

Libros de **Cátedra**

Control biológico de plagas mediante parasitoides y depredadores Conceptos, estrategias y desarrollo en Argentina

Nancy M. Greco, M. Gabriela Luna y Margarita Rocca

n
naturales

FACULTAD DE
CIENCIAS NATURALES Y MUSEO


EDITORIAL DE LA UNLP



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA

CONTROL BIOLÓGICO DE PLAGAS MEDIANTE PARASITOIDES Y DEPREDADORES

CONCEPTOS, ESTRATEGIAS Y DESARROLLO EN ARGENTINA

Nancy M. Greco, M. Gabriela Luna y Margarita Rocca

Facultad de Ciencias Naturales y Museo.



Índice

Lista de Tablas	5
Lista de Figuras	5
Prefacio	9

CAPÍTULO 1: Introducción

Definición y propósito del Control biológico	12
Estrategias de Control biológico	15
Breve historia del Control biológico	16

CAPÍTULO 2: Características biológicas y ecológicas de los insectos parasitoides

Generalidades	21
---------------	----

CAPÍTULO 3: Características biológicas y ecológicas de los artrópodos depredadores

Características de los principales grupos de depredadores	31
Clase Arachnida	32
Clase Insecta	33
Metamorfosis y ciclos de vida	35
Hábitos alimenticios	39
Amplitud de dieta	40
El estudio del comportamiento en insectos	50
Migración y dispersión	53

CAPÍTULO 4: Principios y procesos ecológicos

Parámetros poblacionales	56
Dinámica de las plagas y sus enemigos naturales	57
Competencia interespecífica	64
Interacción Depredador-presa y Parasitoide-hospedador	69
Depredación intragremio	80
Aplicación de los conocimientos poblacionales al control biológico	84
Comunidades de enemigos naturales	58
Aplicación de los conocimientos sobre comunidades ecológicas al control biológico	90

CAPÍTULO 5: Control biológico clásico

Generalidades	92
Beneficios y riesgos del control biológico clásico	93
El caso emblemático de <i>Harmonia axyridis</i>	101
Control biológico neoclásico	103

CAPÍTULO 6: Control biológico aumentativo

Generalidades	105
Crías masivas de parasitoides y depredadores	112

CAPÍTULO 7: Control biológico por conservación

Generalidades	119
Técnicas para el control biológico por conservación	122

CAPÍTULO 8: Criterios de selección de agentes de control biológico

Generalidades	126
Métodos para la evaluación de especies de artrópodos como agentes de control biológico	129

CAPÍTULO 9: Control biológico fuera de los agroecosistemas

Control biológico de plagas urbanas	138
Control biológico de insectos de interés médico y veterinario	141

CAPÍTULO 10: Control biológico en la Argentina

Control biológico clásico en la Argentina	145
Control biológico aumentativo en la Argentina	160
Control biológico por conservación en la Argentina	161
Referencias	167
Autoras	181

Lista de Tablas

Capítulo 1

Tabla 1.1 Principales acontecimientos en la historia del control biológico

Capítulo 5

Tabla 5.1 Algunos casos documentados de efectos no deseados por control biológico clásico

Tabla 5.2 Definiciones de los términos utilizados en el esquema de evaluación de riesgo

Tabla 5.3 Matriz de Índices de Riesgo Ecológico: establecimiento, dispersión y efectos sobre especies no blanco

Tabla 5.4 Matriz de Índices de Riesgo Ecológico para el rango de potenciales hospedadores o presas

Tabla 5.5 Valores del índice de Riesgo (IR) y decisiones sugeridas

Capítulo 6

Tabla 6.1 Algunos depredadores y parasitoides comercializados para liberaciones aumentativas inoculativas

Tabla 6.2 Programas de control biológico aumentativo en América Latina en el año 2000

Capítulo 10

Tabla 10.1 Depredadores y parasitoides exóticos que fueron introducidos en Argentina para el control de plagas

Lista de Figuras

Capítulo 1

Figura 1.1 Micro y macroorganismos utilizados como agentes de control biológico de plagas

Figura 1.2 Diferentes clases de protección “biológica” del cultivo

Figura 1.3 Clasificación de Biocontroladores como bioinsumos para la producción agrícola

Figura 1.4 Primer caso exitoso de control biológico clásico

Figura 1.5 Parasitoide de “moscas blancas”

Capítulo 2

Figura 2.1 Ciclo de vida de un parasitoide

Figura 2.2 Diversidad de insectos parasitoides

Figura 2.3 Doce estilos de vida de los parasitoides de hospedadores holometábolos

Capítulo 3

Figura 3.1 Grupos taxonómicos con representantes entomófagos

Figura 3.2 Metamorfosis de tipo heterometabolía

Figura 3.3 Metamorfosis de tipo Holometabolía

Figura 3.4 Ciclo de vida de insectos con metamorfosis de tipo neometabolía

Figura 3.5 Ciclo de vida de *Neoseiulus californicus*

Figura 3.6 Tipos de aparatos bucales

Figura 3.7 Tamaño del cuerpo de coccinélidos especialistas y generalistas con relación al tamaño de sus presas

Figura 3.8 Diagrama ilustrando la división entre hábitat, parche y alimento

Figura 3.9 Número de huevos de *Epistrophe nitidicollis* en relación con el número de larvas de presentes en la planta

Figura 3.10 Relación entre preferencia y desempeño de la chinche *Orius insidiosus* sobre cuatro especies de plantas

Figura 3.11 Oviposición del depredador *Orius insidiosus* en la planta de frutilla

Figura 3.12 Olfatómetros

Figura 3.13 Túnel de viento

Figura 3.14 Equipo y programa para el estudio del comportamiento animal

Capítulo 4

Figura 4.1 Factores que afectan la densidad poblacional a lo largo del tiempo

Figura 4.2 Trama trófica cualitativa, que incluye las interacciones entre poblaciones en un cultivo agrícola

Figura 4.3 Comparación de los modelos de crecimiento poblacional exponencial y logístico

Figura 4.4 Densidad poblacional en función del tiempo según la magnitud de la competencia y la tasa de crecimiento

Figura 4.5 Competencia aparente

Figura 4.6 Competencia extrínseca entre hembras de un parasitoide

Figura 4.7 Competencia intrínseca entre larvas de un parasitoide

Figura 4.8 Dinámica del número de individuos de dos especies competidoras en función del tiempo

Figura 4.9 Isoclinas de la competencia interespecífica

Figura 4.10 Dinámica depredador-presa de ciclos neutrales

Figura 4.11 Dinámica depredador-presa de oscilaciones amortiguadas

Figura 4.12 Respuesta funcional de un depredador o parasitoide

Figura 4.13 Isoclinas del modelo de Lotka-Volterra con distinta respuesta funcional del depredador

Figura 4.14 Dinámica depredador-presa de oscilaciones tendientes a la extinción

Figura 4.15 Ejemplo 4.1 Respuesta funcional

Figura 4.16 Ejemplo 4.2 Respuesta numérica

Figura 4.17 Dinámica parasitoide-hospedador generada por parasitoides con diferente tasa de ataque

Figura 4.18 Esquema de la depredación intragremio (a) unidireccional y (b) bidireccional

Figura 4.19 Trama trófica en los cultivos de pimiento y berenjena

Figura 4.20 Ejemplo 4.3 Canibalismo y depredación intragremio

Figura 4.21 Trama trófica en el cultivo de frutilla

Figura 4.22 Fluctuaciones de la abundancia de *Telenomus podisi* y *Telenomus sp.* en cultivos de arroz

Figura 4.23 Nichos y gremios de parasitoides de orugas defoliadoras (Lepidoptera) del cultivo de soja

Figura 4.24 Red trófica conformada por los parasitoides de *P. absoluta* en el N de la provincia de Buenos Aires

Figura 4.25 Esquema de los factores que afectan la composición de especies de una comunidad local

Capítulo 5

Figura 5.1 Esquema de la evaluación de riesgo ambiental para un agente de control biológico invertebrado

Figura 5.2 Variación de la coloración de *Harmonia axyridis*

Nota. Patrones de coloración (izquierda) y agregación de los individuos (derecha) adultos.

Figura 5.3 Esquema de las interacciones tróficas entre coccinélidos nativos y la exótica *H. axyridis*

Figura 5.4 Ejemplo de control biológico neoclásico

Capítulo 6

Figura 6.1 Técnicas de control biológico aumentativo

Figura 6.2 Esquema de una liberación inundativa

Figura 6.3 Avispas usadas mediante liberaciones aumentativas inundativas

Figura 6.4 Dispositivos mediante los cuales se liberan avispas parasitoides

Figura 6.5 Esquema de una liberación inoculativa

Figura 6.6 Envases usados para comercializar y liberar enemigos naturales mediante liberaciones inoculativas

Figura 6.7 Sobres conteniendo parasitoides y depredadores

Figura 6.8 Número de especies de enemigos naturales comercializadas para control biológico aumentativo en invernadero

Figura 6.9 Porcentaje de depredadores y parasitoides usados en control biológico aumentativo.

Figura 6.10 Plagas para las cuales se utiliza, principalmente, el control biológico aumentativo inoculativo

Figura 6.11 Grupos taxonómicos de depredadores más utilizados mediante control biológico aumentativo inoculativo

Figura 6.12 Ácaros depredadores usados en control biológico aumentativo inoculativo

Capítulo 7

Figura 7.1 Recursos para los enemigos naturales y escalas de manejo para el control biológico por conservación

Figura 7.2 Marco para analizar el uso de recursos por los enemigos naturales

Figura 7.3 Esquema de protocolo para la implementación del control biológico por conservación

Figura 7.4 Factores determinantes de la implementación del control biológico por conservación a nivel local

Capítulo 8

Figura 8.1 Fases del desarrollo de un proyecto de CB clásico o aumentativo

Figura 8.2 Diagrama de flujo para la toma de decisiones en la evaluación de un agente de control biológico

Figura 8.3 Ensayo para evaluar liberaciones aumentativas

Figura 8.4 Parasitismo natural de huevos de la polilla del tomate *Phthorimaea absoluta* por la avispa *Trichogramma* spp.

Figura 8.5 Depredación de áfidos en el cultivo de trigo

Figura 8.6 Detección de bandas de material genético

Capítulo 9

Figura 9.1 La avispa *Evania appendigaster*, parasitoide de ootecas de cucarachas

Figura 9.2 Portal de la empresa Insectarios S.R.L.

Capítulo 10

Figura 10.1 Introducciones de agentes de control biológico de plagas para los principales cultivos de Argentina

Figura 10.2 Número de parasitoides y depredadores introducidos para control biológico de plagas en la Argentina

Figura 10.2 Número de especies de artrópodos exóticos introducidos en la Argentina por cultivo

Figura 10.4 Plantas silvestres que alojan enemigos naturales de plagas

Figura 10.5 Control biológico de *Tetranychus urticae* por conservación del depredador *Neoseiulus californicus*

Prefacio

El control biológico es una técnica de manejo de especies perjudiciales que consiste en la utilización de otros organismos para limitar su crecimiento poblacional, y es una alternativa al uso de plaguicidas químicos. Esta técnica contempla aspectos ambientales, económicos, productivos, sanitarios y sociales de la agricultura principalmente.

Con la concreción de este libro de Cátedra esperamos aportar material fundamental para la formación y actualización profesional, dada la escasez de textos similares sobre control biológico en el idioma español. En él, tratamos distintas problemáticas del manejo de plagas, y que son propias de nuestro país, para el apoyo del curso Control Biológico que dictamos en la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, de la Universidad Nacional de La Plata. Cada año recibimos decenas de estudiantes de grado y posgrado, de carreras relacionadas a la producción agrícola, los que con marcada vocación se acercan a aprender sobre esta disciplina científica y nos ayudan a enriquecer los contenidos y las clases.

Como se desprende del texto, el control biológico clásico a través de la introducción de agentes microbianos, depredadores y parasitoides en Argentina data desde principios del siglo XX. En particular, el Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores CEPAVE (CONICET-UNLP-asociado CICPBA) tiene una trayectoria importante en el control biológico de plagas agrícolas, iniciada hacia fines de la década de 1970 con la introducción y aplicación del patógeno *Paranosema locustae* contra la plaga de la langosta en el territorio nacional. Esto impulsó posteriormente el desarrollo de líneas de investigación en este Centro, relacionadas al biocontrol por medio del uso de otros microorganismos, hongos entomopatógenos, nematodos, artrópodos depredadores e insectos parasitoides como agentes de control. Cabe mencionar que en la última década se incorporó la línea que aborda la ecotoxicología aplicada al control biológico de plagas.

Más recientemente ha surgido en el país el interés por el desarrollo del control biológico aumentativo por medio del uso de enemigos naturales nativos y/o establecidos, y del control biológico por conservación, impulsado por la necesidad de mejorar la calidad y comercialización de los alimentos producidos, y de reducir la contaminación que genera el uso preponderante de plaguicidas. Así, el libro refleja estudios científicos sobre enemigos naturales de plagas de distintas regiones del mundo, y en particular de las más problemáticas de la Argentina, con énfasis en las especies como agentes de control biológico nativas o de presencia espontánea en los cultivos. Los invitamos a conocer, a partir de su lectura, los aportes recientes de varios grupos

de investigación del país al conocimiento de la biología, ecología, conservación y manipulación de más de un centenar de especies de estos enemigos, con potencialidad como agentes de control biológico. En este sentido, agradecemos a los colegas argentinos que nos han provisto de sus trabajos y de material entomológico y didáctico para su observación en los trabajos prácticos del curso y fotografías para ilustrar el libro. Les agradecemos su ayuda.

Por otra parte, deseamos expresar que nos motivó contribuir con este libro a mejorar el trabajo de los agricultores argentinos, de modo que puedan disponer de información sobre soluciones biotecnológicas y bioinsumos para el control biológico de plagas. Respalamos las políticas dirigidas a la producción de alimentos sanos y asequibles. Y esperamos entonces que los recursos dedicados a la investigación en esta temática se sostengan en el tiempo, de modo de continuar formando recursos humanos y aplicando el control biológico en la Argentina.

La obra está dividida en 10 capítulos y reúne las bases teóricas y las técnicas de aplicación del control biológico, así como la historia y el estado actual del empleo de esta herramienta para el manejo de plagas en el mundo, y en particular en la Argentina. El libro se centra en los parasitoides y depredadores como agentes de control. En el capítulo 1 se presenta una introducción al control biológico, su definición y las principales técnicas para el control de plagas. Los capítulos 2 y 3 tratan las características biológicas y ecológicas de los parasitoides y depredadores. El capítulo 4 aborda las bases teóricas de la ecología de poblaciones y de comunidades aplicadas al control biológico. Los capítulos 5, 6 y 7 profundizan el análisis de las tres estrategias de control biológico: clásico, aumentativo y por conservación. En el capítulo 8 se tratan los criterios y metodologías experimentales utilizados para la selección y evaluación de agentes de biocontrol. El capítulo 9 ofrece una descripción –no exhaustiva– de la aplicación del control biológico de artrópodos perjudiciales que afectan otras actividades distintas de la agricultura, un área donde esta herramienta ha suscitado interés. En el capítulo 10 se resumen los principales programas de control biológico en la Argentina.

Varios textos nos han servido de guía para preparar el libro. Entre otros, los libros de Barbosa (1998), Bellows y Fisher (1999), Hawkins y Cornell (2004), Jacas y Urbaneja (2008), Parra et al. (2002), Bueno (2009), van Driesche et al. (2007), van Lenteren (2003) y Wajnberg et al. (2007). Con muchos de sus autores(as) hemos compartido investigaciones, publicaciones, cursos y reuniones científicas, y recibimos su apoyo a nuestro proyecto de escribir un libro sobre control biológico en el contexto argentino. Les agradecemos especialmente el estímulo para hacerlo.

Para finalizar, deseamos darles las gracias a los(as) compañeros(as) del Grupo de Ecología de Plagas y Control Biológico del CEPAVE, pasados y presentes, con quienes en estos más de 30 años de trayectoria compartimos el trabajo diario, preocupaciones y felicidades. ¡A nuestras familias, agradecerles por el apoyo incondicional a tantas horas dedicadas al control biológico fuera de casa o incluso en casa!

Notablemente, Bellows y Fisher (1999) plantearon al final de su obra las expectativas para el futuro del control biológico. Casi tres décadas después, se confirma que varias de esas perspectivas fueron cumplidas, tales como el incremento de su uso, la conservación de enemigos naturales en programas de manejo de plagas, el desarrollo de agentes microbianos como

bioplaguicidas, la aplicación de la genética y la integración con otras ciencias biológicas y de protección ambiental.

Nancy M. Greco

M. Gabriela Luna

Margarita Rocca

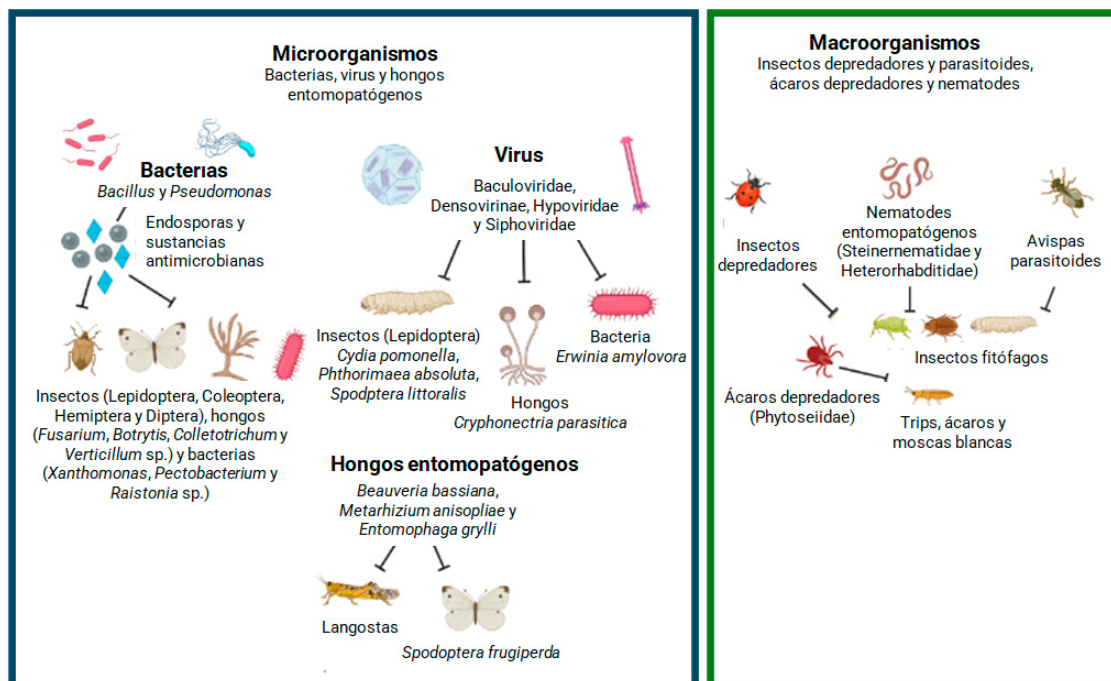
CAPÍTULO 1

Introducción

Definición y propósito del Control biológico

El término “control biológico” fue usado por primera vez en 1919, en referencia al uso de enemigos naturales para el control de insectos plaga de la agricultura (DeBach, 1974). Varias definiciones han surgido posteriormente y su alcance se ha extendido al control de otros organismos perjudiciales, tales como las malezas y enfermedades de las plantas causadas por hongos, así como al control de insectos fuera de los agroecosistemas, en ambientes urbanos (parques y jardines, viviendas, productos almacenados, etc.), y también al control de insectos de importancia médica y veterinaria, como los hematófagos vectores de enfermedades.

Esta técnica suele definirse como el uso de un organismo vivo para reducir la densidad de población o el impacto de una especie perjudicial (Eilenberg, 2001). Los organismos vivos considerados enemigos naturales de las plagas, son clasificados como: microorganismos, patógenos de artrópodos (bacterias, virus y hongos), y macroorganismos (nemátodos y artrópodos depredadores y parasitoides (Figura 1.1). Recientemente, se ha clasificado a los macroorganismos como “biocontroladores de acción directa” (Starobinski et al., 2022).

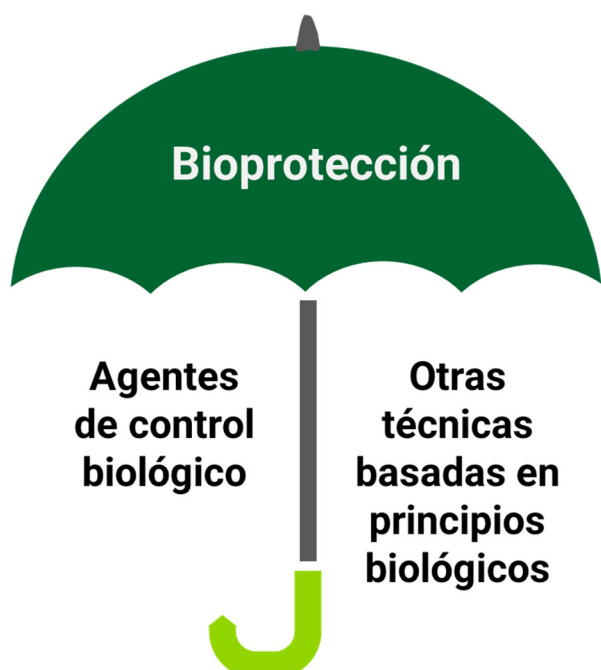
Figura 1.1*Micro y macroorganismos utilizados como agentes de control biológico de plagas*

Nota. Tomado y adaptado de Galli et al. (2024)

Cabe destacar que la definición establece claramente que se utilizan “organismos vivos”, es decir que se excluye el uso de genes o fragmentos de genes sin un organismo vivo (como es el caso de las plantas transgénicas que expresan genes cry de la bacteria *Bacillus thuringiensis* Berliner), o de metabolitos de organismos aplicados sin los organismos que los producen (como los bioinsecticidas que incluyen en su formulación como ingrediente activo una mezcla de cristales y esporas de esta bacteria). Del mismo modo, otra técnica que no se incluye en el control biológico es la de confusión sexual, que consiste en liberar en forma continua feromonas sintetizadas de la hembra del insecto plaga para saturar la capacidad receptiva del sistema olfativo de los machos, evitando el encuentro entre machos y hembras con la consecuente reducción de la reproducción. Estas técnicas son comúnmente denominadas como “control biorracional” (Eilenberg y Hokkanen, 2006), o técnicas basadas en principios biológicos o naturales (Figura 1.2), y también han sido clasificadas como “biocontroladores de acción indirecta” (Figura 1.3).

Figura 1.2

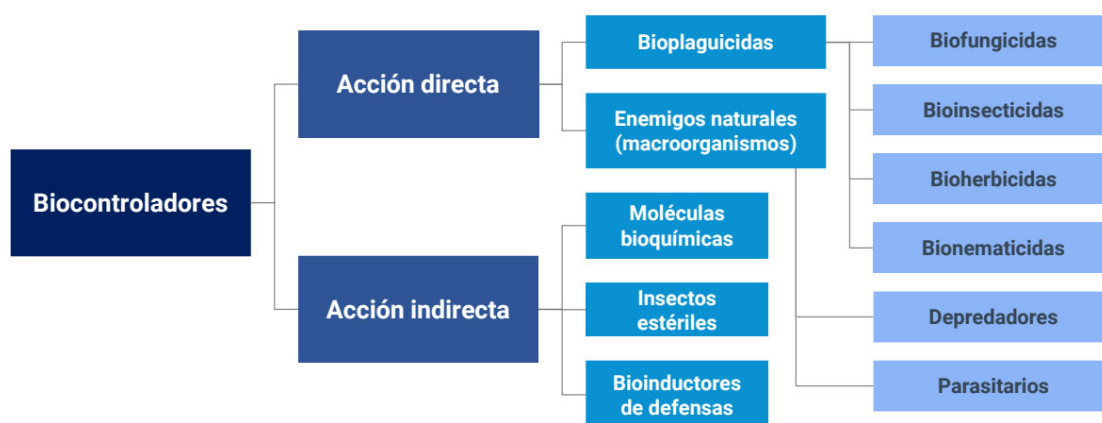
Diferentes clases de protección “biológica” del cultivo



Nota. Tomado y adaptado de Stenberg et al. (2021)

Figura 1.3

Clasificación de Biocontroladores como bioinsumos para la producción agrícola



Nota. Tomado de Starobinsky et al. (2021)

Otra definición, simple pero muy descriptiva, dice que el control biológico es el uso de una población de un organismo para reducir la población de otro organismo (van Lenteren et al., 2018). La premisa básica del control biológico es que el crecimiento de las poblaciones suele

estar limitado, junto con otros factores, por la acción de sus enemigos naturales (Hawkins y Cornell, 2004). La interacción entre un insecto fitófago y sus enemigos naturales puede muchas veces conducir a la regulación poblacional, es decir a una fluctuación de la densidad acotada dentro de ciertos niveles. En el caso de la población de una plaga, es deseable que la misma esté regulada y también que sus densidades no causen un daño económico. Aquí debemos introducir, entonces, el concepto de Nivel de Daño Económico (NDE), que define el estatus de plaga para un organismo fitófago, y es la densidad a la cual una población causa una pérdida medible en el rendimiento, calidad o estética de las plantas de cultivo, que se traduce en una pérdida económica para el productor.

