Prasifka *et al.*, 2004). Los depredadores o presas también pueden ser marcados con la alimentación o asperjándolos con inmunoglobulina G de conejo, el cual es un material fácilmente aprovechable que posteriormente puede ser detectado vía métodos estándar de ELISA, usando anti IgG de conejo (Hagler y Miller, 2002).

Otra clase de marcaje es el tejido mismo de la especie presa. Hay dos propuestas generales para detectar el tejido de la presa. Un enfoque es detectar las proteínas de la presa, usando el aumento de anticuerpos en comparación con proteínas específicas de la presa. El otro enfoque general es detectar segmentos del ADN de la presa (ver

Harwood y Obyrcki, 2005 para una comparación de estas propuestas, aplicadas al estudio de depredadores de áfidos). Bajo el primer enfoque, los anticuerpos contra los antígenos (proteínas) de la presa son usados para determinar si un depredador dado ha ingerido proteínas de la presa recientemente. Muchas técnicas han sido desarrolladas para este tipo de análisis (Sunderland, 1988). Las características de importancia de las pruebas son de fácil uso (velocidad y costo), sensibles (detectables con cantidades mínimas del antígeno) y específicas de la reacción (sin positivos falsos). El último evento es especialmente importante. Si son preparados antisueros contra mezclas de proteínas de la presa, hay una gran probabilidad de que otras presas potenciales tengan una reacción cruzada al antisuero, conduciendo a errores en la investigación. El uso de la tecnología de anticuerpos monoclonales proporciona un medio para preparar antisueros para un solo antígeno determinante de una proteína particular de la especie presa (Hagler *et al.*, 1994; Greenstone, 1996). Una vez disponible, tal antisuero debe ser probado para su reacción cruzada contra mezclas de proteínas de las otras presas potenciales en el habitat, estimando la tasa potencial de positivos falsos.

Las pruebas que usan antisueros como marcas pueden dar resultados cualitativos o cuantitativos, dependiendo de la prueba misma. El desarrollo de los ensayos cuantitativos (para monitorear el número de presas comidas por un depredador muestreado) es complicado por muchos factores, incluyendo el tamaño de la comida, el tiempo desde la ingestión, la temperatura, las diferencias entre las especies y la sensibilidad de la prueba. Algunos enfoques para la cuantificación son discutidos por Hagler y Naranjo (1997) y por Chen *et al.* (2000).

Sin importar el tipo de marcadores detectados en los intestinos de los depredadores, tal detección inicialmente sólo establece una lista de los depredadores que realmente se comen una presa en particular. Con datos adicionales como la densidad del depredador y la capacidad de consumo, es factible hacer estimaciones tentativas de la importancia de las especies al estimar el consumo diario de presas por la población del depredador por unidad de área, dentro del cultivo o del habitat. Existe la fórmula para calcular la tasa de depredación diaria mínima y máxima/unidad de área de habitat/especie de depredador. La fórmula de la tasa mínima (Dempster, 1967), la calcula como una tasa de depredación por día = densidad del depredador X la proporción de depredadores que dan una reacción positiva al antígeno de la presa ÷ el número de días en que el antígeno permanece detectable. La fórmula de la tasa máxima (Rothschild, 1966), la calcula como la tasa de depredación por día = densidad del depredador X la proporción de depredadores que dan una reacción positiva al antígeno de la presa por el número promedio de presas comidas por día en el laboratorio por el depredador, cuando la presa es abundante. Leathwick y Winterbourn (1984) usaron estas formulas para calcular los efectos de una serie de depredadores sobre los áfidos de la alfalfa (*Acyrtosiphum* spp.) en Nueva Zelanda. Sopp (1987) modeló los efectos del tiempo y la temperatura en la desaparición del antígeno, para predecir el número de presas ingeridas partiendo de la cantidad de antígeno detectado en la prueba de ELISA. Wratten (1987) proporciona una revisión de los principios de la evaluación de la depredación usando estos métodos.

PATÓGENOS DE LAS PLANTAS

La presencia de patógenos de plantas puede ser medida al coleccionar muestras de tejido enfermo y al cultivar el patógeno para su identificación. Para este proceso, como con la identificación de patógenos de artrópodos, la identificación de las especies puede estar basada en la cría y el cultivo. Para las especies bien conocidas, las disecciones y examinación microscópica pueden ser suficientes o, en casos menos obvios, pueden usarse los métodos electroforéticos, antígeno-anticuerpo de detección de ADN mencionados anteriormente. Los efectos de fitopatógenos específicos pueden ser mejor evaluados con experimentos que comparen aspectos relevantes de la salud de la planta bajo condiciones de exposición y no exposición al patógeno, en condiciones ambientales definidas.

ARTRÓPODOS HERBÍVOROS

La división del impacto total de la herbivoría que afecta a una planta en los impactos asociados con cada especie herbívora, empieza con los ensayos en el campo para desarrollar una lista completa de las especies que forman el complejo de herbívoros (Sheppard *et al.*, 1991). Tales datos deben estar basados en una amplia variedad de técnicas de muestreo adecuadas y deben ser cuantificados en términos de números por unidad de área para que puedan hacerse comparaciones entre los organismos que afectan varias partes de la planta. Estos datos, cuando se combinan con las estimaciones de las tasas de consumo, permiten que se hagan algunas comparaciones entre los herbívoros aunque es recomendable tener precaución. El consumo *per capita* es un indicador muy pobre del potencial de impacto de una especie herbívora sobre la planta porque los tejidos vegetales (p. ej., el meristemático vs el foliar o el follaje joven vs el follaje viejo, etc.) varían significativamente en importancia. Pueden hacerse experimentos con una sola especie, en la que los efectos sobre el desarrollo de la planta, sobrevivencia, competitividad y reproducción son comparados entre parcelas con y sin el herbívoro de interés, y después hacer las comparaciones entre las especies de herbívoros sobre esta base. El desarrollo de tablas de vida simultáneas de plantas para parcelas con y sin herbívoros específicos (como los agentes de control biológico de malezas recién introducidos), potencialmente a través del uso de jaulas capaces de excluir a algunos pero no a otros herbívoros (James *et al.*, 1982; McEvoy y Rudd, 1993; McEvoy *et al.*, 1993), es una forma eficiente de cuantificar el impacto de herbívoros específicos sobre sus plantas hospederas.

EVALUACIÓN ECONÓMICA DEL CONTROL BIOLÓGICO

Los proyectos de control biológico también deben ser evaluados en términos de sus consecuencias económicas. Los proyectos aumentativos son exitosos económicamente si las plagas son controladas a un precio competitivo y si las ventas de los enemigos naturales proporcionan beneficios adecuados a los productores para apoyar su producción. Los métodos de conservación del control biológico pueden fácilmente ser evaluados económicamente al comparar los costos de producción y los rendimientos del cultivo, bajo un sistema de manejo de conservación y por algunos otros enfoques. Desafortunadamente, la economía general del control biológico por conservación nunca ha sido evaluada.

Muchos proyectos de control biológico clásico, en contraste, han sido evaluados económicamente, y existen resúmenes que definen la ganancia promedio de tal trabajo para varios países o grupos de proyectos (Andres, 1976; Harris, 1979; Ervin *et al.*, 1983; Norgaard, 1988; Voegele, 1989; Tisdell, 1990; Bangsund *et al.*, 1999; Hill y Greathead, 2000; van den Berg *et al.*, 2000; Nordblom *et al.*, 2002; Bokonon-Ganta *et al.*, 2002; Groote *et al.*, 2003; McConnachie *et al.*, 2003; van Wilgen *et al.*, 2004). Para proyectos dirigidos contra artrópodos plaga de cultivos, el impacto del proyecto en la producción del cultivo y en la ganancia para el agricultor necesita evaluarse por separado.

Un enfoque popular para estimar los resultados es calculando la proporción costo-beneficio. Para los proyectos de control biológico, tales proporciones han excedido 100:1. Los proyectos conducidos en Australia, discutidos por Tisdell (1990) promediaron 10.6:1, comparado con el 2.5:1 para los proyectos de control químico. Las estimaciones para los proyectos de control de malezas en Sudáfrica alcanzaron valores tan altos como de 4,333:1 para el proyecto de la zarza dorada (*Acacia pycnantha* Bentham). La razón costo-beneficio se incrementa a través del tiempo en los proyectos exitosos porque (1) en el caso de plagas de cultivos, se protegen los cultivos en años adicionales o (2) para plagas de pastizales u otras áreas silvestres, si el proyecto revisan la dispersión de la plaga, entonces las áreas están no infestadas que de otra forma se hubieran infestado o si la plaga está ya dispersada, las áreas previamente infestadas que llegan a estar bajo control a través del tiempo (conforme se dispersa el enemigo natural) (Nordblom *et al.*, 2002).

La razón de costo-beneficio, sin embargo, no revela la magnitud absoluta de los beneficios logrados. Los tipos de beneficios son también bastante variables. En los seis proyectos discutidos por van Wilgen *et al.* (2004), el valor económico del agua (que de otra manera se perdía por las plantas invasoras que infestan los embalses de agua) fue un 70% de los beneficios. En contraste, la supresión de *E. esula* en las planicies del norte de Norteamérica, regresó beneficios en forma del incremento de forraje expresado como “meses/unidad animal”. El control del helecho acuático rojo (*Azolla filiculoides* Lamarck) en Sudáfrica fue expresado en términos de la reducción de los costos asociados con la provisión de agua potable para los animales (McConnachie *et al.*, 2003). Los análisis económicos para proyectos en los que los agentes no han alcanzado todavía todas las áreas infestadas, pueden mostrar cuántas liberaciones adicionales serían justificadas económicamente (Nordblom *et al.*, 2002).

Lo más difícil de estimar son los beneficios a la vida silvestre o aún más impreciso, el valor de las comunidades naturales que regresan a una vegetación natural más prístina. La asignación de valores económicos a las áreas naturales liberadas de malezas por proyectos de control biológico es más difícil de calcular que el valor de la producción del cultivo, pero los estudios que cuantifican los servicios del ecosistema pueden proporcionar un marco para algunos casos.