En este sentido, es importante reconocer que la esencia del control biológico radica en que la mayoría de las poblaciones de especies de insectos que se alimentan de plantas están limitadas o reguladas por sus depredadores, parasitoides y patógenos, por lo tanto, en los sistemas agrícolas, la acción de estos enemigos naturales es un servicio ecosistémico que hay que cuidar y potenciar para evitar la aparición de plagas.

En este libro el foco estará puesto en el control biológico de plagas mediante artrópodos entomófagos, es decir insectos parasitoides y ácaros e insectos depredadores.

Estrategias de Control biológico

El control biológico puede implementarse según tres estrategias (DeBach y Rosen, 1991):

- 1) **Control biológico clásico**, mediante la importación de especies desde una región para su establecimiento en una nueva región donde está presente la plaga.
- 2) **Control biológico aumentativo**, que consiste en la cría masiva y liberación periódica de individuos de especies nativas o establecidas, que están presentes en el sistema, para aumentar su número.
- 3) **Control biológico por conservación**, mediante el manejo del ambiente para favorecer las condiciones que permitan el aumento y desarrollo de especies de enemigos naturales presentes en el sistema.

Cada una de estas estrategias será desarrollada separadamente en otros capítulos de este libro, ya que implican el uso de técnicas particulares, y su aplicación suele estar relacionada con factores tales como el tipo de plaga (exótica o nativa), el sistema de producción (tecnificado, dependiente de insumos, autosustentable, extensivo o intensivo), la disponibilidad de conocimientos sobre los enemigos naturales (biológicos, ecológicos y tecnológicos) y el grado de aceptación por parte de los productores, entre otros.

Breve historia del Control biológico

En la historia del control biológico, desde los comienzos de la agricultura como actividad humana, pueden identificarse períodos de tiempo o eras caracterizadas por hechos destacados que han sido denominadas: “Era pre-científica”, “Era Clásica”, “Era química” y “Era integrada” (Gurr et al., 2000) (Tabla 1.1).

Tabla 1.1

Principales acontecimientos en la historia del control biológico

Tiempo	Evento
Era Pre-científica (antes de 1880)	
“Antigua”	Liberaciones de hormigas para controlar plagas de cítricos en China
“Medieval”	Transporte de colonias de hormigas desde las montañas hacia las arboledas de dátiles en Arabia
Era Clásica (desde 1880 hasta la aparición del DDT en 1939)	
1888	Primer éxito del control biológico clásico: importación del depredador <i>Rodolia cardinalis</i> (Coleoptera) para controlar a la “cochinilla acanalada de Australia” (<i>Icerya purchasi</i>) en los cítricos de California
1919	Denominación de la técnica “control biológico” por H.S. Smith
1920s	Producción comercial de parasitoides del género <i>Encarsia</i> para el control de moscas blancas en invernaderos
1932	Control biológico en tunas, en Australia
Era química	
1940s	Finaliza la producción comercial de <i>Encarsia</i> para el control de la mosca blanca en invernaderos, como resultado de la disponibilidad de plaguicidas
1940s	Disminuye el número de introducciones para el control biológico clásico
1950s	Desarrollo de la producción comercial de productos derivados de la bacteria <i>Bacillus thuringiensis</i> . Suele considerarse “control biorracional”
Era integrada (desde la publicación del libro “Primavera silenciosa” hasta el presente)	

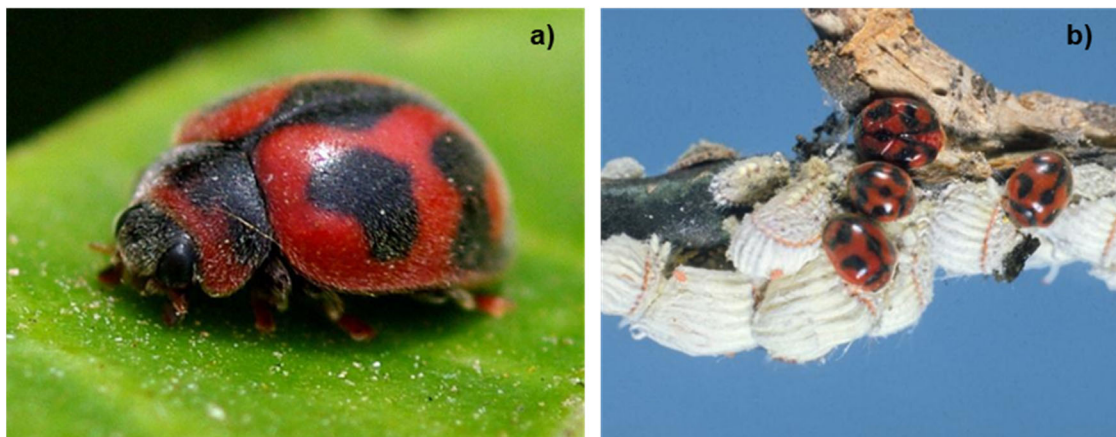
1963	Publicación de observaciones sobre el efecto de las flores sobre los parasitoides Hymenoptera
1967	La FAO formaliza el término Manejo Integrado de Plagas (MIP)
1970s	Recuperación de la producción comercial de <i>Encarsia</i> para el control de la mosca blanca en invernaderos y comienza un período de rápido crecimiento de la popularidad de esta estrategia Primera introducción deliberada de un patógeno para el control biológico de malezas
1980s	Comercialización de productos micoherbicidas Las ventas mundiales de Bt exceden los 50 millones de dólares
1992	Surgimiento de la base de datos BIOCAT, con 4.769 introducciones de insectos enemigos naturales, y 421 especies de plagas controladas
1996	Publicación del “Código de conducta para la importación y liberación de agentes de control biológico exóticos” Un gran número (1.150) de liberaciones de invertebrados y hongos (365 especies) para 133 plagas.
Principios del Siglo XXI a la actualidad	Importantes éxitos recientes en el uso de CB aumentativo, incluyen: Sustitución casi completa de plaguicidas químicos por depredadores (ácaros y hemípteros) para controlar trips y moscas blancas en pimientos en invernaderos en España, y depredadores hemípteros para controlar nuevas especies invasoras, como la polilla del tomate <i>Tuta absoluta</i> (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) En 2011 el control biológico del cactus “guante de boxeo” <i>Cylindropuntia fulgida</i> Engelm., en Sudáfrica, por la cochinilla <i>Dactylopius tomentosus</i> (Lamarck) Implementación de regulaciones nacionales e internacionales para el CB clásico Mayor desarrollo del CB aumentativo en numerosos países Interés creciente por el CB por conservación

Nota. Adaptado de Gurr et al. (2000)

Un caso emblemático de control biológico clásico ocurrió en los Estados Unidos, cuando en 1888 se introdujo en California el coccinélido *Rodolia cardinalis* (Mulsant) (Coleoptera: Coccinellidae) (Figura 1.4) desde Australia para reducir las poblaciones de la especie invasora *Icerya purchasi* Maskell (Hemiptera: Margarodidae) “cochinilla algodonosa de los cítricos” (Figura 1.4) en plantaciones de cítricos. La cochinilla había sido introducida accidentalmente en los Estados Unidos en plantas de acacia importadas de Australia. Además del depredador, también se introdujo el parasitoide especialista *Cryptochaetum iceryae* (Williston) (Diptera: Cryptochaetidae). Estos enemigos naturales se liberaron en pequeñas cantidades en plantaciones de cítricos de California y se logró controlar la cochinilla en menos de 2 años, siendo el coccinélido el agente más eficaz. El éxito de este programa, que se ha repetido en otros lugares del mundo contra la misma plaga, se debe a una serie de características ecofisiológicas de la relación depredador-presa: tanto los adultos como las larvas de *R. cardinalis* son depredadores activos y pueden buscar a sus presas que son sedentarias; la tasa de desarrollo del coccinélido es más rápida que la de la cochinilla; y además, el depredador no tenía enemigos naturales propios (Bale et al., 2008). Esta introducción salvó la industria citrícola de California y se considera ampliamente como el primer gran éxito del control biológico clásico (DeBach, 1964). En la actualidad, *R. cardinalis* tiene distribución mundial debido a su uso generalizado para el control biológico clásico contra *I. purchasi* y ha demostrado ser muy eficiente fuera de su área de distribución natural (Salisbury y Booth, 2004).

Figura 1.4

Primer caso exitoso de control biológico clásico



Nota. a) *Rodolia cardinalis*, b) *R. cardinalis* depredando sobre *Icerya purchasi*. Imágenes tomadas de:

https://arthropodafotos.de/dbsp.php?lang=eng&sc=0&ta=t_35_coleo_pol_coc&sci=Rodolia&scisp=cardinalis

Otro caso emblemático es el control biológico clásico de moscas blancas. En 1926, un productor de tomate observó pupas negras entre las ninfas normalmente blancas de la mosca blanca de los invernaderos, *Trialeurodes vaporariorum* Westwood (Hemiptera: Aleyrodidae), y

luego surgieron parasitoides adultos que fueron identificados como *Encarsia formosa* Gahan (Hymenoptera: Aphelinidae) (Figura 1.5). Un centro de investigación en Inglaterra comenzó a criar en masa el parasitoide y, unos años más tarde, produjo anualmente 1,5 millones de parasitoides a unos 800 viveros en Gran Bretaña. Durante la década de 1930, *E. formosa* se envió a otros países de Europa, Australia, Canadá y Nueva Zelanda. La producción en masa se interrumpió durante un breve período después de 1945 debido a la disponibilidad de plaguicidas sintéticos.

Figura 1.5
Parasitoide de “moscas blancas”



Nota. (a) adulto de *Encarsia formosa* parasitando una ninfa de mosca blanca, imagen tomada de: <https://www.controlbest.cl/producto/encarsia/>), (b) Pupa de mosca blanca parasitada por *E.*

formosa y adulto del parasitoide, imagen tomada de:

<https://biblioteca.inia.cl/server/api/core/bitstreams/b0d094c3-c631-4e91-9540-990d060e5ca7/content>)

Posteriormente, debido al rápido desarrollo de resistencia a los plaguicidas en los invernaderos, particularmente de los ácaros, como la “arañuela de las dos manchas” *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae), revivió el interés en el control biológico y se encontró un ácaro depredador de esta plaga, *Phytoseiulus persimilis* (Athias-Henriot) (Acari: Phytoseiidae), y se pusieron en práctica liberaciones con gran éxito en la década de 1960 (Hussey y Bravenboer, 1971). Más tarde, volvió a popularizarse el uso del parasitoide *E. formosa* para moscas blancas en los 1970s, y también se desarrolló el control biológico de otras plagas, como áfidos, trips y minadores de hojas nativos y exóticos, y surgieron sistemas exitosos de cría y liberaciones masivas.

Desde fines del siglo XX hasta la actualidad, el control biológico tuvo un gran desarrollo en el mundo, principalmente a través del desarrollo de programas para la cría masiva y liberación de agentes en numerosos cultivos y países (van Lenteren, 2012, 2018). En la actualidad, a nivel mundial existen regulaciones nacionales e internacionales para la implementación del control biológico clásico, y protocolos detallados para la evaluación del riesgo de introducción de

especies exóticas (Bigler et al., 2006; Paula et al., 2021), mientras que el control biológico aumentativo tiene una amplia aceptación e implementación y la estrategia de control biológico por conservación está adquiriendo también importancia, principalmente en sistemas productivos agroecológicos (Iuliano y Gratton, 2020).

En los capítulos referidos a cada estrategia de control biológico presentaremos detalles sobre los enemigos naturales más utilizados, y las particularidades de los programas actuales o más recientes.

CAPÍTULO 2

Características biológicas y ecológicas de los insectos parasitoides

Generalidades

Los parasitoides son insectos holometábolos endopterigotas cuyo estado larval se desarrolla como parásito, usualmente a expensas de otro insecto, pero también pueden atacar otros artrópodos (p. ej. arañas) (De Bach y Rosen, 1991). Producto de esta interacción, consumen todo o la mayor parte del cuerpo del hospedador, y empupan, dentro o fuera de éste. Cuando emergen, los adultos son de vida libre y para la reproducción pueden necesitar alimentarse, principalmente de carbohidratos que extraen del *honeydew* (exudados azucarados de hemípteros), néctar o más raramente del polen (Wäckers, 2005). Las hembras de algunos grupos de himenópteros adquieren su alimento a partir de fluidos o tejidos de los hospedadores, un fenómeno conocido como "**host feeding**" o **picaduras alimenticias** (Godfray, 1994).

En estos insectos, son las hembras adultas las que buscan y parasitan a los hospedadores, poniendo uno o más huevos en ellos y, por ende, son las responsables de infligir la muerte de los mismos. Otro aspecto importante de la vida de los parasitoides es que un único individuo hospedador aporta todos los recursos alimenticios necesarios para completar su desarrollo y alcanzar el estado adulto.

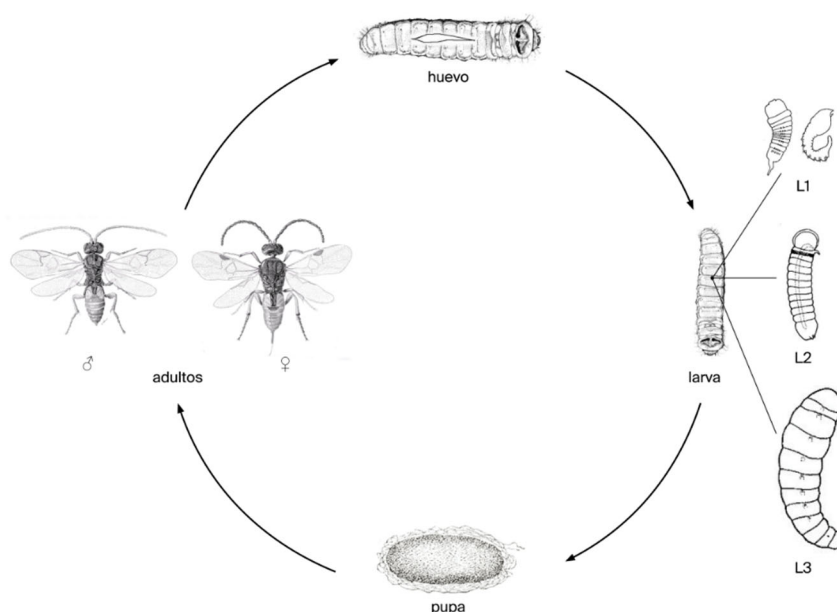
Se denominan parasitoides para distinguirlos de los verdaderos parásitos ya que los hospedadores mueren como producto de la interacción. En este sentido, se asemejan a depredadores (De Bach y Rosen 1991). Dado su especial estilo de vida, estos insectos comenzaron a ser estudiados en Europa recién a principios de 1700s, sin deparar aún su importancia en el control de plagas (Carton, 2005).

En cuanto a su diversidad, se los reconoce como un importante componente funcional de la fauna terrestre. Este modo de vida de los insectos se encuentra extendido en siete órdenes, principalmente Hymenoptera (aproximadamente un 75 % de las especies conocidas) y Diptera (15 %), pero también hay representantes dentro de los Coleoptera, Lepidoptera, Trichoptera, Neuroptera y Strepsiptera (5%) donde se encuentran especies parasitoides (Gauld y Bolton, 1988).

El ciclo de vida de los insectos parasitoides es, en general, corto, variando entre 10 y 120 días como máximo. En la Figura 2.1 se ejemplifica el ciclo de vida de la avispa parasitoide *Pseudapanteles dignus* (Muesebeck) (Hymenoptera: Braconidae), un enemigo natural de la polilla *Phthorimaea absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae), plaga de este cultivo. La hembra adulta del parasitoide, luego de aparearse, busca larvas de lepidópteros geléquidos (estadios L2-L4), sus hospedadores preferidos. Deposita uno o más huevos en cada larva hospedera, los que eclosionan a las 16-24 h de ovipuestos. Dentro del hospedador se desarrolla una sola larva del parasitoide, el resto serán eliminadas por un mecanismo de defensa fisiológica que se tratará más adelante. Pasados unos 12 días y luego experimentar dos mudas, la larva L3 abandona el hospedador que está totalmente consumido para formar la pupa, generalmente adherida al follaje, tallos, tutores del cultivo. La pupa está encerrada por un capullo o cocón blanquecino tejido por la larva y que sirve de protección frente a posibles depredadores. El estado de pupa dura aproximadamente 9 días y finalmente emerge una avispa adulta, hembra o macho, que reiniciará el ciclo. Los adultos pueden vivir entre 10 a más días y esto dependerá del encuentro con nuevos hospedadores, la cantidad de huevos que tenga la hembra para oviponer, etc. (Luna et al., 2007; Nieves et al, 2015).

Figura 2.1

Ciclo de vida de un parasitoide



Nota. *Pseudapanteles dignus*, endoparasitoide solitario que ataca larvas de la polilla del tomate *Phthorimaea absoluta* (Diagrama elaborado por Eliana Nieves y Laura Morote).

Durante la oviposición, varias hembras de la misma especie pueden dejar sus huevos en un mismo hospedador, un fenómeno denominado **superparasitismo**. También se ha observado

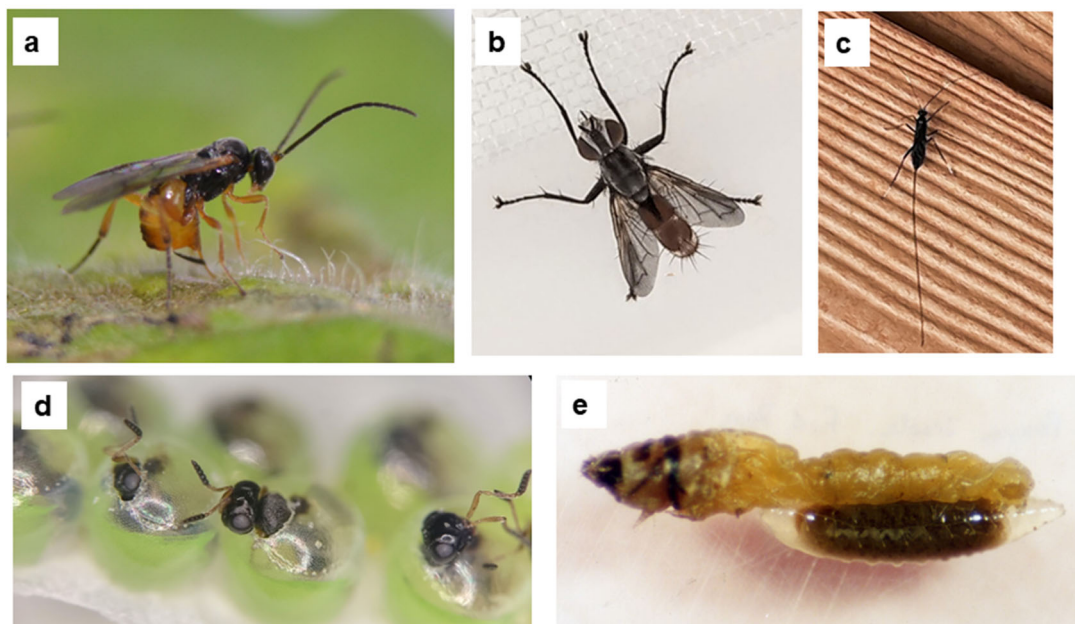
que una misma hembra puede depositar varios huevos en un mismo hospedador, en este caso se trata de **autosuperparasitismo**. En ambas circunstancias, si se trata de un parasitoide solitario esto conducirá a la competencia intraespecífica de las larvas. Las hembras de endoparasitoides solitarios suelen autoparasitar, una estrategia adaptativa que realizan con el objeto de vencer las defensas inmunológicas del hospedador; de esta forma, si bien se pierden varios individuos inmaduros producto de la encapsulación, uno al menos tiene la chance de sobrevivir y llegar al estado adulto. Esto fue observado en la especie *P. dignus*, donde se estimó que una hembra deja en promedio unos cuatro huevos en una misma larva de *P. absoluta*, aun cuando tiene disponibles más de 10 larvas en un mismo evento, y que los supernumerarios son eliminados por encapsulación (Luna et al., 2016; D'Auro et al., 2021). También es común que dos o más hembras adultas de distintas especies de parasitoides coloquen sus huevos en un mismo hospedador. En contraposición con el superparasitismo, ese fenómeno se denomina **multiparasitismo** y como resultado, ya sea las hembras adultas o las larvas se encontrarán una situación de competencia interespecífica por oviponer o alimentarse, respectivamente, donde una sola de las especies sobrevive. En el primer caso, se denomina **competencia extrínseca** y en el segundo caso, **intrínseca**. Se han observado comportamientos de agresión física, tanto de adultos como de larvas, para defender y ganar al hospedador utilizando el ovipositor o las mandíbulas, como también la supresión química de los competidores por inyección de venenos o sustancias paralizantes. Las hembras de muchas especies de himenópteros parasitoides son capaces de detectar hospedadores previamente parasitados, por hembras conespecíficas o heterospecíficas. En ese caso, deben decidir si oviponer o buscar un nuevo hospedador, y esto dependerá de la disponibilidad de los mismos, la edad de la hembra, el tiempo transcurrido entre oviposiciones, la especie de parasitoide en cuestión, entre otros factores. Se han registrado casos en que las hembras practican ovidios con sus ovipositores de huevos o larvas previamente colocados en un hospedador.

Los parasitoides son clasificados de muchas maneras (Figura 2.2). Se distinguen aquellos que son **solitarios**, cuando solo una larva del parasitoide se desarrolla a expensas del hospedador, de los **gregarios**, donde más de una larva se alimenta del hospedador. Esta característica puede ser obligada o facultativa, ya que se han registrado especies que pueden comportarse como solitarias cuando parasitan hospedadores pequeños y de forma gregaria ante mejores condiciones de cría. Un caso extremo del desarrollo gregario es el que muestran algunas especies **poliembriónicas**, donde un solo huevo depositado en el hospedador puede dar lugar a una progenie de cientos o hasta miles de individuos idénticos, como es el caso de la avispa parasitoide *Copidosoma floridanum* Ashmead (Hymenoptera: Encyrtidae), que ataca larvas de lepidópteros noctuidos, entre ellos, de la oruga medidora *Rachiplusia nu* Guenneé (Lepidoptera: Noctuidae), plaga de la soja y una decena de otros cultivos en Argentina. Otra forma de clasificarlos los distingue según si se desarrollen internamente dentro del hospedador, como **endoparasitoides**, o como **ectoparasitoides**, cuando crecen externamente sobre el mismo. En el primer caso, esta forma de vida permite al hospedador continuar el desarrollo hasta el momento en que el parasitoide completa el suyo mientras que los segundos los mata o paraliza

al momento de la oviposición, por medio de la inyección de sustancias paralizantes o veneno (van Driesche et al., 2007; van Lenteren, 2007) (Figura 2.2).

Figura 2.2

Diversidad de insectos parasitoides



Nota. (a) Hembra adulta del endoparasitoide *Pseudapanteles dignus* (Hymenoptera: Braconidae) parasitando a una larva de *Phthorimaea absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). (b) Adulto de *Cylindromyia* sp. (Diptera: Tachinidae) parasitoide de chinches (Hemiptera: Pentatomidae). (c) Hembra (Hymenoptera: Ichneumonidae) con ovipositor largo para parasitar hospedadores en el interior de troncos de árboles. (d) Adultos de *Trissolcus podisi* (Hymenoptera: Platygasteridae) emergiendo de huevos de *Edessa mediatubunda* (Hemiptera: Pentatomidae). (e) Larva del ectoparasitoide *Dineulophus phthorimaeae* (Hymenoptera: Eulophidae) parasitando a una larva de *P. absoluta*. Fotografías: Jorge Barneche y Franco D'Auro (a), Eliana Nieves (b y d), M. Gabriela Luna (c y e).

Las hembras de especies de parasitoides pertenecientes al orden Hymenoptera presentan un ovipositor cuya longitud depende del grado de ocultamiento del hospedador. Los dípteros, por otra parte, carecen de ovipositor (Figura 2.2).

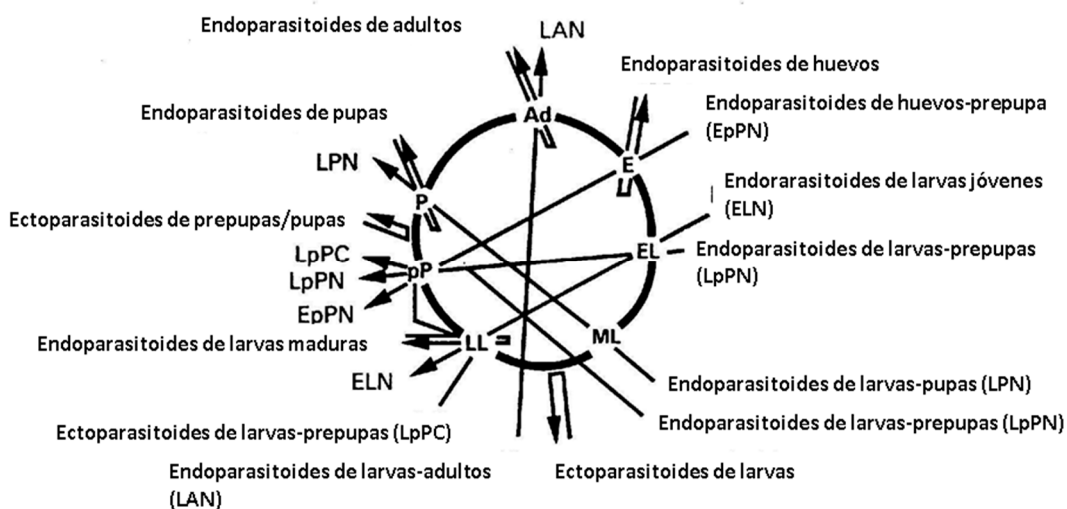
Continuando con la clasificación de los parasitoides, y dado que todos los estados de desarrollo de un insecto pueden ser susceptibles al ataque de estos enemigos naturales, se distinguen los parasitoides de huevos u **oófagos**, de **ninfas/larvas**, **pupas** y **adultos**. Pero también hay especies que prolongan su ciclo de vida y le permiten al hospedador continuar su desarrollo, e incluso mudar. Así, Haeselbarth (1979) y luego Askew y Shaw (1986) diferenciaron

a los parasitoides en dos categorías, los **koinobiontes**, que permiten el desarrollo del hospedador y los **idiobiontes**, que detienen el desarrollo del hospedador una vez parasitado. Dentro de la primera categoría se encuentran los endoparasitoides, los ectoparasitoides de arañas y los hiperparasitoides (parasitoides de parasitoides o parasitoides secundarios). En la segunda categoría se reúnen la mayoría de los ectoparasitoides, los parasitoides oófagos y los endoparasitoides de pupas.

Por último, Mills (1994), en un exhaustivo trabajo de recopilación de cientos de publicaciones científicas sobre la biología y ecología de los insectos parasitoides que atacan a insectos holometábolos endopterigotas, los clasificó basándose en 12 estilos de vida diferentes (Figura 2.3), definidos por: a) el modo de parasitismo (ecto o endoparasitismo); b) cómo usan al hospedador (en qué estado del desarrollo lo atacan y en qué estado lo matan); c) cómo es el desarrollo del parasitoide (continuo o se detiene hasta cierto momento y luego sigue desarrollándose) y, d) cómo es el desarrollo del hospedador una vez que fue parasitado (koinobionte o idiobionte).

Figura 2.3

Doce estilos de vida de los parasitoides de hospedadores holometábolos



Nota. El ciclo de vida del hospedador se representa con un círculo y los estados de desarrollo con letras: E, huevo; EL, larva joven; ML, larva intermedia; LL, larva madura; pP, prepupa; P, pupa; y Ad, adulto. Las flechas conectan el estado del hospedador atacado por el parasitoide y el estado en el que resulta muerto. Cuando la flecha atraviesa el círculo indica que el desarrollo es interno (endoparasitoide), mientras que la que se grafica por fuera del círculo corresponde a un desarrollo externo (ectoparasitoide) (Tomado y adaptado de Mills, 1994).

A continuación, se describen brevemente los estilos de vida definidos por Mills (1994) y se mencionan ejemplos de los grupos taxonómicos representados:

1) **Endoparasitoides de huevos:** atacan y se desarrollan completamente dentro de los huevos del hospedador. Pueden ser solitarios o gregarios. Todas las especies de parasitoides oófagos son avispas (Hymenoptera): Encyrtidae, Eulophidae, Eupelmidae, Mymaridae, Pteromalidae, Tetracampidae, Trichogrammatidae, Platygasteridae, Scelionidae.

Parasitoides de larvas:

2) **Endoparasitoides de larvas jóvenes:** solitarios o gregarios, ciclo de vida de aproximadamente 9 días. Confinados a hospedadores del orden Lepidoptera. Varias familias de himenópteros. P.ej. *Meteorus*, *Cotesia*, *Aleiodes*, *Hyposoter*.

3) **Endoparasitoides de larvas maduras:** tienen un desarrollo rápido (3-5 d), solitarios o gregarios, consumen sólo cuerpos grasos o hemolinfa, también pueden consumir todo el hospedador y momificarlo. P. ej., dípteros taquínidos del género *Winthemia* y sarcófagos, e himenópteros, como los géneros *Pediobius* y *Quadrastichus*.

4) **Ectoparasitoides:** desarrollo rápido (3-4 d) y son mayormente solitarios. Atacan hospedadores de los estadios larvales intermedio a final, produciéndoles parálisis para su manipulación. Son todos himenópteros y a menudo se especializan en hospedadores endófitos, ya que necesitan protección contra la desecación o los depredadores. P. ej. *Bracon*, *Cirrospilus*, *Hormius*, *Pteromalus* y *Rhyssa*.

Parasitoides de prepupas:

5) **Endoparasitoides de huevo-prepupa:** son todas especies de himenópteros que atacan al hospedador en el estado de huevo y detienen su desarrollo hasta que el hospedador entra en estado de prepupa. Solitarios, algunos poliembriónicos. Entre las especies más relevantes se encuentran avispas de los géneros *Ageniaspis*, *Copidosoma*, y *Tetrastichus*.

6) **Endoparasitoides de larva-prepupa:** ataca al hospedador en estado de larva y luego el desarrollo es similar a (5). Diversos taxonómicamente, son los parasitoides más comunes de hospedadores de hábitos de vida expuestos (exofíticos). Entre los himenópteros, se pueden mencionar especies de los géneros *Apanteles*, *Ibalia* y *Orgilus*; entre los dípteros taquínidos, especies de *Exorista*, *Macquartia*, y *Parasetigena*.

7) **Ectoparasitoides de larva-prepupa:** todas las especies son himenópteros solitarios, atacan los últimos estadios larvales del hospedador, deteniendo su desarrollo hasta que el hospedador forma la pupa. P. ej. *Parabates* y *Phytodietus*.

8) **Ectoparasitoides de prepupa-pupa:** atacan y completan su desarrollo en el hospedador en el estado de prepupa, la que luego queda protegida dentro de un cocón o pupario. Pueden ser solitarios o gregarios. Ciclos de vida cortos (5-7 d). Como ejemplos se mencionan a los géneros de himenópteros *Elasmus*, *Scambus* y *Spalangia*, y del coleóptero estafilínido *Aleochara*.

Parasitoides de pupas:

9) **Endoparasitoides de larva-pupa:** atacan a larvas de los últimos estadios pertenecientes a Lepidoptera, Diptera y Coleoptera Chrysomelidae. Dentro del orden Hymenoptera hay

representantes de las familias Braconidae, Eulophidae e Ichneumonidae, y de Diptera, familia Tachinidae.

10) **Endoparasitoides de pupas:** atacan y completan su desarrollo en hospedadores en estado de pupa. Comunes entre Hymenoptera Chalcididae, Diapriidae, Ichneumonidae y Pimplinae y en Diptera Bombyliidae. P. ej., los géneros de himenópteros *Brachymeria*, *Connura*, *Itopectis* y *Pteromalus*.

Parasitoides de adultos:

11) **Endoparasitoides de larva-adulto:** atacan larvas de los últimos estadios del hospedador, luego detienen su desarrollo hasta que éste alcanza el estado adulto. Son comunes en especies hospederas que entran en diapausa en el invierno, y en primavera completan su desarrollo. Restringidos a hospedadores coleópteros e himenópteros. Entre los representantes se encuentran especies de Hymenoptera Braconidae, Strepsiptera Stylopidae y Diptera Tachinidae. P. ej. especies de los géneros *Microctonus* y *Stylops*.

12) **Endoparasitoides de adultos:** completan todo su ciclo utilizando a sus hospedadores en estado adulto. Se alojan en el abdomen del hospedador. Los órdenes de insectos cuyos adultos son atacados por estos parasitoides son coleópteros, himenópteros y neurópteros. Las familias más representadas son Braconidae, Eulophidae y Pteromalidae, dentro de los Hymenoptera, y Conopidae, Tachinidae y Pyrgotidae, pertenecientes a los Diptera.

En esta clasificación Mills (1994) excluyó a los **hiperparasitoides** o parasitoides secundarios. Estos se desarrollan a expensas de otro parasitoide y están restringidos a tres órdenes de insectos: Coleoptera, Diptera y predominantemente en Hymenoptera, Superfamilias Ceraphronoidea, Chalcidoidea, Cynipoidea, Ichneumonoidea y Trigonoidea. De acuerdo a su biología, se clasifican como hiperparasitoides **obligados** o **facultativos**. La familia Aphelinidae puede presentar ciclos de vida complejos que incluyen el hiperparasitismo (ver más adelante). Es importante destacar que varias especies de parasitoides con este comportamiento han sido los responsables de la falla de programas de control biológico y que la correcta identificación taxonómica es un determinante del éxito de control de un agente de biocontrol.

Por otra parte, son de gran relevancia para el control biológico los parasitoides de insectos exopterigotas fitófagos, aunque sus estilos de vida son más simples comparados con los definidos por Mills (1994). Los hay aquellos que utilizan a los huevos de estos insectos como hospederos, y especies que atacan ninfas de los últimos estadios y/ o adultos. Por ejemplo, para plagas tales como langostas y tucuras (Orthoptera), se han registrado avispas de la familia Platygasteridae que parasitan huevos y moscas de las familias Sarcophagidae, Nemestrinidae y Tachinidae a sus ninfas y adultos. Las chinches pentatómidas (Hemiptera, Heteroptera) tienen como grupos principales a avispas parasitoides de huevos (Encyrtidae y Platygasteridae), y avispas y moscas de ninfas y adultos (Encyrtidae y Tachinidae). Chicharritas, membrácidos (Hemiptera, Cicadomorpha y Fulgoroidea) y áfidos, cochinillas y moscas blancas (Hemiptera, Sternorrhyncha) son atacados por avispas parasitoides de las familias Aphelinidae, Braconidae y Encyrtidae. Se destacan en particular los ciclos de vida de los Aphelinidae (Quicke 1997), los que pueden presentar: **parasitismo heterónomo**, en donde las hembras se desarrollan como

endoparasitoides primarios de ninfas de áfidos y moscas blancas, mientras que los machos pueden comportarse como hiperparasitoides obligados de larvas o pupas de hembras conespecíficas (**autoparasitismo heterónomo obligado**, p. ej: *Coccophagus semicircularis* Westwood, *Encarsia lutea* (Masi), *E. sophia* (Girault & Dodd), como hiperparasitoides de pupas de especies relacionadas (**autoparasitismo heterónomo facultativo**, p. ej: *Encarsia smithi* (Silvestri) y *E. opulenta* (Silvestri)), como hiperparasitoides de hembras de especies de otros afelínidos, encítidos o eulófidos (**aloparasitismo heterónomo**), como ectoparasitoides de la misma especie de hospedador que la hembra (**parasitismo dífago**, p. ej: *Coccophagus hemera* (Walker) y *C. bartletti* Annecke & Insley) y finalmente como endoparasitoides de huevos de lepidópteros (**parasitismo heterotrófico**). El autoparasitismo se denomina también **adelfoparasitismo**.

Por lo general, el **tiempo de desarrollo pre-imaginal** (larval y pupal) es más corto en idiobiontes que en koinobiontes, y esto se debe en parte a cómo utilizan al hospedador. Los primeros, al paralizar y alimentarse externamente del hospedador, debe consumirlo más o menos rápido para evitar que se descomponga. Los machos tienen un tiempo de desarrollo más corto que las hembras y los adultos emergen antes, un fenómeno denominado **protandria**. A su vez, la **longevidad** de los adultos está fuertemente determinada por la facilidad del encuentro, el tiempo de manipuleo, la frecuencia y la abundancia de hospedadores. Cuando las hembras de himenópteros no encuentran hospederos, suelen experimentar el fenómeno de **ovo-absorción**, donde los huevos que no pueden ser descargados son reabsorbidos.

Un aspecto importante a resaltar en los himenópteros parasitoides es su modo de reproducción y también algunas alteraciones en la determinación del sexo que presentan, lo que afecta tanto su utilización como agentes de biocontrol como su cría. Este orden de insectos tiene un sistema de determinación de sexos **haplodiploide**, donde los machos son haploides y derivan de huevos no-fertilizados (**arrenotoquia**) y las hembras diploides, de huevos fertilizados. Otro tipo de reproducción bastante común en avispas parasitoides es la telitoquia, donde por partenogénesis las hembras sin fecundar dan descendencia femenina. La deuterotoquia es menos común y se trata de una reproducción partenogenética donde las hembras producen hijas $2n$ y machos n sin fecundar (Godfray 1994). Además, se registran machos diploides para unas 19 especies de la Serie Parasítica. En ellos se encontró que individuos diploides homocigotas para uno o varios loci producen machos. Este tipo de determinación secundaria del sexo, por diversidad alélica, se denomina **determinación complementaria de sexos (CSD)**, si ocurre en un solo locus se designa CSD Single-locus (sl-CSD) y en varios loci CSD Multiple loci (ml-CSD). Ejemplos de parasitoides con este tipo de reproducción son, dentro de los braconídeos, *Aphidius rhopalosiphi* de Stefani-Perez, *Bracon hebetor* Say y *Cotesia glomerata* L. y entre los icneumonídeos, *Diadegma insulare* Cresson y *Venturia canescens* (Gravenhorst) (Gokhman y Kuznetsova, 2017; Whiting 1943, 1961; van Wilgenburg et al., 2006).

Las características mencionadas sobre el sistema de reproducción de los parasitoides himenópteros les confieren ciertas ventajas adaptativas, como por ejemplo la **tolerancia a la endocría** ya que las mutaciones defectuosas o letales se expresan 100% en machos n o $2n$, los cuales son eliminados de la población. Esto a su vez permite que la descendencia producto del

apareamiento entre individuos emparentados (madre-hijo o hermanos) sea viable, algo común en especies gregarias con baja capacidad de dispersión, como p. ej., *Goniozus legneri* Gordh (Hymenoptera: Bethyridae) un agente de control biológico de numerosas plagas (Legner y Gordh 1992). En general, la progenie está fuertemente desviada hacia las hembras, con uno o pocos machos que fertilizarán a sus hermanas.

Se han reportado otras alteraciones al sexo de la descendencia, como la presencia de cromosomas supernumerarios y microparásitos celulares. En el primer caso, se observó en *Nasonia vitripennis* (Walker) (Hymenoptera: Pteromalidae) que un cromosoma llamado *psr* ('*paternal sex ratio*') es heredado a través del macho. Cuando el esperma fecunda al huevo, *psr* causa la degeneración de los cromosomas paternos, convirtiendo la cigota $2n$ en n . Con respecto a los microorganismos endoparásitos celulares, uno de los más estudiados son las bacterias del género *Wolbachia*. Ésta se observó en especies telitóquicas, que cuando eran curadas con antibióticos, su descendencia daba machos. La producción de progenie exclusivamente femenina ocurre debido a que la bacteria altera la ovogénesis (Werren et al., 2008). Se han reportado unas 20 familias de himenópteros parasitoides con esta característica, entre ellas, Trichogrammatidae.

Otra característica relacionada a la reproducción en himenópteros parasitoides es la **capacidad de controlar la proporción de sexos de la descendencia**. Las hembras pueden dirigir la fertilización de los oocitos luego del apareamiento, facilitada por movimientos abdominales, permitiendo que el esperma que se encuentra en las espermatecas los fecunde o no. Por su condición de arrenotocos, los huevos fertilizados darán hembras mientras que los no fertilizados darán machos. Este comportamiento se observa principalmente en parasitoides idiobiontes, ya que, al paralizar al hospedador, éste detiene su desarrollo y así puede evaluar la "calidad" del hospedador. Como resultado, tienden a dejar progenie femenina en los hospedadores más aptos, p. ej., de mayor tamaño.

Con respecto a su ecología, los insectos parasitoides presentan algunos patrones característicos. Uno de ellos es que los ectoparasitoides se asocian por lo general a hospedadores de hábitos ocultos o protegidos, como minadores, barrenadores, cochinillas protegidas por ceras, o pupas dentro de un pupario. Así, las posibilidades de que puedan ser afectados por mecanismos de defensas propios de los hospedadores o atacados por depredadores son mínimas. Los endoparasitoides, en cambio, se encuentran protegidos dentro del cuerpo del hospedador (Hawkins, 1994). En este caso, una de las limitaciones que enfrentan es la obtención de oxígeno para respirar; algunos lo hacen directamente a través del tegumento o de la hemolinfa del hospedador mientras que otros lo extraen del aire exterior conectando sus espiráculos a las tráqueas del hospedador, como por ejemplo las moscas parasitoides de la familia Tachinidae (Stireman et al., 2006). Otro problema que deben afrontar los parasitoides internos es la respuesta inmunológica de los hospedadores ante la presencia de huevos o larvas parásitas, un proceso denominado **encapsulación**. En este proceso, los hemocitos del hospedador se adhieren a la superficie del parasitoide, que pueden formar una cápsula, impidiéndole alimentarse e intercambiar oxígeno y por lo tanto mueren por asfixia. Se observó,

por ejemplo, en *P. dignus*, que las L1 tempranas son encapsuladas por *P. absoluta*, en el término de unas pocas horas (Luna et al., 2016). El sitio de alimentación del hospedador es también de importancia para determinar el número y tipo de parasitoides que lo atacan. Hawkins (1994) reportó que un grado medio de ocultamiento del hospedador resulta en mayores valores de mortalidad infligida por parasitoides, los que en general son idiobiontes. Con respecto al **rango de hospedadores**, es decir, el número de especies hospederas que utilizan, se ha observado que, en himenópteros, los parasitoides koinobiontes son más especialistas que los idiobiontes. Se mencionan las interacciones fisiológicas con los hospedadores y la posibilidad del encapsulamiento y las restricciones que encuentran los koinobiontes respecto al tamaño del hospedador que necesitan para desarrollarse. Los dípteros parasitoides, aun cuando se comportan como koinobiontes, en cambio, son más generalistas, debido a su comportamiento de oviposición. Algunas especies pegan los huevos (macrotrópicos) sobre el hospedador y otras dejan huevos pequeños (microtrópicos) sobre el follaje y cuando el hospedador se alimenta, éstos penetran en su cuerpo. Estos parasitoides además suelen evitar la encapsulación formando un “sifón” para la respiración, dentro del hospedador (Dindo y Nakamura 2018).

Cuando se evalúa el potencial de una especie de parasitoide como agente de control biológico, es importante tener en cuenta su **patrón de ovigenia**, es decir cómo ocurre la maduración de los huevos durante la vida de la hembra. Jervis et al. (2008) definieron cuatro tipos de estas estrategias reproductivas para los parasitoides, los pro-ovigénicos (Tipos 1 y 2, con complemento de huevos maduros al momento de la emergencia de la hembra adulta; gran disponibilidad de huevos, más pequeños y con menos vitelo) o sinovigénicos (Tipos 3 y 4, los huevos maduran luego de la emergencia de la hembra adulta; unos pocos huevos por lo general más grandes). La mayoría de las especies koinobiontes son pro-ovigénicas cuyas hembras están preparadas para parasitar desde que emergen mientras que las idiobiontes son sinovigénicas y por lo tanto requieren fuentes extra de energía, provenientes de las plantas (néctar, polen) o de los hospedadores (*honeydew* y *host-feeding*) para madurar los oocitos.

En relación a su importancia para el control biológico, aproximadamente unas 120 especies se han utilizado como agentes de biocontrol clásico y aumentativo desde 1900 a la actualidad. van Lenteren (2012, 2018) contabiliza unas 4.300 introducciones de parasitoides para programas de control biológico clásico, siendo en su mayoría especies himenópteros de las familias Braconidae, Ichneumonidae, Eulophidae, Pteromalidae, Encyrtidae, y Aphelinidae y dípteros de la familia Tachinidae. Se estima que estos enemigos son aplicados en unos 25 millones de ha de cultivos en el mundo al año. Los parasitoides son valorados para el control biológico debido a su especificidad por sus hospedadores, la cual está determinada por: a) el hábitat donde se encuentran los hospedadores, b) el tipo de alimentación de los hospedadores; c) la especie de insecto hospedador, y d) el estilo de vida del parasitoide. Para ello se valen de señales visuales y olfativas (semioquímicos), de larga y corta distancia (van Driesche et al., 2007). Con respecto a las señales químicas, éstas pueden ser emitidas por las plantas o los hospedadores, y existen en la actualidad importantes avances en el conocimiento y la aplicación de estos compuestos para el control biológico (Murali-Baskaran et al., 2018; Wajnberg y Colazza, 2013).

CAPÍTULO 3

Características biológicas y ecológicas de los artrópodos depredadores

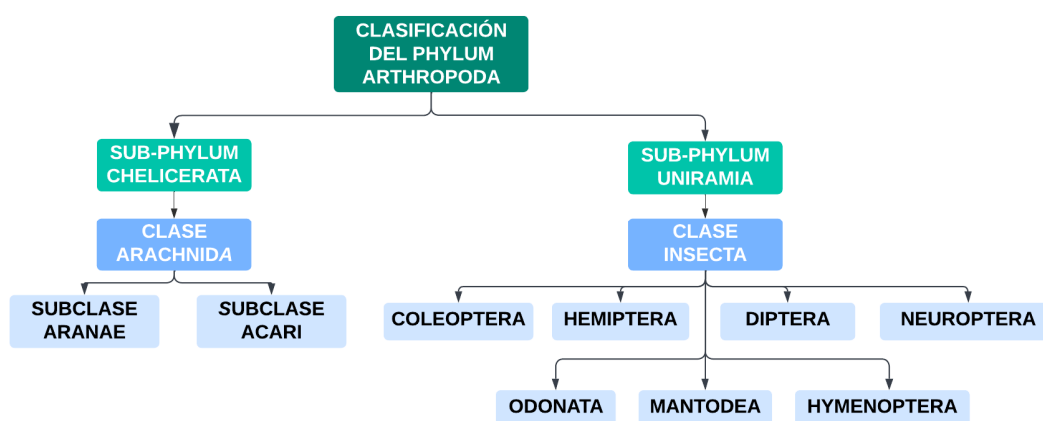
Características de los principales grupos de depredadores

Un depredador puede definirse como un animal que mata y consume a su presa (Speight et al., 2008), y requiere muchas presas para completar su desarrollo (Price et al., 2011).

Los depredadores pertenecen al Phylum Arthropoda (Figura 3.1). La mayoría de los Arachnidae son depredadores, y las especies más importantes como controladores biológicos pertenecen a las subclases Araneae y Acari. Entre los insectos (Clase Insecta), las especies más utilizadas en control biológico pertenecen a los órdenes Coleoptera, Hemiptera, Diptera y Neuroptera; aunque hay especies depredadoras en otros órdenes como las libélulas (Odonata), las mantis (Mantodea) y las hormigas (Hymenoptera) (Speight et al., 2008).

Figura 3.1

Grupos taxonómicos con representantes entomófagos



Clase Arachnida

Subclase Araneae

La subclase Araneae presenta 87 familias, de las cuales 10 contienen especies involucradas en estudios sobre control biológico (Hagen et al., 1999). Las arañas son depredadoras, principalmente de insectos, y sus efectos sobre las poblaciones de las plagas son poco conocidos. Esto se debe, probablemente, a la complejidad de su comportamiento y la dificultad de evaluar el impacto que tienen sobre la población de la plaga. Además, las arañas poseen pocas de las características usualmente consideradas importantes para un enemigo natural, ya que tienen ciclos de vida largos con relación a las plagas, son muy generalistas, y presentan comportamiento territorial. El impacto de las arañas sobre los insectos fue demostrado por Riechert y Bishop (1990), quienes realizaron un experimento con cubierta plástica y plantas con flores en algunas parcelas, y removiendo las arañas en otras. En el primer caso el ensamble de arañas aumentó y el daño producido por los insectos disminuyó, mientras que donde las arañas fueron removidas, el daño ocasionado por los insectos aumentó. Las familias Therididae, Linyphiidae, Araneidae y Tetragnathidae son tejedoras de telas y comprenden muchas de las especies más comunes en los agroecosistemas. Si bien, se ha observado que varias especies depredan sobre insectos plaga, hay muy pocos estudios experimentales sobre su eficiencia como agentes de control biológico en los cultivos. La familia Lycosidae, llamadas también arañas lobo, son primariamente cazadoras y habitan el suelo mientras que los Oxyopidae son especies cazadoras comunes en las partes bajas de la vegetación. La familia Salticidae, arañas saltadoras, son comunes también en los agroecosistemas y depredan sobre varias plagas, son diurnas y cazan visualmente. La familia Thomisidae, a la que pertenecen las llamadas arañas cangrejo, es mencionada con potencialidad para el control de plagas.

Subclase Acari

Los ácaros depredadores pertenecen a la familia Phytoseiidae y son importantes agentes de control de ácaros Tetranychidae, trips y moscas blancas. Han sido utilizados, y se utilizan en la actualidad, en programas de control biológico clásico y aumentativo en todo el mundo. La mayoría de los fitoseidos se alimentan además de hongos, exudados de las plantas, polen, etc., y algunos de ellos son capaces de extraer líquidos de las células de las hojas (McMurtry et al., 2013). Los ácaros más usados como agentes de control en el mundo, principalmente en Europa, son *Phytoseiulus persimilis* (Athias-Henriot) y *Neoseiulus californicus* (McGregor) para el control de la arañuela de las dos manchas *Tetranychus urticae* (Koch), y *Amblyseius swirskii* Athias-Henriot para el control de trips y moscas blancas en invernáculos.

Clase Insecta

Dentro de la clase Hexapoda, las familias Coccinellidae y Carabidae (Coleoptera) son las que poseen un mayor número de especies de enemigos naturales de plagas con potencialidad para el control. Los coccinélidos han sido ampliamente estudiados (Hodek et al., 2012) y muchas especies son utilizadas en programas de control biológico aumentativo a nivel mundial (van Lenteren, 2012). Presentan un amplio rango alimenticio, y si bien hay especies fitófagas y micófagas, la mayoría son entomófagas. Los coccinélidos depredadores se alimentan principalmente de áfidos, cochinillas, moscas blancas y psílidos, pero también pueden depredar ácaros fitófagos, trips y estadios juveniles de insectos holometábolos. Tanto los adultos como las larvas consumen el mismo tipo de presas; el polen y el néctar les sirven a los adultos como fuente de alimento alternativo para sobrevivir cuando la densidad de presas es baja y, en algunos casos, a las larvas para completar su desarrollo (Hodek y Evans, 2012). Además, los coccinélidos pueden depredar sobre otras especies de coccinélidos (depredación intragremio) o sobre individuos de su misma especie (canibalismo), ambas interacciones que pueden afectar el control biológico (ver capítulo 4). Los coccinélidos más conocidos son los depredadores de áfidos y suelen llamarse vulgarmente “vaquitas” o “mariquitas”. Alrededor de 6.000 especies de Coccinellidae han sido registradas a nivel mundial, y aproximadamente 1.500 pertenecen a América del Sur (González, 2009). En la Argentina, las especies más estudiadas por su rol como agentes de control biológico son *Eriopis connexa* (Germar), *Cycloneda sanguinea* (L.), *Adalia bipunctata* (L.), *Hippodamia convergens* Guérin-Ménéville, *Hyperaspis festiva* Mulsant, aunque otras especies se encuentran frecuentemente asociadas a cultivos hortícolas, florícolas, frutícolas y ornamentales. La familia Carabidae posee numerosas especies depredadoras, tanto los adultos como las larvas, estrictas o facultativas, y dentro de los agroecosistemas constituyen un elemento importante ya que actúan como agentes de control biológico natural. Pasan todo el estado larval en el suelo, y los adultos suelen permanecer la mayor parte del tiempo en él (Jacas et al., 2008). En la Argentina, pueden mencionarse a *Scarites anthracinus* (Dejean), *Harpalus* sp. y *Calosoma* sp. como especies comunes en diferentes cultivos. Además, los carábidos son tenidos en cuenta en planes de control biológico por conservación, como por ejemplo *Pseudophonus rufipes* (DeGeer) y *H. distinguendus* (Duftschmid), las dos especies más abundantes en cítricos en España, que han sido citadas como depredadores de la mosca de la fruta *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae) (Urbaneja et al., 2006).

Dentro del Orden Diptera, las especies que tienen mayor implicancia en el control biológico de plagas pertenecen a las familias Syrphidae y Cecidomyiidae. Los sírfidos tienen un doble rol ecosistémico, ya que los adultos son polinizadores y se alimentan de néctar, polen y miel, mientras que las larvas son voraces depredadoras principalmente de áfidos, aunque también se alimentan de trips y moscas blancas. Liljesthröm y Bouvet (2014) mencionaron a los sírfidos como enemigos naturales de la chicharrita de los cítricos *Diaphorina citri* Kuwayama (Sternorrhyncha: Psyllidae) en nuestro país. Por su parte, Díaz Lucas et al. (2024) estudiaron el potencial de *Allograpta exotica* como agente de control biológico del áfido *Chaetosiphon*

fragaefolii, plaga clave del cultivo de frutilla a nivel mundial, y encontraron que es capaz de reducir la población del áfido a campo. Los sírfidos son también utilizados en programas de control biológico por conservación en varios cultivos, en los cuales la provisión de recursos extra florales para atraerlos y mejorar el control de áfidos es un método utilizado con éxito. Pineda y Marcos-García (2008) demostraron que la adición de plantas de cilantro en floración, *Coriandrum sativum* L. y de aliso, *Lobularia maritima* (L.), propició mayores densidades de sírfidos en cultivos de pimiento bajo invernadero (ver ejemplos en Argentina en el capítulo 10).

El orden Hemiptera posee especies que se caracterizan por su peculiar aparato bucal picador-suctor (ver Hábitos alimentarios), el cual les permite una amplia diversidad trófica. Todas las especies pertenecientes a los subórdenes Sternorrhyncha y Auchenorrhyncha son fitófagos, mientras que las del suborden Heteroptera pueden ser fitófagas, hematófagas, depredadoras u omnívoras. Dentro de la familia Anthracoridae, varias especies del género *Orius* (Anthracoridae) se comercializan en Europa, Estados Unidos, norte de África, Asia, Australia y América Latina. Si bien son depredadores generalistas de huevos de insectos y pequeños artrópodos como áfidos, trips y ácaros, se utilizan principalmente para el control de trips en cultivos hortícolas y ornamentales. En la Argentina, la empresa Biobest Argentina S.A., asociada con la empresa Brometán S.R.L., comercializa *O. insidiosus* (Say) como agente de control biológico (www.brometan.com). Los míridos (Familia Miridae), en su mayoría presentan hábitos fitófagos, pero existen especies depredadoras como *Nesidiocoris tenuis* (Reuter) y *Macrolophus caliginosus* Wagner que se comercializan en Europa para el control biológico de moscas blancas en horticultura. Un aspecto muy importante de estas especies es que al ser depredadores facultativos zoofitófagos además de alimentarse de presas pueden provocar daños en los cultivos derivados de las picaduras ocasionadas por alimentación u oviposición. Actualmente, *Tupiocoris cucurbitaceus* (Hemiptera: Miridae) está siendo producido por Biobest Argentina S.A. para el control de moscas blancas y la polilla del tomate *Phthorimaea absoluta* (www.brometan.com). Entre los pentatómidos (Familia Pentatomidae), las chinches del género *Podisus* se usan principalmente en invernaderos para controlar orugas, especialmente el gusano medidor.

Dentro del orden Neuroptera se encuentran las especies comúnmente conocidas como crisopas, cuyas larvas se alimentan de varias plagas, principalmente áfidos, mientras que los adultos pueden depredar o ser palino-glicófagos, consumiendo néctar y polen o sustancias azucaradas que excretan los hemípteros (“honeydew”). Los adultos tienen aparato bucal masticador mientras que en las larvas es masticador-succionador (ver Hábitos alimentarios). Se alimentan de una gran variedad de artrópodos tales como áfidos, moscas blancas, cochinillas, trips y lepidópteros. Se utilizan en control biológico en Europa, Asia, África del Norte, Australia, Nueva Zelanda, América del Norte y Latinoamérica. Se han llevado a cabo una gran variedad de estudios relacionados al uso de las crisopas como agentes de control, ya sea en control biológico aumentativo como por conservación. *Chrysoperla carnea* (Stephens) y *C. rufilabris* (Burmeister) (Neuroptera: Chrysopidae) han sido las especies más estudiadas y son actualmente utilizadas en programas de control biológico de varias plagas, especialmente áfidos. En la Argentina, las especies que más se han estudiado son *C. externa* (Hagen) y *C. argentina* González Olazo & Reguilón.

Metamorfosis y ciclos de vida

Desde que emerge la forma juvenil, momento denominado eclosión, hasta que el insecto alcanza la forma adulta, los insectos pasan por una serie de cambios morfológicos y fisiológicos a los que se denomina metamorfosis. Estos cambios pueden ser más o menos profundos dependiendo del grado de diferencia entre el estado inmaduro y el adulto. Cuando el estado inmaduro y el adulto son similares, la metamorfosis es relativamente simple, pero si el estado inmaduro difiere por completo del adulto, la metamorfosis es mucho más profunda y compleja. Se pueden diferenciar tres tipos de metamorfosis en insectos: heterometabolía, holometabolía y neometabolía o remetabolía.

Heterometabolía (Heterometábolos)

Este tipo de metamorfosis, también denominada metamorfosis directa o incompleta, la experimentan los insectos exopterigotas, que tienen desarrollo alar externo. Es una metamorfosis simple, en donde las formas inmaduras, llamadas ninfas, difieren del adulto por presentar un desarrollo incompleto de las alas y del aparato reproductor. En las primeras mudas no se distinguen los rudimentos alares, pero luego se visualizan como esbozos alares externos, que van aumentando de tamaño a medida que transcurren las mudas. Las ninfas se asemejan mucho a los adultos, presentando el mismo aparato bucal, ojos compuestos generalmente presentes y hábitos muy semejante a los de éstos. Los estados por los que pasan a lo largo de su ciclo vital son: huevo, ninfa (diferentes estadios ninfales) y adulto (Figura 3.2a). Dentro del grupo de heterometábolos podemos diferenciar 3 sub-grupos:

1.1. Paurometábolos (Paurometabolía): son aquellos en los que las ninfas se encuentran en el mismo hábitat y tienen igual hábito alimenticio que el adulto. Ej.: hemípteros heterópteros (chinchas) (Figura 3.2b), mántidos, etc.

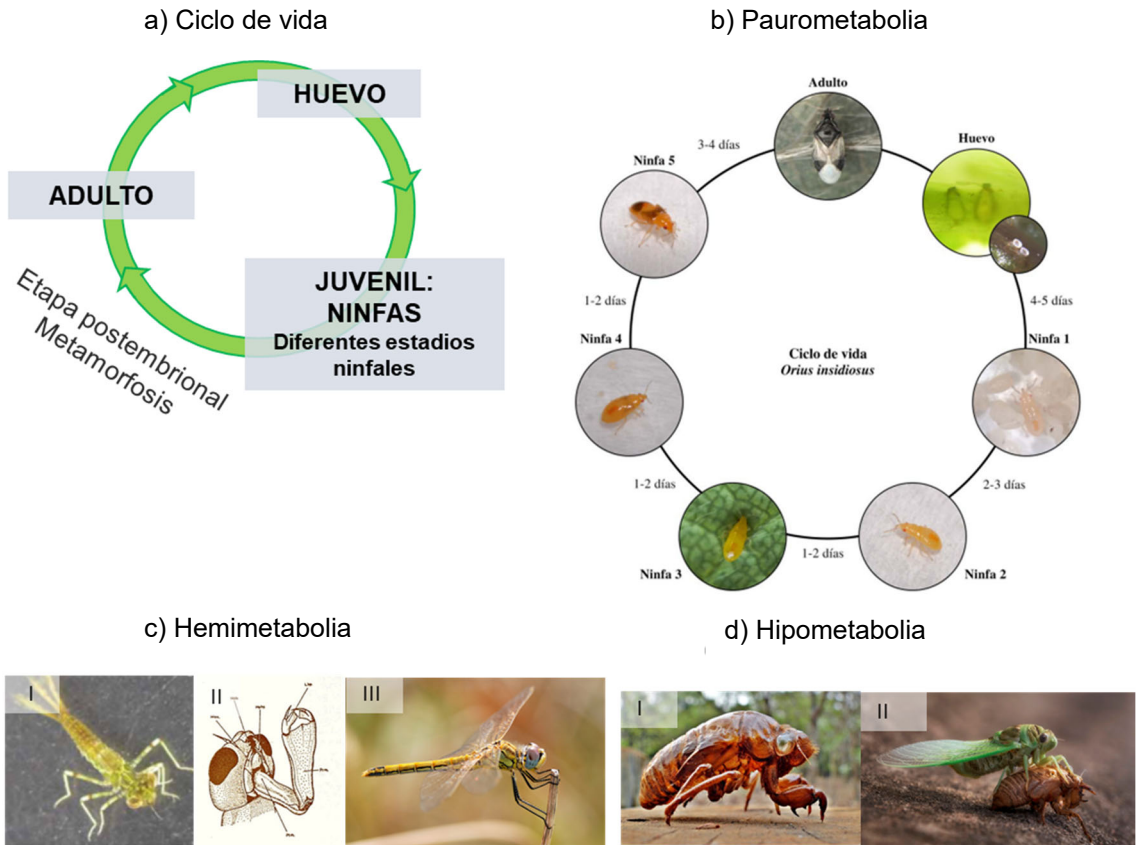
1.2. Hemimetábolos (Hemimetabolía): son aquéllos que presentan ninfas acuáticas y adultos terrestres, y que por lo tanto no comparten el mismo hábitat. Al vivir en el agua desarrollan caracteres que en el adulto desaparecen. Las ninfas de odonatos y efemerópteros, por ejemplo, presentan características muy particulares como la presencia de estructuras respiratorias y los odonatos presentan además una adaptación especial del aparato bucal para la alimentación que se conoce como labio depredador (Figura 3.2c).

1.3. Hipometábolos (Hipometabolía): son aquéllos que presentan ninfas subterráneas y adultos terrestres por lo que, tampoco comparten el mismo hábitat que el adulto. El caso más típico es el de las chicharras (*Auchenorrhyncha*) cuyas ninfas desarrollan el primer par de patas de tipo cavador para su adaptación a la vida subterránea. En su transformación a adulto, esta

característica desaparece, siendo los adultos de hábitos terrestres y con los tres pares de patas caminadoras (Figura 3.2d).

Figura 3.2

Metamorfosis de tipo heterometabolía



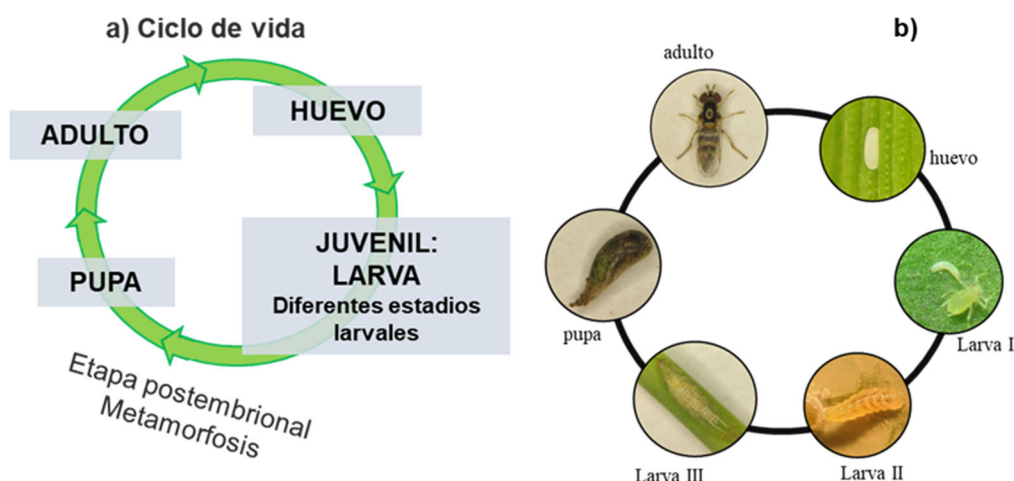
Nota. (a) ciclo de vida de un insecto con metamorfosis heterometábola; (b) Insectos heterometábolos con metamorfosis subtipo paurometabolía: ciclo de vida de *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) (Esquema tomado de la Tesis de la Dra. Mariana Pascua, Fotos: Eliana Nieves, Luis Giambelluca, Matías Rosales); (c) Insectos heterometábolos con metamorfosis subtipo hemimetabolía: I- ninfas acuáticas de odonatos llamadas náyades, II- detalle del aparato bucal con labio depredador de las ninfas acuáticas de los odonatos, III- adulto de Odonato (Foto: Wikipedia.org); (d) Insectos heterometábolos con metamorfosis subtipo hipometabolía: I- ninfas subterráneas de cigarra (Cicadidae) con primer par de patas adaptado para cavar, II- adulto de cigarra emergiendo (arr.) y muda (aba.)

Holometabolía (Holometábolos)

Los insectos que poseen este tipo de metamorfosis, también llamada metamorfosis indirecta o completa, son los endopterigotas, o sea, aquellos en los que las alas se desarrollan a partir de rudimentos alares localizados en invaginaciones tegumentarias. El ciclo vital incluye los estados de: huevo, larva (diferentes estadios larvales), pupa y adulto (Figura 3.3). Ej.: coleópteros coccinélidos y carábidos, dípteros sírfidos y cecidómidos, y neurópteros.

Figura 3.3

Metamorfosis de tipo Holometabolía



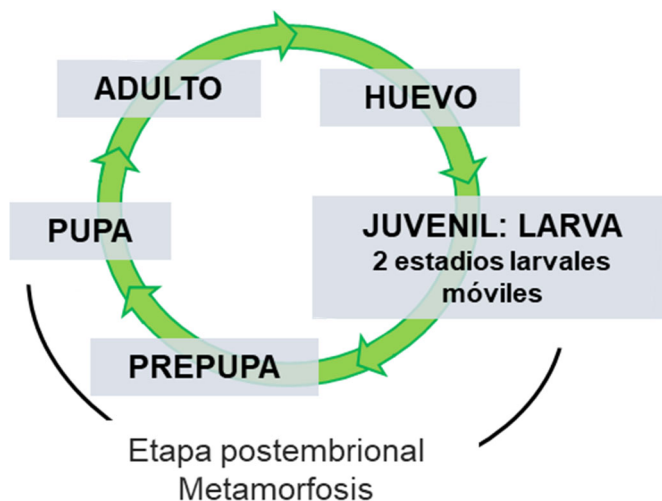
Nota. (a) Ciclo de vida de insectos con metamorfosis completa u holometábolos; (b) ciclo de vida del sírfido *Allograpta exotica* (Diptera: Syrphidae). Fotos: Eliana Nieves y María Florencia Díaz Lucas.

Neometabolía o Remetabolía

Este proceso se da en los grupos más avanzados dentro de los hemipteroideos como los Tisanópteros (trips), Coccoideos (cochinillas macho) y Aleirodoideos (moscas blancas). Los primeros estadios generalmente llamados larvas, son muy similares al adulto, con desarrollo alar. Al último o a los dos últimos estadios larvales se los llama prepupa o pseudopupa y se caracterizan porque las larvas se vuelven inactivas, quedándose quietas. Es en este momento cuando se producen las mayores transformaciones hacia el adulto (Figura 3.4). Se cree que sería una transición entre la heterometabolía y la holometabolía.

Figura 3.4

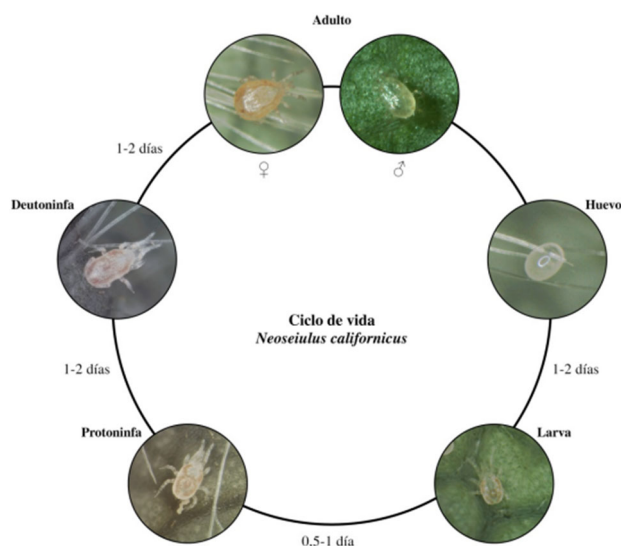
Ciclo de vida de insectos con metamorfosis de tipo neometabolía



El ciclo vital de los ácaros depredadores consta de cinco fases de desarrollo: huevo, larva, protoninfa, deutoninfa y adulto. Los ácaros depredadores ponen sus huevos cerca de zonas infestadas de plagas. Las larvas tienen tres pares de patas. Dependiendo de la especie de ácaro depredador, las larvas son activas o inactivas. Una vez que la larva ha mudado a la fase protoninfa (con cuatro pares de patas), comienza a alimentarse inmediatamente. Durante las fases protoninfa, deutoninfa y adulta, los ácaros se alimentan casi continuamente. Las protoninfas y deutoninfas son similares a los adultos en aspecto, pero de menor tamaño (Figura 3.5).

Figura 3.5

Ciclo de vida de Neoseiulus californicus



Nota. Fotos: Eliana Nieves y Luis Giambelluca.

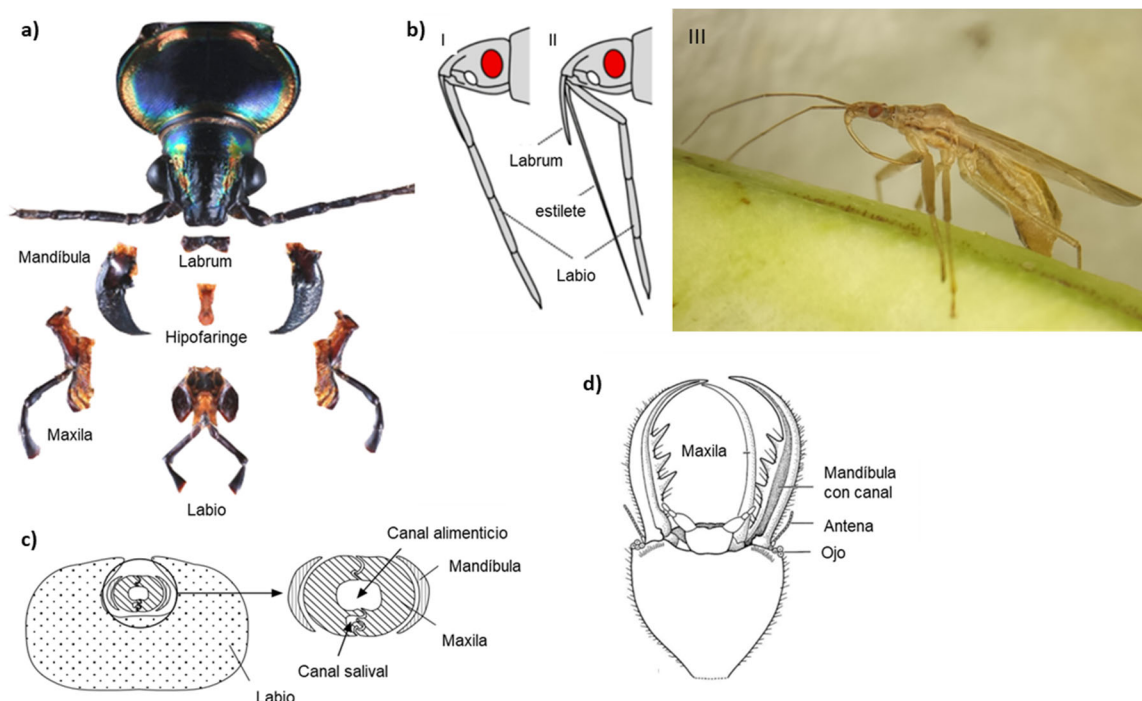
Hábitos alimenticios

Los depredadores pueden ser masticadores, como las larvas y los adultos de coccinélidos y carábidos, y las larvas y adultos de crisopas; o succionadores como las ninfas y los adultos de las chinches, larvas de sírfidos y cecidómidos, y los arácnidos.

El aparato bucal básico de los insectos es el aparato masticador y comprende el labrum, estructura impar, en el frente, una hipofaringe detrás de la boca, un par de mandíbulas y maxilares lateralmente y un labio que forma el labio inferior (Figura 3.6a). Estos componentes se han modificado dando lugar a una gran diversidad de formas que permiten a los insectos, como grupo, explotar una gama extraordinariamente amplia de fuentes de alimentos. La forma de las piezas bucales varía mucho entre especies, las mandíbulas de los insectos depredadores, por ejemplo, están armadas con fuertes cúspides cortantes.

En los insectos que se alimentan de fluidos, como los Hemiptera y muchos Diptera, algunos componentes de las piezas bucales se modifican para perforar los tejidos de las presas y las estructuras alargadas se denominan estiletes. En Hemiptera, las mandíbulas, maxilas y el labio son todas estructuras alargadas, mientras que el labrum es relativamente corto (Figura 3.6b). El canal alimentario está formado por los maxilares opuestos, que se mantienen unidos y permiten que los estiletes se deslicen libremente entre sí, manteniendo la integridad del canal alimentario. Los maxilares también contienen el canal salival, por el cual pueden inyectar saliva. A ambos lados de los maxilares están los estiletes mandibulares que son las principales estructuras de perforación (Figura 3.6c). Cuando el insecto no se está alimentando, los estiletes maxilares y mandibulares se mantienen dentro de un surco en el lado anterior del labio. El labio de los hemípteros está segmentado, lo que le permite plegarse a medida que los estiletes penetran en la presa.

En otros depredadores, como las larvas depredadoras de los Neuroptera (crisopas) y algunos Coleoptera, que digieren sus presas por vía extraoral, tienen un canal de alimentación en cada una de las mandíbulas. Las piezas bucales están modificadas para perforar y succionar el contenido de sus presas, a las cuales previamente le inyectan enzimas digestivas (Figura 3.6d).

Figura 3.6*Tipos de aparatos bucales*

Nota. (a) Aparato bucal masticador típico (imagen modificada de J.R. Meyer); (b) aparato bucal sucto-picador: I- vista del aparato bucal sucto-picador y II- estructuras alargadas que forman dicho aparato bucal, III- hemíptero depredador (Foto de Eliana Nieves y Margarita Rocca); (c) corte transversal del aparato bucal sucto-picador; (d) aparato bucal masticador succionador de larvas depredadoras (modificado de <http://www.entomologa.ru/outline/19.htm>).

Amplitud de dieta

En cuanto a la amplitud de su dieta, los depredadores pueden ser especialistas (monófagos, oligófagos), alimentándose de una o pocas especies, o generalistas (polífagos) cuando se alimentan de varias especies de presa. Esta clasificación debe ser interpretada en términos relativos, es decir, que podemos considerar que un depredador es más generalista que otro en función del número de especies de presas y otros alimentos que le permiten tener un buen desempeño.

Varios parámetros del ciclo biológico (tiempo de desarrollo, peso de los adultos, supervivencia larval, longevidad de los adultos, fecundidad, viabilidad de los huevos) pueden verse afectados por la calidad de la dieta y por las especies de las presas ingeridas. Por ejemplo, el coccinélido *Coccinella septempunctata* L. mostró un mejor desempeño alimentándose con el áfido *Lipaphis erysimi* (Kaltenbach), que con los áfidos *Myzus persicae* Sulzer, *Aphis craccivora* Koch y *A. gossypii* Glover (Hodek y Evans, 2012). En otro trabajo, Mendes et al. (2002) encontraron que la longevidad, el periodo de pre-oviposición, el periodo de oviposición y la fecundidad fueron

diferentes cuando la chinche depredadora *Orius insidiosus* (Say) se alimentó de huevos del lepidóptero *Ephestia kuehniella* (Zeller), adultos del trips *Caliothrips phaseoli* (Hood) y ninfas del áfido *A. gossypii* Glover, resultando los huevos de *E. kuehniella* el alimento más adecuado para este depredador.

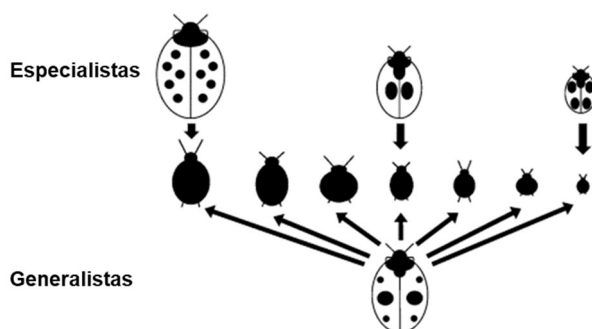
Muchas especies de depredadores tienen hábitos alimenticios omnívoros, tanto los estados inmaduros como el adulto son carnívoros y consumen también néctar, sustancias azucaradas que excretan los insectos hemípteros que se alimentan de floema, e incluso tejidos vegetales. La omnivoría es la capacidad de alimentarse de recursos ubicados en más de un nivel trófico y la zoofitofagia, llamada verdadera omnivoría, implica la alternancia de fases de alimentación de presas y de plantas durante el ciclo de vida del individuo (Coll y Guershon, 2002). Los hemípteros zoofitófagos suelen tener menor duración del desarrollo y mayor longevidad y fecundidad que los demás depredadores (Molina-Rugama et al., 1997).

Los depredadores polífagos muy móviles pueden ser efectivos en controlar a las plagas en sistemas disturbados, mientras que los monófagos u oligófagos tienden a estar asociados con las presas en ambientes más estables (Koul y Dhaliwal, 2003).

La evolución de la especialización en los depredadores opera mediante compensaciones del desempeño entre los distintos tipos de presa. Las adaptaciones que permiten un alto desempeño con un tipo de presa provocan una disminución en el mismo con otros tipos de presas. Los especialistas tienen mucho éxito con solo unos pocos tipos de presas y se desempeñan mal con muchos otros, mientras que para los generalistas hay menos variación en el desempeño con una gama más amplia de presas (Sloggett, 2008). En coccinélidos, por ejemplo, el tamaño corporal puede jugar un rol clave; así, un coccinélido especialista tendrá el tamaño correcto para desempeñarse bien con su presa principal, será lo suficientemente grande para atrapar áfidos adultos, pero no tanto como para necesitar una alta densidad de áfidos para poder reproducirse, es decir, su tamaño se ajustará a la presa. Un coccinélido generalista, por el contrario, tenderá a ser de tamaño medio y por lo tanto se alimentará de un amplio rango de tamaños de áfidos (Sloggett, 2008) (Figura 3.7).

Figura 3.7

Tamaño del cuerpo de coccinélidos especialistas y generalistas con relación al tamaño de sus presas



Nota. Los especialistas coinciden estrechamente con el tamaño de sus presas, mientras que los generalistas, que se alimentan de presas de diversos tamaños, serán de tamaño mediano. Como resultado, se espera que los especialistas muestren una diversidad de tamaños más amplia que los generalistas. Adaptado de Sloggett (2008).

En sistemas inestables o temporales, como lo son en general los cultivos hortícolas, se considera que los depredadores deben tener ciertas características para ser efectivos como agentes de control biológico: 1- ser rápidos colonizadores, 2- persistir a bajas densidades de presas y 3- tener hábitos de alimentación oportunistas, explotando rápidamente recursos que aparecen abundantes. Estas características están asociadas a enemigos naturales más generalistas que especialistas. Por otra parte, los depredadores más exitosos en ambientes temporales tienen altas tasas reproductivas y habilidad de dispersión y relativamente baja capacidad reproductiva (Symondson et al., 2002).

A su vez, la amplitud de dieta, o la frecuencia de individuos de distintas especies en la dieta, está determinada por:

1. La frecuencia de especies de presas en el ambiente
2. Disponibilidad de presas
3. Preferencia innata del depredador por una especie o especies semejantes
4. Comportamiento de búsqueda del depredador
5. Aceptación de la presa u hospedador
6. Calidad nutricional de las presas u hospedadores

Muchos insectos depredadores generalistas están relativamente bien estudiados debido a que son comercializados como agentes de control biológico; sin embargo, se sabe poco sobre el proceso de selección de presas de muchos de estos insectos. Esta información es esencial para predecir la eficacia de los depredadores generalistas como agentes de control biológico y para comprender los efectos de las presas alternativas en las complejas interacciones que involucran a los depredadores y sus presas.

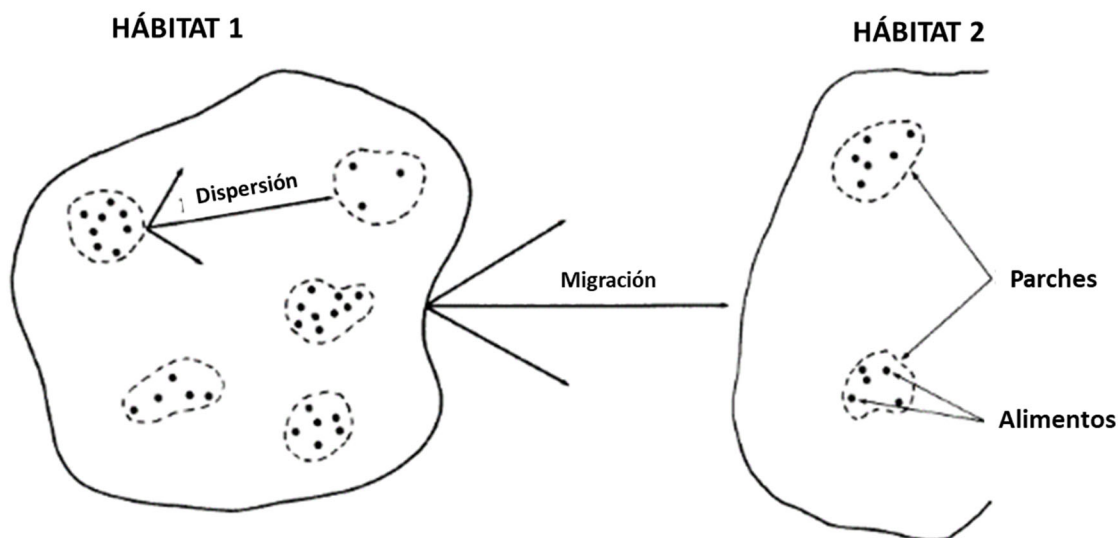
A pesar de la cantidad de especies de presa consumidas, los depredadores no necesariamente detectan o atacan a todos los insectos que encuentran. Los depredadores generalistas a menudo tienen preferencias discernibles por las presas, atacando con frecuencia a ciertas especies de insectos mientras evitan otras. La tendencia de un depredador a elegir un tipo de presa dado sobre otro puede cambiar a medida que cambian las **frecuencias o abundancias relativas** de las especies de presa en el entorno del depredador. Las frecuencias relativas de las especies de presas pueden variar debido a fluctuaciones naturales de las presas, así como su abundancia, y los depredadores muestran adaptaciones a la disminución en la densidad de presas. Una de las adaptaciones que se observan en los depredadores generalistas es la posibilidad de cambiar de presas y alimentarse en mayor medida de la presa más abundante e ignorar a la más rara. Este cambio de presas o esta condición de depredación desproporcionada tiene un efecto estabilizador en las poblaciones de presas, ya que las especies

de presas relativamente escasas se liberan de la depredación y las relativamente más abundantes la sufren con más frecuencia. Este efecto estabilizador de los depredadores generalistas puede tener una aplicación útil para el manejo simultáneo de varias especies de plagas en los agroecosistemas.

La **teoría del forrajeo óptimo** predice que un depredador óptimo debe forrajear preferentemente en parches ricos en presas y sólo forrajear en parches menos beneficiosos cuando la disponibilidad de parches de buena calidad sea baja. Un depredador óptimo debe permanecer en un parche hasta que su tasa de captura caiga por debajo de la tasa promedio de captura de alimentos en el hábitat en su conjunto. Los predadores pueden cambiar su estrategia de forrajeo, por ejemplo, buscar nuevos sitios con mayor densidad de presas (ver más adelante Comportamiento de búsqueda del depredador) para minimizar el efecto de un aumento en la densidad de depredadores que conduciría al canibalismo o la depredación intragremio. Esta es otra característica que muestran muchos depredadores ante un escenario de disminución de presas, es decir, cambian de nivel trófico. El canibalismo se define como la depredación sobre individuos de la misma especie, mientras que la depredación intragremio es una interacción de interferencia interespecífica y ocurre cuando dos consumidores de distinta especie que comparten un recurso se depredan mutuamente o uno consume al otro (Polis et al., 1989).

Otro determinante de la dieta es la **preferencia** del depredador. Las presas potenciales que encuentran los insectos depredadores a menudo difieren mucho en calidad nutricional, movilidad, tamaño, color, olor y sabor, y la mayoría de los insectos depredadores utilizan una o más de estas características en el proceso de selección de presas (Hodek y Evans, 2012). Algunas de las características de las presas que más influyen en la preferencia de los depredadores son su calidad nutricional y la facilidad de ataque que presentan. En relación con la calidad nutricional, la depredación de presas de mayor valor nutritivo aumenta la aptitud del depredador (mayor supervivencia, longevidad, fecundidad, etc.), aunque esta presa puede no ser sistemáticamente preferida (ver más adelante Calidad nutricional de las presas); mientras que el éxito de la captura generalmente depende de la movilidad de la presa y el acceso a un refugio (espacio libre de enemigos) (Eubanks y Denno, 2000) (ver más adelante Comportamiento de búsqueda del depredador).

La aptitud evolutiva de un animal depende significativamente de una dieta óptima; por lo tanto, las estrategias de alimentación deben maximizar la ganancia neta de nutrientes de la alimentación y minimizar los riesgos para la supervivencia. El comportamiento de **búsqueda de alimento** es percibido por los artrópodos en varios niveles jerárquicos: el **hábitat**, el **parche** y el **alimento** (presas u hospedadores). Los estudiosos de la dispersión de insectos generalmente distinguen entre movimientos triviales dentro del hábitat y movimientos migratorios fuera de él (Figura 3.8).

Figura 3.8*Diagrama ilustrando la distinción entre hábitat, parche y alimento*

Nota. Las flechas indican movimientos migratorios entre hábitats y dispersión entre parches. Adaptado de Hassell y Southwood (1978).

En el comportamiento de búsqueda de alimento el depredador percibe el entorno en varios niveles jerárquicos: el hábitat, el parche y el alimento. De éstos, los alimentos son generalmente los más fáciles de definir, es decir las presas para los depredadores, los hospedadores de los parasitoides, las hojas de las orugas, los sitios de alimentación de los mosquitos, los nectarios y las anteras de las abejas, etc. Una agregación de alimentos constituye un “parche”. Un parche se identifica más fácilmente cuando los alimentos se distribuyen entre unidades naturales discretas, como, por ejemplo, las presas de las hojas. Los parches en sí mismos no se distribuyen uniformemente en el medio ambiente. Al igual que los alimentos, tienden a estar agrupados, de modo que un “hábitat” es un conjunto de parches. Por ejemplo, si consideramos a un coccinélido que busca áfidos en un cultivo de repollo, podemos identificar fácilmente el cultivo como el hábitat, y al menos dos niveles de parches, en un nivel está la planta y en el otro las hojas individuales sobre las que se agregan los áfidos, es decir, el alimento.

Los depredadores pueden usar pistas químicas (infoquímicos o semioquímicos) provenientes de las presas o de las plantas (larga distancia) para localizar a sus presas. Los compuestos que median interacciones entre especies diferentes son denominados aleloquímicos. Dentro de este grupo están las **kairomonas**, que son los compuestos que favorecen al receptor pero no al emisor, por ejemplo, en la interacción depredador-presa, muchos semioquímicos resultantes de la oviposición, heces, muda, feromonas sexuales y de agregación de los herbívoros atraen (benefician) al depredador. Sabelis y van de Baan (1983) demostraron que los ácaros fitoseidos *P. persimilis* y *Metaseiulus occidentalis* (Nesbitt) pueden detectar a cierta distancia el olor proveniente de hojas de poroto infestadas con araña de las dos manchas, es decir, los

fitoseidos encuentran parches de presas con la ayuda de las kairomonas. Las **alomonas** en cambio son favorables al emisor, pero no al receptor, por ejemplo, la larva de la crisopa *Lomamyia latipennis* se alimenta de termitas a las que somete con una alomona agresiva, la cual administra aproximándose a ellas y agitando el extremo de su abdomen ante su cabeza. La alomona causa inmovilidad después de unos minutos y puede durar tres horas y hasta inducir la muerte, tiempo que la larva aprovecha para alimentarse de ella. Por su parte, las **sinomonas**, son favorables tanto para el emisor como para el receptor, por ejemplo, los volátiles de las plantas inducidos por la alimentación de los herbívoros que atraen a los depredadores. Esta nomenclatura depende fuertemente del contexto. Por ejemplo, ciertos volátiles producidos por una planta pueden servir a un herbívoro para encontrarla (en este caso los volátiles están actuando como una kairomonas) o bien pueden ser utilizados por un depredador del herbívoro para ubicar a su presa (en este caso se los denominaría sinomonas).

La visión, el olfato, la detección de sonido o vibración y el contacto también son utilizados por los depredadores en la búsqueda de presas a corta distancia.

Una vez que los depredadores **encuentran un parche de presas**, se observan cambios en el comportamiento, cambian de un patrón de búsqueda recto a uno más sinuoso, caminan en círculos, retroceden, indicando una “búsqueda local intensificada”. La eficiencia de la búsqueda localizada puede ser influenciada por muchos factores, tales como la arquitectura de la planta hospedera, la estructura física de la planta, el estado de apetito del depredador, el marcaje del lugar por depredadores de la misma especie, la calidad de las presas en el sitio y los productos de la presa tales como heces o “*honeydew*”. En coccinélidos, por ejemplo, se pensaba que el comportamiento de búsqueda de alimento se basaba principalmente en patrones de caminata aleatoria, pero varios estudios sugieren la importancia de señales gustativas, visuales, táctiles y olfativas (que pueden ser específicas de una presa, una planta hospedadora o un hábitat) en la modulación de patrones de búsqueda no aleatorios (Hodek et al., 2012). Además, es influenciado por factores directos, como la calidad de la presa, e indirectos tales como la arquitectura de la planta —las larvas de algunas especies buscan primero a lo largo del eje principal y luego en las ramas laterales—, la superficie de la planta —la presencia de tricomas glandulares, hojas con pilosidad densa, o la presencia de cera, pueden afectar el forrajeo de las larvas—, la luz —los adultos de algunas especies como *Coccinella septempunctata brucki* (L.) localizan a sus presas a una distancia muy corta y con luz, en completa oscuridad sólo pueden capturar presas luego de contactarla—. Los depredadores hemípteros generalistas, por otro lado, atacan con mayor frecuencia a presas móviles, son capaces de detectar movimientos y cazar presas en movimiento, mientras que se mueven al azar sobre las plantas para encontrar presas inmóviles.

En relación con la estructura física de la planta, ésta puede afectar el patrón de movimiento del depredador. Por ejemplo, la presencia de pelos glandulares de la planta de tomate afecta el movimiento del ácaro depredador *N. californicus* y por lo tanto su habilidad para depredar arañuelas en este cultivo (Cédola et al., 2001).

Después de encontrar a la presa el depredador debe **aceptarla**, y para esto primero debe perseguirla, dominarla y consumirla. Estas tres funciones constituyen el “tiempo de manipuleo”,

que reduce el tiempo disponible para una nueva búsqueda. El tiempo de manipuleo es un componente importante de la respuesta funcional y un aumento en el tiempo de manipuleo conduce a una disminución en la tasa de ataque (Holling, 1959) (ver Capítulo 4). Este tiempo es influenciado por **1)** el tamaño de la presa: podría suponerse que las presas más grandes son más fáciles de detectar por un depredador (Bell, 1990), pero pueden ser más difíciles de someter. Si los depredadores se alimentan de presas pequeñas entonces el tiempo de manipuleo será corto y la tasa de ataque alta, mientras que, si los depredadores usan presas grandes, el tiempo de manipuleo será largo y la tasa de ataque baja. En los artrópodos que tienen digestión extraoral, como los succionadores, el tiempo de manipuleo se reduce y aumenta la densidad de nutrientes de los alimentos ingeridos, lo que permite que los depredadores pequeños consuman presas relativamente grandes en comparación con los depredadores masticadores. En un lugar con diferentes tamaños de presas, a densidades similares, la mejor presa será aquella que provea mayor cantidad de energía con el menor tiempo de manipuleo y búsqueda; **2)** defensas químicas (exudados nocivos): muchos insectos herbívoros secuestran sustancias químicas secundarias de las plantas que pueden utilizar como medio de defensa contra sus enemigos naturales. La polilla *Utetheisa ornatrix* (L.) se alimenta de legumbres de las que secuestra alcaloides, los que pasan a los huevos, y esto actúa como elemento disuasorio contra la crisopa depredadora *Ceraeochrysa cubana* (Hagen) quién probará dos o tres huevos antes de decidir si acepta o rechaza la postura de huevos. La cantidad de alcaloide que se transmite a los huevos varía según la planta hospedadora de la que se hayan estado alimentando los padres; **3)** defensas morfológicas (setas o pelos): el áfido de la frutilla *Chaetosiphon fragaefolii* (Cockerell) presenta numerosas setas capitadas en todo su cuerpo, y según Francesena et al. (2019) podrían hacerlos menos apetecibles para los depredadores y ser una barrera física o tener una acción química contra los parasitoides (Francesena et al., 2020); **4)** comportamiento anti-depredador de las presas: el ejemplo clásico de una defensa conductual contra el ataque de un depredador lo proporcionan las respuestas defensivas de los áfidos que incluyen dejarse caer de la planta, patear, alejarse caminando o secretar sustancias por los cornículos. El áfido *Acyrtosiphon pisum* (Harris) responde a la presencia de depredadores alejándose o dejándose caer de la planta (Losey y Denno, 1998), *Aulacorthum solani* (Kaltenbach) se deja caer de la planta de pimienta en presencia del hemeróbido depredador *Micromus variegatus* (Fabricius) y el parasitoide *Aphidius ervi* Haliday (Rocca y Messelink, 2017) mientras que en frutilla, los áfidos *A. gossypii* y *C. fragaefolii* prefirieron alejarse caminando frente a depredadores coccinélidos y excretar exudados frente a la chinche depredadora *O. insidiosus*. La producción de exudados frente a *O. insidiosus* podría ser una respuesta al modo de alimentación de este depredador, ya que insertan sus estiletes en el cuerpo de la presa, generalmente varias veces, para absorber el contenido del cuerpo (Francesena et al., 2019).

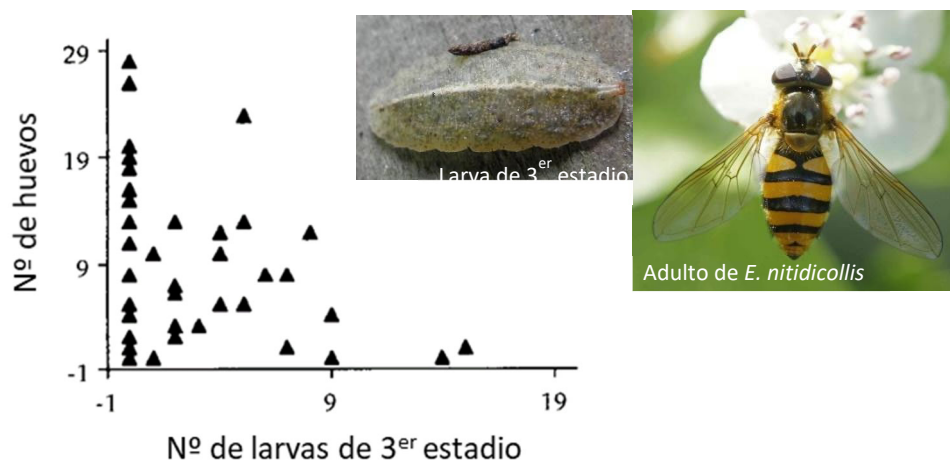
Por otra parte, la calidad de la presa afecta la supervivencia y fecundidad de los depredadores, si la presa posee una baja calidad nutricional puede rechazarla o continuar alimentándose, pero con efectos negativos sobre estos parámetros. Algunos coccinélidos y carábidos no pueden reproducirse en absoluto si se limitan a una dieta de ciertas especies de presas. Por ejemplo, la fecundidad de las hembras adultas del coccinélido *Adalia bipunctata* (L.)

es menor cuando las larvas y los adultos se alimentan del áfido *Aphis fabae* Scopoli que cuando se alimentan de *M. persicae* y sus huevos son más pequeños y menos fértiles. Además, en muchas especies de depredadores, el período de pre-oviposición puede acortarse o prolongarse, según la especie de presa de la que se alimente la hembra. En el caso de *A. bipunctata* y varias especies de Syrphidae la producción de huevos está relacionada con la calidad de la fuente de alimento (Hodek et al., 2012).

En cuanto a la oviposición, la relación entre el desarrollo larval y las preferencias potenciales de la hembra por algunas plantas hospedantes donde depositar los huevos fue ampliamente estudiada, especialmente en el contexto de la “hipótesis de preferencia-desempeño”. Esta hipótesis, también conocida como la “teoría de la oviposición óptima” o la teoría de la “*mother knows best*”, predice que las hembras seleccionarán los sitios de oviposición que aseguren el mayor desempeño de la descendencia (supervivencia y fecundidad) para maximizar su propia aptitud o eficacia biológica (Jaenike, 1978). Esta hipótesis se prueba evaluando tanto la preferencia de las hembras por los sitios de oviposición como el desempeño de las crías en esos sitios de oviposición. Se han observado fuertes correlaciones entre la preferencia de las hembras y el desempeño de la descendencia en depredadores. Muchas especies de coccinélidos y sírfidos depredadores explotan recursos alimentarios temporales, es decir, colonias de áfidos que se distribuyen en parches y tienen una vida corta. Las larvas afidófagas, por ejemplo, corren riesgo de morir de hambre si la colonia de áfidos de la que se alimentan se extingue antes de completar su desarrollo. Esto podría ocurrir cuando se ponen demasiados huevos en una colonia o demasiado tarde en el desarrollo de la colonia, es decir, cuando los áfidos se están preparando para dispersarse. La teoría del forrajeo óptimo predice que, para maximizar la aptitud, estos depredadores deberían poner pocos huevos y al inicio del desarrollo de la colonia de áfidos. El coccinélido *A. bipunctata* por ejemplo, se abstiene de poner huevos aunque abunden los áfidos si hay larvas conespecíficas presentes, y donde haya áfidos alados, lo que indica que la colonia se dispersará en breve. De esta manera, evitar poner huevos en tales situaciones disminuye la probabilidad de competencia intraespecífica entre larvas y/o canibalismo (Hemptinne et al., 1992). En el laboratorio, Hemptinne et al. (1993) demostró que las hembras del coccinélido *C. septempunctata* dejan de poner huevos y se vuelven menos activas en presencia de otras hembras, y también son reacias a poner huevos en hojas viejas de poroto que tienen colonias viejas de áfidos, pero, a diferencia de *A. bipunctata* no reaccionan a la presencia de larvas conespecíficas. En el mismo trabajo, se observó que el sírfido *Epistrophe nitidicollis* (Meigen) puso huevos en las plantas de poroto mucho antes de que las poblaciones de áfidos alcancen su punto máximo, lo que indica una tendencia significativa a seleccionar colonias jóvenes para la oviposición; y encontraron también que las hembras evitaron las colonias ya atacadas por larvas (Figura 3.9).

Figura 3.9

Número de huevos de Epistrophe nitidicollis en relación con el número de larvas de presentes en la planta

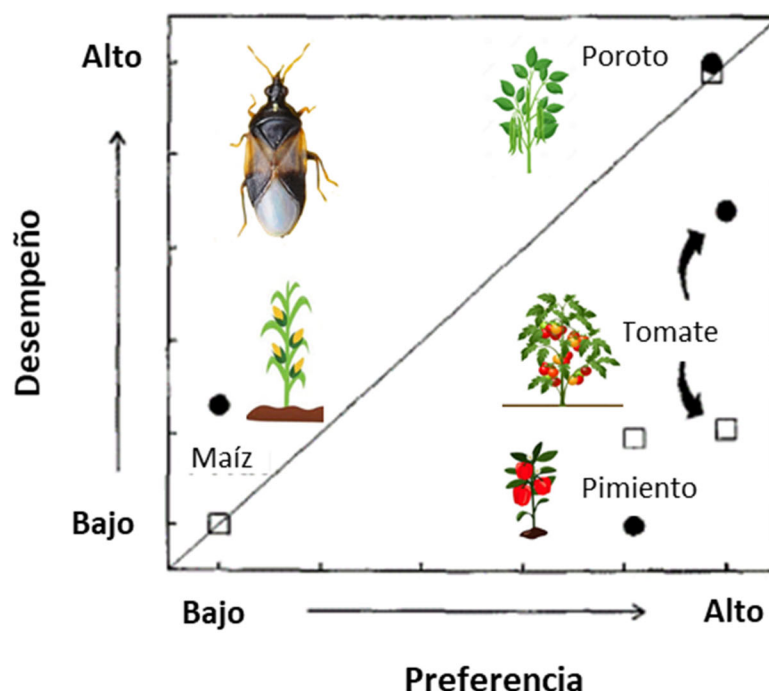


Nota. Adaptado de Hemptinne et al. (1993).

Por otra parte, en los depredadores omnívoros que obtienen nutrientes no solo de sus presas sino también de las plantas, la calidad de la planta puede influir en gran medida en el cambio de la alimentación del omnívoro, entre presas y plantas y, por lo tanto, en la decisión de la hembra para oviponer. Las dietas de plantas y presas que difieren mucho en valor nutricional y composición química pueden complementarse entre sí, las plantas de baja calidad pueden conducir a una mayor tasa de depredación debido a la necesidad de satisfacer todos los requisitos nutricionales del depredador. En un estudio diseñado para evaluar el efecto de cuatro especies de plantas, maíz *Zea mays* (L.), poroto *Phaseolus lunatus* (L.), pimiento *Capsicum annuum* (L.) y tomate *Lycopersicon esculentum* (Miller), sobre la oviposición y supervivencia de las ninfas de la chinche omnívora *O. insidiosus* (Say) (Heteroptera: Anthocoridae), se observó que *O. insidiosus* discriminó entre plantas, y en poroto y maíz la preferencia de oviposición se correlacionó con el desempeño de la descendencia. Sin embargo, si bien la hembra de la chinche también prefirió oviponer sobre pimiento, las ninfas no tuvieron un buen desempeño sobre esta planta (Coll, 1996; Figura 3.10).

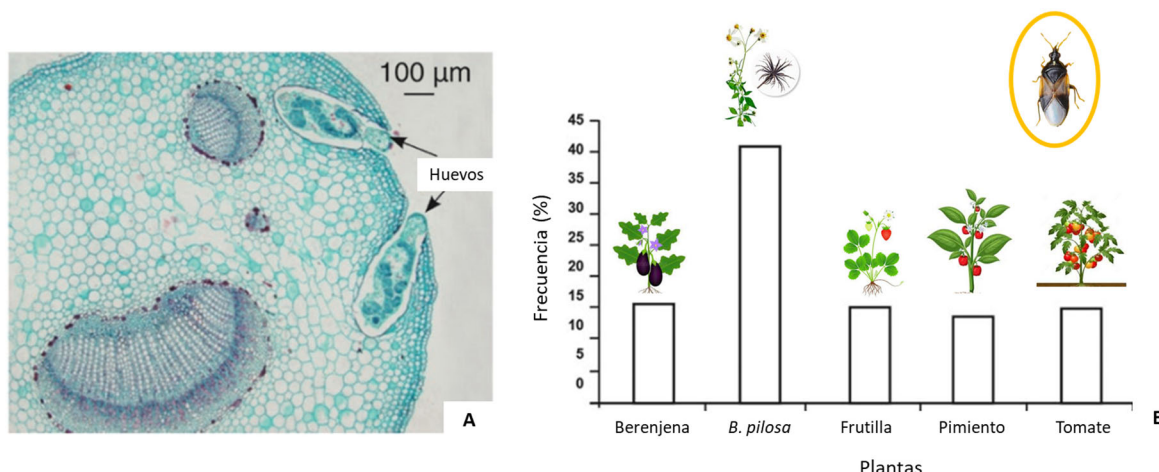
Figura 3.10

*Relación entre preferencia y desempeño de la chinche *O. insidiosus* sobre cuatro especies de plantas*



Nota. El desempeño fue medido como el tiempo de supervivencia de las ninfas (●) y el número acumulado de huevos depositados por la hembra (□). Adaptado de Coll (1996).

En relación con la disponibilidad de sitios de oviposición adecuados para los depredadores que encastran sus huevos en el tejido vegetal es crucial para el éxito del control biológico. La oviposición endofítica de *O. insidiosus*, por ejemplo, depende de las características de los tejidos vegetales. Pascua et al. (2018) examinaron la oviposición de este depredador en frutilla, analizando las características tisulares de las diferentes estructuras vegetales, y su preferencia por diferentes plantas y partes de plantas cultivadas (frutilla, tomate, pimiento, berenjena) y de la vegetación espontánea (*Bidens pilosa* L. (Asterales: Asteraceae)). Encontraron que el cáliz y el peciolo de la flor recibieron más huevos que las otras estructuras (Figura 3.11a), que el grosor de los tejidos externos no afectó a la oviposición y que todas las estructuras de las diferentes plantas analizadas ofrecen suficiente espacio para albergar los huevos de *O. insidiosus*, excepto la lámina del folíolo. La planta silvestre *B. pilosa* fue la especie preferida por esta chinche depredadora para la oviposición frente a las demás plantas estudiadas (Figura 3.11b), por lo que concluyeron que la proximidad de esta planta al cultivo de frutilla y otros cultivos hortícolas podría constituir una estrategia prometedora para aumentar los recursos para la oviposición de este depredador y por lo tanto su establecimiento en el predio.

Figura 3.11*Oviposición del depredador Orius insidiosus en la planta de frutilla*

Nota. (a) Huevos de *O. insidiosus* dentro del pecíolo de la hoja de frutilla, (b) número de veces (frecuencia) que cada planta fue elegida por *O. insidiosus* para oviponer. Tomado y adaptado de Pascua et al. (2018).

Conocer los requerimientos alimentarios de los depredadores que se quieren utilizar como agentes de control biológico es muy importante para poder realizar la cría masiva de los mismos.

El estudio del comportamiento en insectos

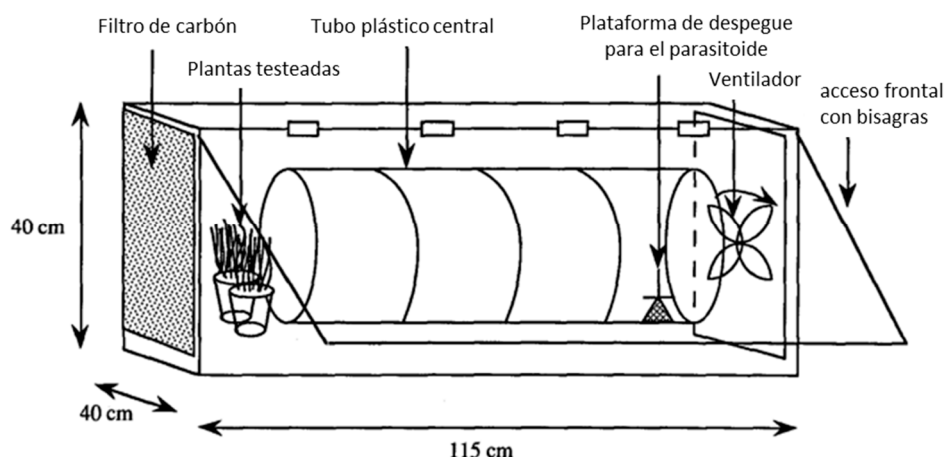
Las respuestas de atracción de los depredadores y parasitoides a los olores de cualquier fuente se pueden estudiar utilizando “olfatómetros” y túneles de viento. El nombre “olfatómetro” significa medidor olfativo. Uno de los primeros utilizados fue el Olfatómetro Tubo en Y, que consta de tres partes: un tubo en Y de vidrio, un aparato de succión común (bomba succionadora) y una luz eléctrica especial; con el tiempo este olfatómetro fue evolucionando y adaptándose, dependiendo de las especies involucradas y los objetivos de estudio (Fatourus et al., 2012, Figura 3.12a).

Sin embargo, este tipo de olfatómetros tienen algunas limitaciones; hay una tendencia a que se produzcan turbulencias en la unión de los tubos en Y, lo que se traduce en una cierta mezcla de los olores de prueba y esto significa que no hay un campo de olor claramente delineado en el que los insectos puedan entrar, salir y volver a entrar si así lo desean. En 1970, Jan Pettersson de la Universidad Sueca de Ciencias Agrícolas de Uppsala inventó el olfatómetro de cuatro vías para probar la existencia de una feromona sexual en el pulgón *Schizaphis borealis* Rondani (Figura 3.12b). El olfatómetro de cuatro vías proporciona una zona central neutra que está rodeada por cuatro límites de olor muy distintos en los que los insectos de prueba pueden entrar, probar el olor y luego quedarse o irse y moverse a otra área del aparato.

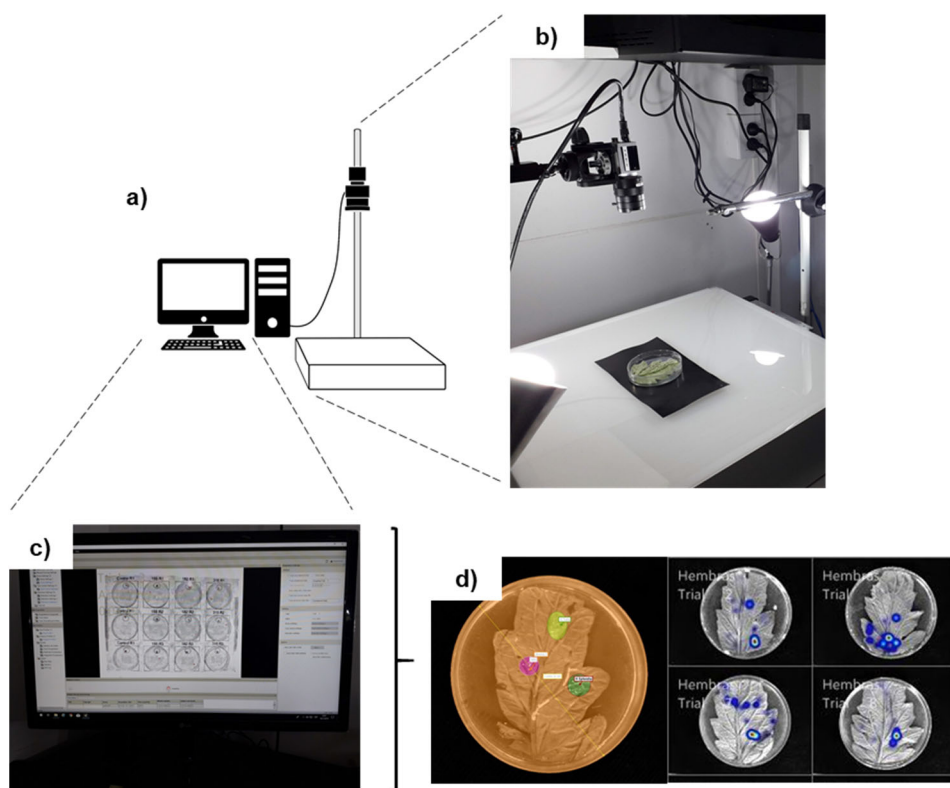
Figura 3.12*Olfatómetros*

Nota. (a) Olfatómetro en Y instalado en el Laboratorio de Comportamiento del Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE, CONICET-UNLP-asociado CICBA). Se observa el tubo de vidrio en Y del cual se derivan 2 brazos, cada uno se conecta mediante un tubo de teflón a una de las dos fuentes de olor (recipientes de vidrio) a los cuales se conecta un recipiente con un filtro de carbón activado, un matraz Erlenmeyer con agua destilada, una bomba para forzar la circulación del aire y un rotámetro para la medición del flujo. (b) Olfatómetro de cuatro vías. Este dispositivo permite evaluar simultáneamente hasta cuatro estímulos diferentes. Consta de una cámara central donde se libera al insecto, conectada a cuatro brazos que introducen corrientes de aire independientes (aire limpio vs. olores). Los componentes y funcionamiento son similares al descrito para el olfatómetro en Y.

Otro tipo de olfatómetro, que ha sido más utilizado para el estudio de parasitoides, es el túnel de viento (Figura 3.13). En un extremo de la cámara se coloca una doble capa de malla de acero inoxidable que encierra un lecho de 5 cm de espesor de carbón activado para absorber los olores del aire entrante, el cual es extraído a través de la cámara por medio de un ventilador montado en el extremo opuesto de la cámara.

Figura 3.13*Túnel de viento*

Otro tipo de equipos pueden ser utilizados para estudiar el comportamiento de búsqueda de alimento de los insectos, como los que se basan en la observación directa y la toma de notas. Este enfoque no está exento de inconvenientes, ya que es difícil evitar el sesgo del observador. La forma más sencilla de evitar esto es utilizar un equipo de grabación de video, éstos se han desarrollado rápidamente en los últimos años, impulsados principalmente por los avances en la informática. Un desarrollo de tales técnicas implica sistemas de video “inteligentes”, que tienen una serie de ventajas. Los sistemas de software y hardware basados en computadoras son eficaces para rastrear las posiciones espaciales de los individuos. El EthoVision® es un programa de video-tracking donde se sigue el/los individuo/s (Figura 3.14). Este software también puede realizar análisis estadísticos básicos o exportar datos a otros paquetes estadísticos. Probablemente, el registrador de eventos más avanzado es The Observer (y Observer Video-Pro), un paquete de software compatible con EthoVision, que se utiliza para el estudio de determinados comportamientos tal como si el animal está alimentándose, en reposo, limpiándose, etc. Otros sistemas de grabación de eventos actualmente disponibles son: The Spectator, Spectator GO! y Biobserve (<https://www.youtube.com/user/BIOBSERVE>).

Figura 3.14*Equipo y programa para el estudio del comportamiento animal*

Nota. (a) Esquema del equipamiento para estudios de comportamiento (equipo de computación con el software EthoVision® conectado a una cámara de video y una arena), (b) detalle de la cámara de video y arena donde se coloca la unidad experimental, (c) vista del monitor donde se observa la interfaz del programa y lo que se observa a través de la cámara de video, (d) seteo de la unidad experimental (izquierda) y resultados de los “heatmaps”, los colores indican los lugares donde se concentró el individuo (derecha).

Migración y dispersión

La migración es el “escape” en el espacio de los insectos a condiciones desfavorables para vivir y reproducirse, y se define como los movimientos en masa de los individuos de una población en una dirección determinada en busca de recursos en el espacio. La principal señal para inducir la migración es el fotoperiodo.

La migración tiene fases de movimientos específicas, que la diferencian de otros tipos de movimientos tales como la dispersión o los viajes-caminatas de corta distancia para buscar recursos locales, por ejemplo:

- Movimiento fuera de su hábitat o rango local.
- Movimientos en línea recta, en comparación con el zigzagado o husmeo dentro del rango local.
- Poca respuesta a los estímulos del rango local.
- Comportamientos distintivos entre las etapas pre —y post— migratorias.
- Redistribución de la energía en el cuerpo antes de iniciar la migración.

La migración de insectos está relacionada con los cambios estacionales en el clima, la disponibilidad de recursos y los patrones del viento, y ocurre comúnmente a través de zonas climáticas para escapar de los duros inviernos en áreas templadas, por ejemplo, las migraciones otoñales masivas de libélulas (Odonata) que ocurren en EE. UU. con enjambres de aproximadamente 1.200.000 individuos migrantes (Russell et al., 1998).

A diferencia de la migración, la dispersión es un comportamiento adaptativo que minimiza el riesgo de que toda la población sea diezmada por una perturbación o el agotamiento de los recursos, y maximiza la posibilidad de que algunos individuos encuentren y exploten nuevos recursos. Varios factores determinan que los artrópodos se dispersen:

- (a) el hacinamiento o alta densidad poblacional: promueve la tendencia de los insectos a dispersarse y, en algunos casos, puede estimular transformaciones morfológicas o fisiológicas que facilitan la dispersión;
- (b) el estado nutricional: los insectos muestran una variación considerable en el almacenamiento de grasa y el vigor como resultado de la variación en la calidad de los alimentos y la cantidad. Las distancias de vuelo están determinadas por la cantidad de reservas de energía y nutrientes; los individuos que se dispersan responden a los estímulos externos sólo si cuentan con reservas. Por lo tanto, los individuos menos vigorosos tienden a colonizar hábitats más próximos, mientras que los individuos más vigorosos vuelan mayores distancias y colonizan hábitats más remotos. Debido a que el hacinamiento y el estado nutricional están relacionados negativamente, la acumulación per cápita de reservas de energía adecuadas y el número de individuos que se dispersan deberían alcanzar su punto máximo en densidades intermedias cuando la calidad y la cantidad de los recursos aún son suficientes para promover el desarrollo y el vigor de los insectos.
- (c) las condiciones del hábitat y del recurso: la probabilidad de que un insecto encuentre un **parche** adecuado depende en gran medida del tamaño del parche y la proximidad a la población de insectos, por lo tanto, la probabilidad de supervivencia disminuye con la distancia como resultado del agotamiento de los recursos metabólicos y la exposición prolongada a varios factores de mortalidad. De esta manera, más insectos llegan a recursos o sitios más cercanos.
- (d) los mecanismos de dispersión: la probabilidad de que se puedan encontrar y colonizar recursos adecuados depende del **modo de dispersión**. Se pueden identificar tres

mecanismos generales: **aleatorio, forético y dirigido**. La dirección y el camino de **dispersión aleatorios** son típicos de la mayoría de los insectos pequeños con poca capacidad para detectar u orientarse hacia las señales ambientales, y están a merced de barreras físicas o corrientes de viento o agua. La **dispersión forética** es un caso especial en el que un insecto no volador u otro artrópodo se monta en otro animal, y es particularmente común entre los himenópteros sin alas y los ácaros. La **dispersión dirigida** brinda la mayor probabilidad de una colonización exitosa y se observa en voladores más grandes y fuertes capaces de orientarse hacia los recursos adecuados. La atracción por sitios adecuados a menudo se ve favorecida con feromonas emitidas por los primeros colonizadores. Las señales visuales o acústicas también pueden ayudar en la orientación. En los cochinéidos, por ejemplo, la dispersión es influenciada por los efectos disuasivos sobre la oviposición debido a los rastros que dejan las larvas, previniendo la competencia intraespecífica por la aglutinación de larvas en parches ricos en presas. Las arañas y los ácaros depredadores son ápteros (sin alas) pero pueden ser dispersados por el viento para localizar alimento. Los insectos adultos en dispersión a menudo tienen sentidos bien desarrollados de la vista y del olfato que permiten a las hembras localizar áreas con alta densidad de presas.

CAPÍTULO 4

Principios y procesos ecológicos

Parámetros poblacionales

Las poblaciones poseen ciertos parámetros básicos, determinados por la biología de la especie y el ambiente en determinado tiempo y espacio. Estos parámetros representan las tasas de crecimiento poblacional (R_0 , r , λ) y el tiempo generacional (T) que combinan la supervivencia y la fecundidad específicas por edad, o estado de desarrollo. Se obtienen a partir de las llamadas Tablas de vida (Begon et al., 1996), en las que se registra la mortalidad de los individuos de una cohorte en intervalos pequeños de tiempo, por ejemplo, el número de individuos que mueren por día, o que quedan vivos entre una edad y la siguiente. Este registro permite calcular la tasa de supervivencia específica por edad (x =días, por ejemplo), como: $l_x = N_x / N_0$, proporción de sobrevivientes a la edad x . Otro registro necesario para calcular los parámetros poblacionales es el número de huevos por hembra por día cuando las hembras alcanzan el estado adulto: $m_x =$ número promedio de huevos / hembra de edad x . A partir de estos dos estadísticos básicos es posible estimar los parámetros poblacionales como:

R_0 = tasa reproductiva neta o tasa de reemplazo = $\sum l_x m_x$

r = tasa intrínseca de incremento natural = $\ln R_0 / T$

λ = tasa finita de incremento = e^r

T = tiempo generacional = $\sum x l_x m_x / R_0$

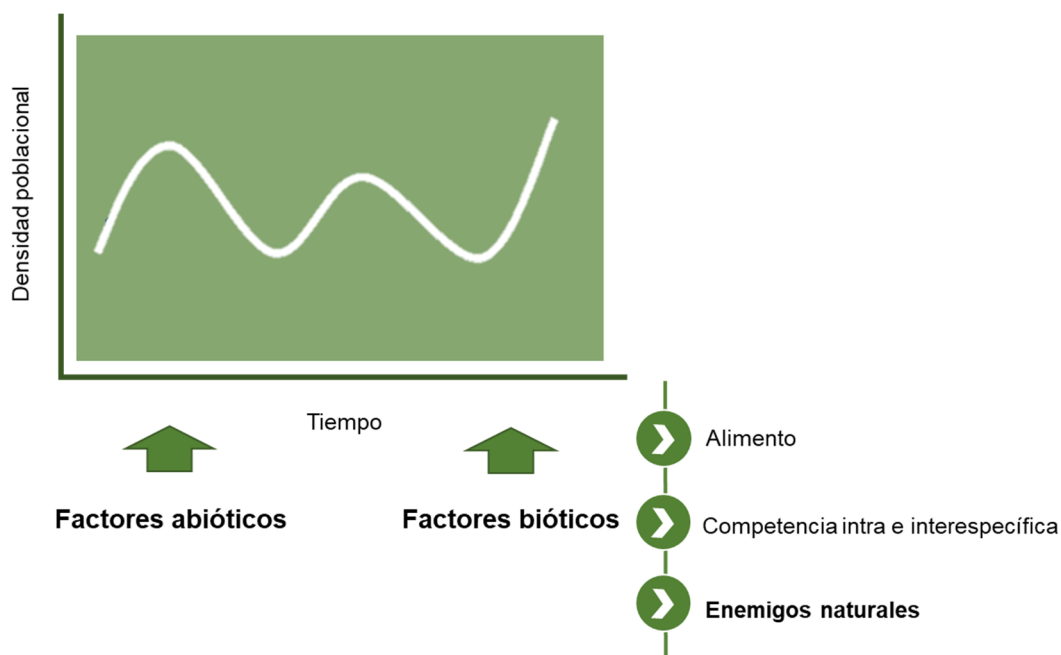
Los parámetros poblacionales permiten evaluar el desempeño de un depredador o parasitoide en términos de supervivencia y fecundidad, y crecimiento potencial de su población, bajo determinadas condiciones de temperatura, o alimentándose de una presa en particular, por ejemplo. Como se explica en el Capítulo 8, estos conocimientos son muy utilizados para la evaluación comparativa de varios enemigos naturales como agentes de control biológico, así como para elaborar protocolos de cría masiva.

Dinámica de las plagas y sus enemigos naturales

Las poblaciones de artrópodos fitófagos que colonizan los cultivos suelen crecer al máximo de su potencialidad ya que poseen una gran concentración de recursos, es decir que la planta que necesitan para desarrollarse y reproducirse de manera óptima se encuentra en gran cantidad y en el estado fenológico que prefieren (vegetativo por ejemplo en el caso de una oruga defoliadora) (Root, 1973).

Sin embargo, no siempre una especie fitófaga se convierte en plaga. Definimos una plaga como una población de determinada especie de insecto o ácaro fitófago cuya densidad excede un nivel no aceptable, el cual resulta en un daño económico. El conocimiento de esta densidad particular es muy importante para tomar medidas de control adecuadas. Como mencionamos en el Capítulo 1, el nivel de daño económico (NDE) determina si una especie es plaga en un cultivo y año determinado, y se estima a partir de las variables: función de daño (pérdida de rendimiento causada por el daño de un individuo del herbívoro en la planta), valor del cultivo en el mercado, rendimiento promedio/ha, y costo de la medida de control (Pedigo et al., 1986). La función de daño se conoce mediante ensayos en laboratorio y a campo, mientras que las otras variables van cambiando entre temporadas del cultivo. Para que los NDE sean confiables, y no se realicen acciones de control innecesarias o tardías, deben estimarse para cada especie potencialmente plaga y para cada cultivo particular, en el caso de que sean polífagas. Aún más, una densidad previa al NDE denominada umbral de daño económico (UDE) es de mucha utilidad para optimizar el control. El UDE se estima en función del tiempo que tarda la medida de control elegida en actuar y la tasa diaria de crecimiento poblacional del fitófago. En algunos casos de control biológico, el UDE suele ser menor que el estimado para un insecticida de acción inmediata, es decir que se debe aplicar a una densidad menor. Cabe aclarar que pocas veces estos UDE y NDE se estiman con la rigurosidad deseable.

La densidad o tamaño de las poblaciones de artrópodos fitófagos en los agroecosistemas cambia en función del tiempo y, según los conceptos básicos de la Ecología, crece o decrece bajo la influencia de factores abióticos y bióticos (Figura 4.1). Dentro de los primeros, la temperatura, la humedad relativa, la luz, el agua, la ocurrencia de eventos climáticos como lluvias muy abundantes, vientos fuertes y caída de granizo, y los refugios, entre otros, afectan la supervivencia y la fecundidad. Asimismo, los factores bióticos, principalmente la cantidad y calidad de los recursos alimenticios o tróficos, la presencia de otras especies en el mismo nivel trófico, las enfermedades causadas por bacterias, virus y nematodos, así como la acción de especies del nivel trófico superior que se alimentan de ellas es decir sus depredadores y parasitoides, tienen un efecto muy importante sobre la densidad poblacional.

Figura 4.1*Factores que afectan la densidad poblacional a lo largo del tiempo*

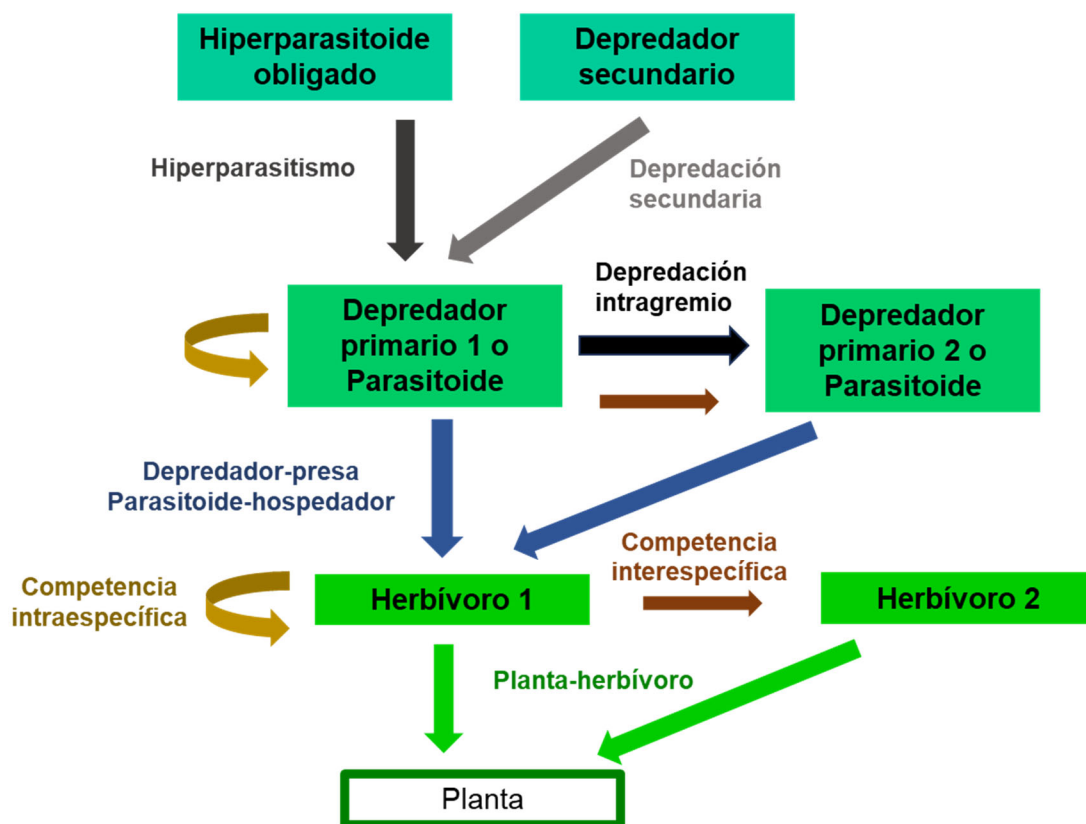
En este sentido, una definición muy clara de control biológico, que ya hemos mencionado en el Capítulo 1, es el uso de una población de un organismo para reducir la población de otro organismo (van Lenteren et al., 2018). Es decir, que la premisa básica del control biológico es limitar el crecimiento de las poblaciones de una plaga mediante la acción de sus enemigos naturales (Hawkins y Cornell, 2004).

Los programas de control biológico buscan la reducción de la población de la plaga y una interacción estable con sus enemigos naturales alrededor de algún nivel bajo de densidad que no cause daño económico.

Para interpretar el comportamiento dinámico de la densidad de una plaga a través del tiempo, y el efecto que ejercen sobre ella los depredadores y parasitoides, analizaremos las interacciones que afectan a la población de un artrópodo fitófago, considerando distintos niveles tróficos (Figura 4.2).

Figura 4.2

Trama trófica cualitativa, que incluye las interacciones entre poblaciones en un cultivo agrícola



Si analizamos la población de un artrópodo herbívoro con un ciclo de vida corto, que coloniza un cultivo en condiciones óptimas de alimento, temperatura y humedad relativa, sin factores de mortalidad que limiten su supervivencia y fecundidad, crecerá de manera exponencial o geométrica, e independiente de la densidad. Podemos representar esta forma de crecimiento poblacional con los siguientes modelos matemáticos, según las generaciones sean superpuestas o discretas:

Crecimiento denso-independiente

Crecimiento exponencial. Generaciones superpuestas

Numerosas especies de artrópodos, como por ejemplo ácaros fitófagos, pulgones y moscas blancas se reproducen continuamente al llegar al estado adulto, con un periodo reproductivo variable, es decir que encontraremos estados de desarrollo de distintas generaciones al mismo tiempo, lo que resulta en generaciones superpuestas. En estos casos podemos describir el

crecimiento de la población con una función que representa la velocidad de cambio en el número de individuos en el tiempo:

$$\frac{dN}{dt} = N_0(b - d) \quad (1)$$

$$\frac{dN}{dt} = N_0 r \quad (2)$$

$$\frac{dN}{dt} = N_0 e^{rt} \quad (3)$$

donde la derivada de N en función del tiempo, dN/dt , indica la velocidad de crecimiento de la población, y puede interpretarse como la pendiente de la recta que corta cada punto de la curva de crecimiento exponencial (Figura 4.3a). Tal velocidad a la cual la población crece depende, como lo indica la ecuación, del número inicial de individuos, por lo tanto, será mayor cuando la densidad es mayor (Figura 4.3b); y también depende de la diferencia entre las tasas de natalidad **b** (tasa instantánea de nacimientos por individuo) y mortalidad **d** (tasa instantánea de mortalidad por individuo) (ecuación 1), que representa la tasa intrínseca de crecimiento **r** (ecuación 2), que no es afectada por la densidad. Según este modelo el número de individuos cambia en periodos infinitesimales, y la población crece de manera exponencial (ecuación 3).

La tasa intrínseca de crecimiento **r** o tasa de crecimiento exponencial, también es llamada tasa de crecimiento por individuo (ecuación 4). El modelo denso-independiente implica que la tasa de crecimiento por individuo es constante y no cambia con la densidad (Figura 4.3c).

$$r = \frac{dN}{dt} / N \quad (4)$$

Si **r = 0** la población permanece constante, las tasas de natalidad y mortalidad están balanceadas, cuando **r > 0** la población crece y cuando **r < 0** la población disminuye

Crecimiento geométrico. Generaciones discretas

Algunas especies de insectos, como ciertas tucuras y mariposas o polillas, por ejemplo, poseen generaciones discretas, o relativamente discretas, es decir que los adultos se reproducen y mueren, por lo cual no se superponen distintos estados de desarrollo (los adultos de una generación dejan descendencia una vez y luego mueren, por lo que en un tiempo dado encontraremos, por ejemplo, solamente huevos). El “barrenador del tallo” *Diatraea saccharalis* Fabricius (Lepidoptera: Pyralidae), que suele ser plaga en cultivos de maíz y caña de azúcar, tiene dos o tres generaciones en el cultivo de maíz de la provincia de Buenos Aires.

En este caso, podemos usar un modelo cuyas ecuaciones no son diferenciales, sino que se denominan ecuaciones en diferencia, y representan el número de individuos en un momento determinado, N_{t+1} , a partir del número de individuos inicial o en el tiempo t , N_t

$$N_{t+1} = N_t + r_d N_t \quad (5)$$

$$N_{t+1} = (1 + r_d) N_t$$

$$\lambda = (1 + r_d)$$

$$N_{t+1} = \lambda N_t$$

$$N_2 = \lambda N_1 = \lambda(\lambda N_0) = \lambda^2 N_0$$

$$N_3 = \lambda N_2 = \lambda(\lambda^2 N_0) = \lambda^3 N_0$$

$$N_t = \lambda^t N_0$$

En estas ecuaciones r_d es un factor discreto de crecimiento (por ejemplo, si es $r_d = 0,18$ y t es un mes, la población crece un 18% mensualmente).

λ es la tasa finita de crecimiento, tasa geométrica o tasa de cambio de la población en un intervalo discreto de tiempo. Si $\lambda = 1$, la población permanece constante; cuando $\lambda > 1$, la población crece y cuando $\lambda < 1$, la población disminuye.

Crecimiento denso-dependiente

Cuando el ambiente no ofrece recursos ilimitados para el desarrollo y la reproducción de los individuos de la población, es decir que posee una capacidad limitada para soportar individuos de esa especie, por lo tanto, se genera entre los individuos una **competencia intraespecífica**, y las tasas de nacimientos y muertes dependen de la densidad de la población. El modelo que describe el crecimiento es denso-dependiente y si se trata de poblaciones con generaciones superpuestas representamos la velocidad de crecimiento como:

$$\frac{dN}{dt} = rN((K - N)/K) \quad (6)$$

donde N es la densidad, r es la tasa intrínseca de incremento natural y K es la capacidad de carga: número de individuos que el ambiente puede sostener. El término entre paréntesis representa “el freno” al crecimiento exponencial que impone la densidad poblacional (ecuación 6) (Figura 4.3d).

Esta ecuación se puede pasar a su forma discreta para estimar el número de individuos en un tiempo t determinado (Figura 4.3e), aplicando la integral:

$$N_t = \frac{k}{1 + [(K - N_0)/N_0]e^{-rt}} \quad (7)$$

En este modelo el único factor que limita el crecimiento de la población es la propia densidad, la tasa de incremento por individuo disminuye en forma lineal al aumentar la densidad (ecuación 7) (Figura 4.3f), y los individuos son equivalentes, es decir que, cada nuevo individuo reduce la tasa de crecimiento en la misma proporción a cada densidad.

Las curvas de crecimiento denso-dependiente no siempre tienen la típica forma sigmoide, ya que la intensidad de la competencia intraespecífica y diferentes valores de la tasa de crecimiento, pueden dar lugar a dinámicas cíclicas. En la Figura 4.4 en las dinámicas (a) y (b) la competencia intraespecífica es más leve y las tasas de crecimiento más bajas, con relación a las curvas (c) y (d) que representan situaciones con mayor intensidad de la competencia y mayores tasas de crecimiento.

Figura 4.3

Comparación de los modelos de crecimiento poblacional exponencial y logístico

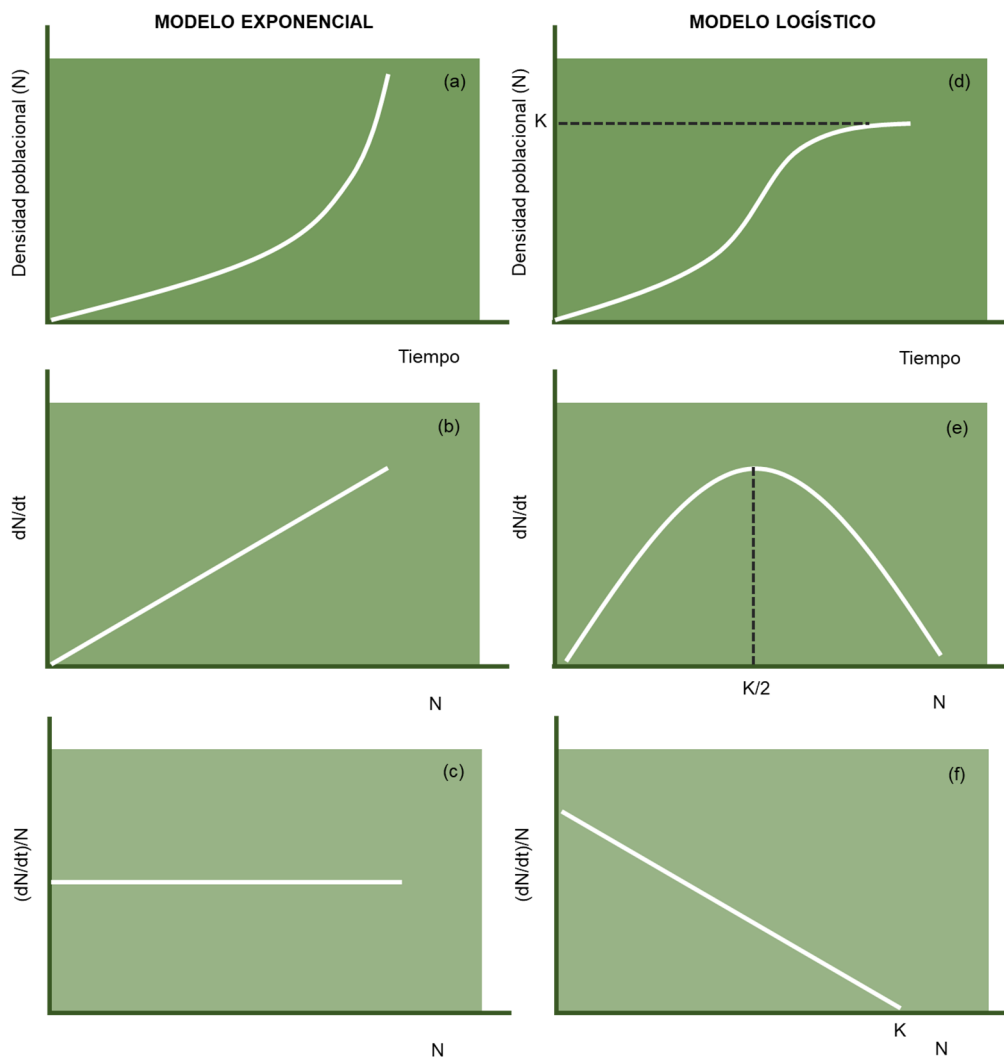
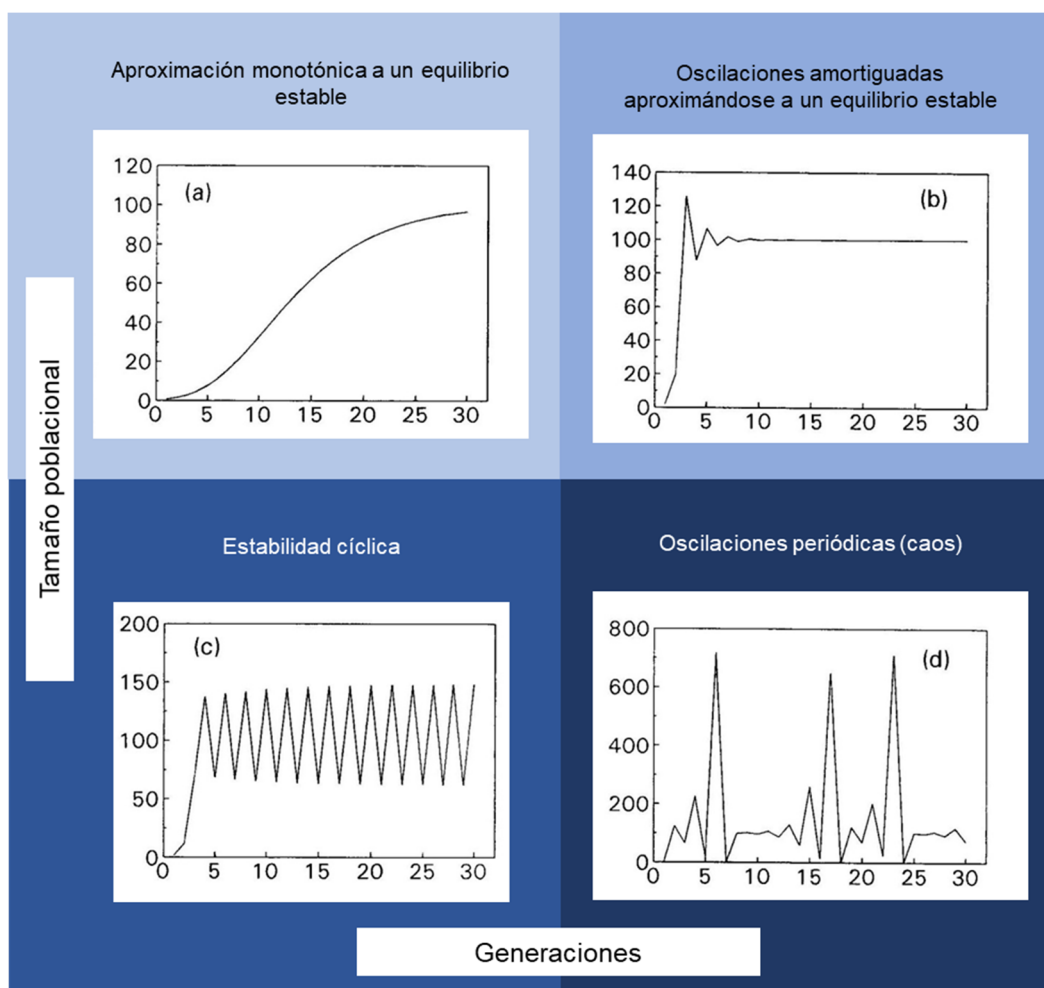


Figura 4.4

Densidad poblacional en función del tiempo según la magnitud de la competencia y la tasa de crecimiento



Nota. Desde (a) hacia (d) aumento de la intensidad de la competencia intraespecífica y de la tasa de crecimiento.

Hasta aquí, hemos analizado el crecimiento de una población, afectada solamente por la competencia intraespecífica a causa de la limitación de recursos. A continuación, veremos las limitaciones poblacionales impuestas por competidores de otras especies, tanto entre herbívoros como entre enemigos naturales, es decir la competencia interespecífica, y las limitaciones impuestas por los depredadores y parasitoides a los herbívoros, y viceversa, es decir la interacción depredador-presa o parasitoide-hospedador (Figura 4.2).

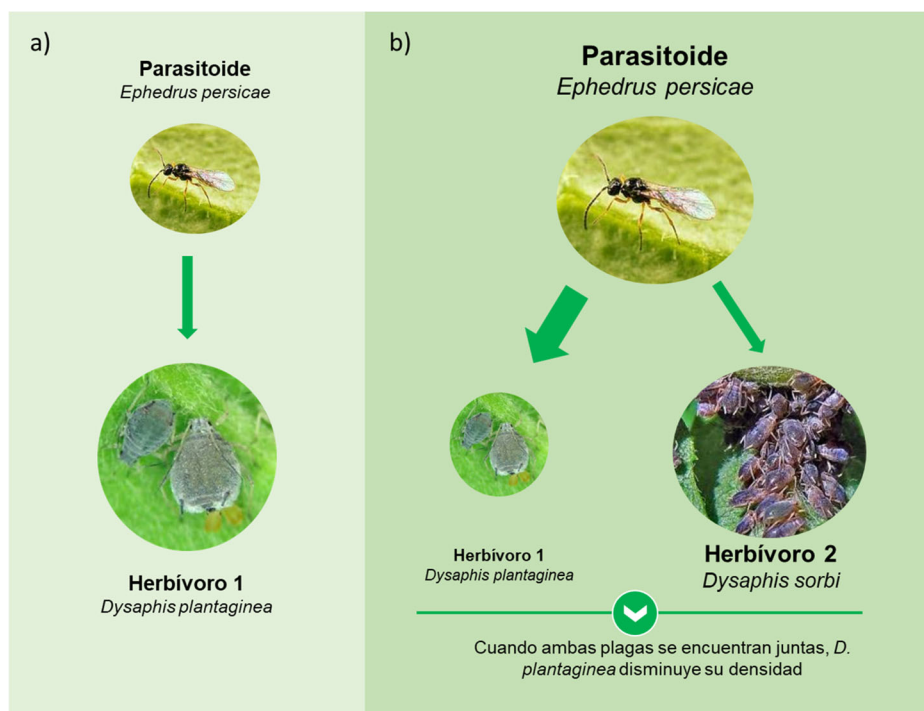
Competencia interespecífica

La competencia interespecífica es una interacción muy importante en la dinámica de las poblaciones de parasitoides y depredadores. Es necesario considerarla en planes de control biológico, principalmente cuando se introducen en una región enemigos naturales exóticos, ya que pueden competir con especies nativas.

La competencia puede ser: por **explotación**, es decir que los competidores interactúan a través del consumo de un recurso limitado y algunos individuos son más eficientes que otros a la hora de localizar y utilizar esos recursos, en este caso los individuos que compiten no interactúan directamente; por **interferencia** cuando los competidores eliminan la actividad de la otra especie o reducen su acceso a un recurso limitado; o **aparente**. La competencia **aparente** es una interacción negativa indirecta, mediada por la acción de un enemigo natural compartido. La presa o el hospedador más abundante generará o sostendrá una población más densa del enemigo natural que se alimenta de ambas, y esto perjudica a la especie menos abundante porque sufrirá un menor efecto del enemigo natural si está sola (Figura 4.5a), que en presencia del enemigo natural (Figura 4.5b).

Figura 4.5

Competencia aparente



Nota. El tamaño relativo de las fotos representa el tamaño poblacional y el tamaño relativo de las flechas la intensidad de la interacción. Ejemplo tomado de Bribosia et al. (2005).

La competencia por **explotación** es muy común entre depredadores (ácaros, coccinélidos, hemípteros, dípteros). Rocca et al. (2017) estudiaron las interacciones tróficas entre dos coccinélidos nativos afidófagos *C. sanguinea* y *E. connexa* que suelen encontrarse juntos en los cultivos hortícolas. Los resultados mostraron que *C. sanguinea* consume un 40% más individuos de *M. persicae* que *E. connexa* en 24h, lo que sugiere que *E. connexa* es menos voraz que *C. sanguinea* y que esta última especie podría ser una mejor competidora por explotación de la presa compartida.

La competencia por **interferencia** es común entre los parasitoides; en general, los ectoparasitoides larvales se desarrollan más rápido que los endoparasitoides y son mejores competidores. Por otra parte, entre los endoparasitoides, la competencia puede ser extrínseca o intrínseca. Un caso de competencia extrínseca ocurre en el ectoparasitoide idiobionte gregario *G. legneri*. En este caso, dos hembras participan en interacciones antagónicas para controlar una oruga hospedadora paralizada de *Corcyra cephalonica* Stainton (Lepidoptera: Pyralidae). Después de paralizar a la oruga, una hembra muerde el abdomen de una segunda hembra en un intento de desplazarla del hospedador (Figura 4.6 izquierda) y protege agresivamente tanto a la oruga hospedadora paralizada como a sus huevos en la superficie del hospedador paralizado (Figura 4.6 derecha).

Figura 4.6

Competencia extrínseca entre hembras de un parasitoide



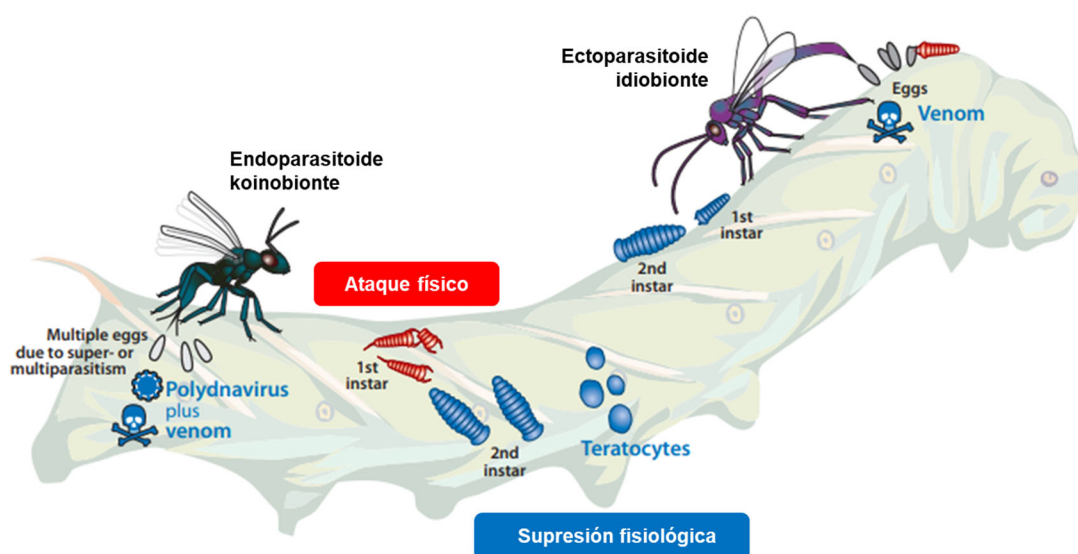
Nota. Parasitoide *Goniozus legneri*. Tomado de Ode et al. (2022).

Otro ejemplo de competencia extrínseca ocurre entre las hembras de parasitoides de huevos de chinches fitófagos, por ejemplo, compiten entre ellas cuando encuentran una postura del hospedador para oviponer y se agreden físicamente para defender el recurso. Si se produce igualmente el multiparasitismo, las larvas compiten por el recurso dentro del hospedador, ya sea por ataque físico o por algún mecanismo de supresión fisiológica (competencia intrínseca). Un ejemplo de esto se observa en la Figura 4.7, donde se ilustra una oruga (Lepidoptera) parasitada por un endoparasitoide koinobionte solitario (izquierda) o un ectoparasitoide idiobionte solitario (derecha). Ambas especies pertenecen a la misma familia (Braconidae). El multiparasitismo entre koinobiontes, o entre koinobiontes e idiobiontes, conduce a cambios en el crecimiento del hospedador, los cuales suelen estar mediados por una serie de factores reguladores tales como teratocitos, venenos, polidnavirus (PDV) y partículas similares a virus, que se inyectan en el hospedador con el huevo durante la oviposición. Además, las larvas de primer estadio de los

endoparasitoides solitarios a menudo poseen mandíbulas mordedoras que utilizan para matar a los competidores, mientras que las larvas más viejas pueden eliminar a los competidores mediante la secreción de sustancias tóxicas o mediante alguna otra forma de supresión fisiológica. Por su parte, los ectoparasitoides suelen ser competidores superiores que los endoparasitoides, y el veneno de la hembra adulta a veces puede paralizar a las larvas de los endoparasitoides, así como al propio hospedador. Los ectoparasitoides recién nacidos suelen arrastrarse sobre la superficie del hospedador y matar los huevos o las larvas de otras hembras de ectoparasitoides.

Figura 4.7

Competencia intrínseca entre larvas de un parasitoide



Nota. Tomado y adaptado de Harvey et al. (2013).

Los efectos de la competencia directa se manifiestan en la supervivencia, fecundidad y/o crecimiento individual de los individuos competidores, y conduce a la exclusión competitiva o a la coexistencia de ambas poblaciones. El modelo matemático de Lotka-Volterra describe, de manera simple, esta interacción:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left[\frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1} \right] \quad (8)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left[\frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2} \right] \quad (9)$$

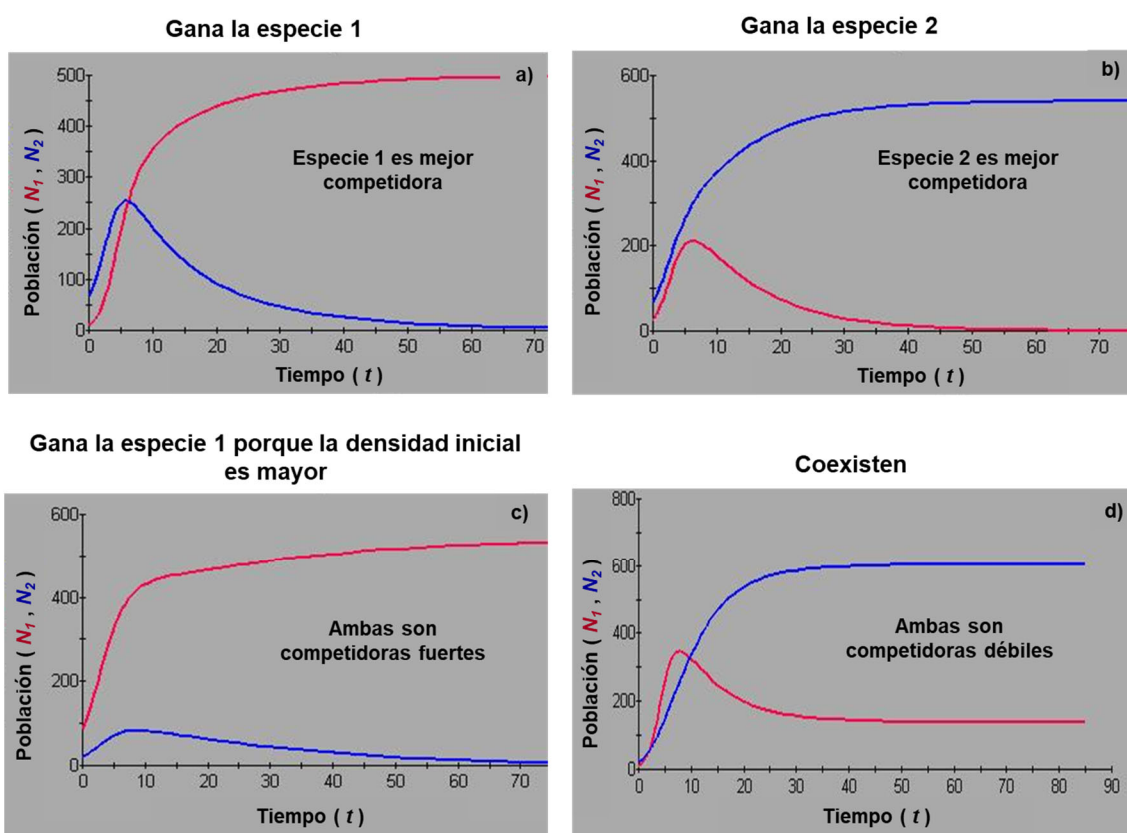
donde N_1 es el número de individuos, r_1 la tasa intrínseca de crecimiento y K_1 la capacidad de carga para la especie 1 (ecuación 8), al igual que N_2 , r_2 y K_2 para la especie 2 (ecuación 9). α y β son los coeficientes de competencia. α_{12} es el efecto per cápita de la especie 2 sobre el crecimiento poblacional de la especie 1 (medido en relación con la especie 1). Si 10 individuos de la especie 2 causan en el crecimiento de la población 1 el mismo efecto que 1 individuo de

esa especie, $\alpha = 1/10$. Como puede deducirse del significado de estos índices, la competencia interespecífica se valora siempre en función de la intraespecífica, por lo tanto, β es el efecto per cápita de la especie 1 sobre el crecimiento poblacional de la especie 2 (medido en relación con la especie 2).

La competencia afecta la supervivencia, fecundidad y/o el crecimiento individual de los individuos que interactúan, con el consecuente efecto en el crecimiento de ambas poblaciones. El resultado de la interacción a nivel poblacional, según este modelo, puede ser la exclusión competitiva o la coexistencia (Figura 4.8).

Figura 4.8

Dinámica del número de individuos de dos especies competidoras en función del tiempo



Nota. En (a), (b) y (c) exclusión competitiva, (d) coexistencia.

Para representar el efecto de la competencia interespecífica sobre el crecimiento poblacional se representa el modelo en fase plana, para observar la combinación de densidades de ambas poblaciones a las cuales no crecen ni decrecen: isoclinas 0 (Figura 4.9). Estas isoclinas se construyen haciendo 0 las ecuaciones (8) y (9) y despejando N_1 y N_2 . por ejemplo, para la especie 1:

$$K_1 - (N_1 + \alpha N_2) = 0$$

$$K_1 = N_1 + \alpha N_2$$

$$\text{Si } N_1 = 0 \quad N_2 = K_1/\alpha$$

$$\text{Si } N_2 = 0 \quad N_1 = K_1$$

La competencia intraespecífica, como mencionamos antes, se valora en función de la intraespecífica. Una especie afectará negativamente a otra si el efecto que le causa es mayor que el efecto de la competencia intraespecífica. En el caso de la Figura 4.9a, analizando el eje y vemos que:

$$K_1/\alpha > K_2$$

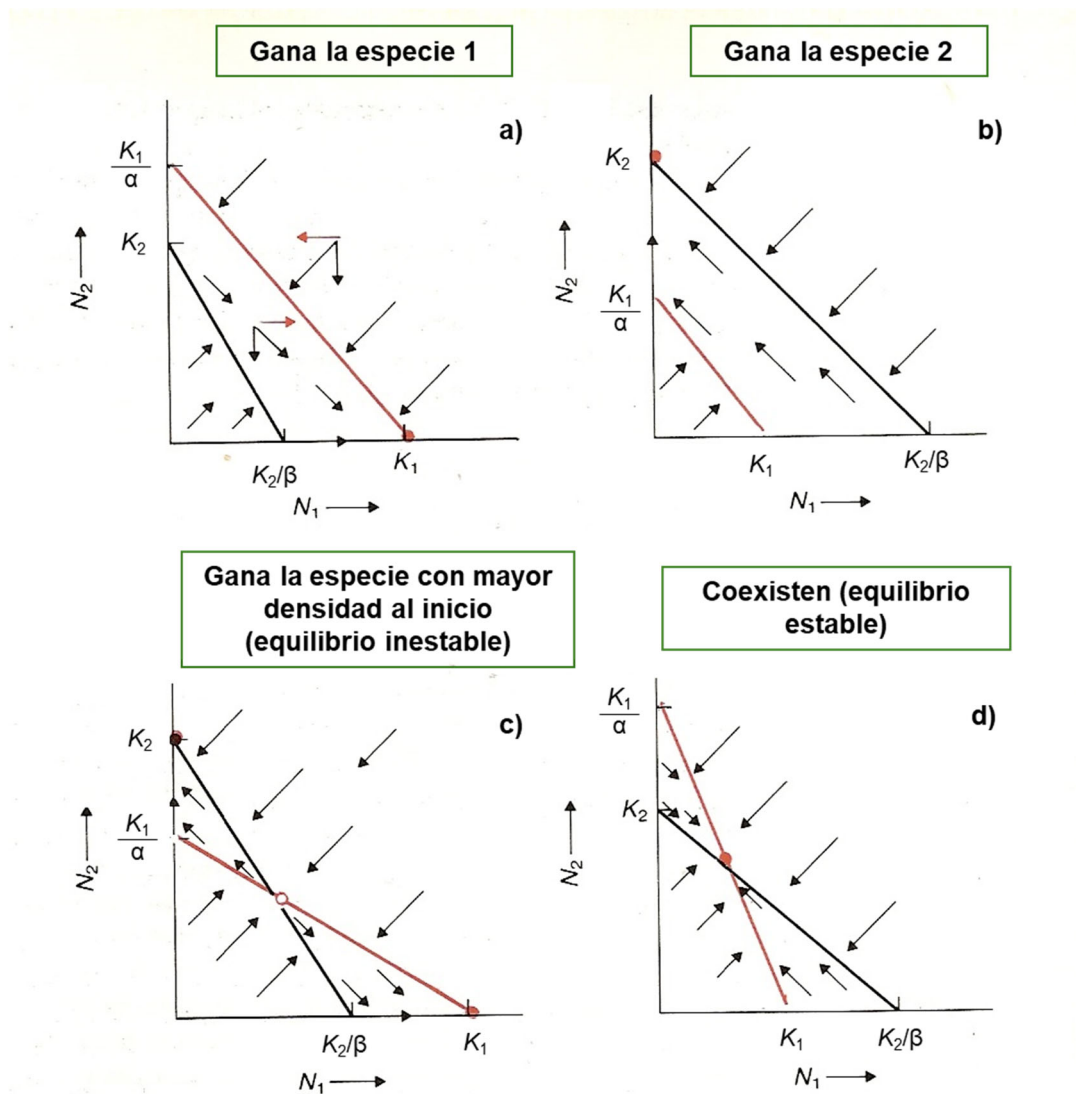
$$K_1 > K_2 * \alpha$$

por lo tanto, la competencia intraespecífica de la especie 1 (K_1) es mayor que la que ejerce la especie 2 sobre ella ($K_2 * \alpha$); y analizando el eje x:

$$K_2/\beta < K_1$$

$$K_2 < K_1 * \beta$$

por lo tanto, la competencia intraespecífica de la especie 2 (K_2) es menor que la que ejerce la especie 1 sobre ella ($K_1 * \beta$). Este análisis nos permite identificar que en este caso gana la especie 1.

Figura 4.9*Isoclinas de la competencia interespecífica*

Nota. La línea roja representa la isoclina 0 para la especie 1 y la línea negra la isoclina 0 para la especie 2. El punto blanco en (c) indica un punto de equilibrio inestable, mientras que el punto rojo en (d) indica equilibrio estable.

Interacción Depredador-presa y Parasitoide-hospedador

Modelo depredador-presa para generaciones continuas (Lotka-Volterra) (1925-1928)

Este modelo simple nos ayuda a entender cómo la acción de un depredador afecta el crecimiento poblacional de la presa, y viceversa. Es un modelo de dos ecuaciones acopladas, ya que el cambio en la densidad de una población afecta al cambio en la densidad de la otra. Las ecuaciones son diferenciales, representando la velocidad de crecimiento de poblaciones con generaciones continuas.

$$\frac{dN}{dt} = r_1 N_1 - CNP \quad (10)$$

$$\frac{dP}{dt} = -bP + gCNP \quad (11)$$

donde $\frac{dN}{dt}$ es la velocidad de crecimiento, o de cambio en la densidad en función del tiempo, de la presa, mientras que r es la tasa intrínseca de incremento de la presa, N y P son las densidades de la presa y el depredador respectivamente, y C es una constante relacionada con la habilidad de escape de la presa y el número de presas que un depredador consume por unidad de tiempo.

El primer término representa el crecimiento de la presa en ausencia del depredador (rN), exponencial denso-independiente, mientras que el término siguiente (CNP), que está precedido por signo negativo, implica el efecto de la acción del depredador. La **respuesta funcional del depredador** CN indica en este modelo simple que el número de individuos consumidos por depredador, por unidad de tiempo, es proporcional a la densidad de presas (ecuación 10) retomaremos el concepto de respuesta funcional más adelante en este Capítulo).

La ecuación que representa la velocidad de crecimiento del depredador $\frac{dP}{dt}$ posee un primer término que describe el decrecimiento en ausencia de la otra especie, ya que si su presa está ausente morirá por inanición. El segundo término implica el efecto positivo de la presencia de la presa. En este término, g es una constante que define la eficiencia de conversión de presas en depredadores, y gCN se denomina **respuesta numérica del depredador** (ecuación 11).

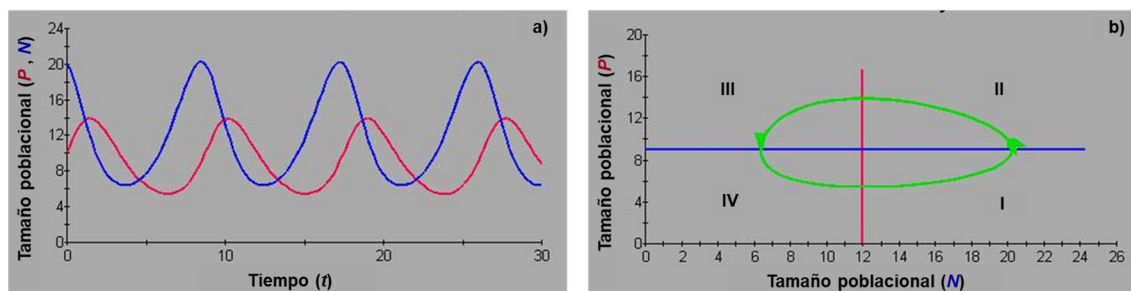
gN = respuesta numérica del depredador

r = tasa de incremento de la presa

$-b$ = tasa de mortalidad del depredador en ausencia de presa.

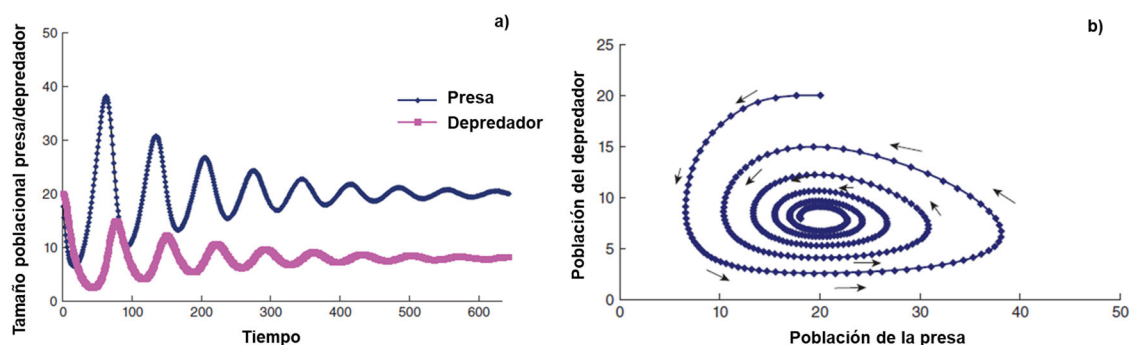
Este modelo sencillo tiene los siguientes supuestos: 1) la presa vive en un ambiente ilimitado. La única limitación es la presencia del depredador; 2) el depredador vive en un ambiente ilimitado y la única limitación es la disponibilidad de presas; 3) ambos se reproducen en forma continua y no se diferencian en edades (todos los individuos son idénticos); 4) la tasa de depredación es proporcional a la tasa de encuentros entre N y P , la cual es función de la densidad de población.

La dinámica generada por este modelo se denomina de ciclos neutrales (Figura 4.10a) y la densidad de depredadores en función de la densidad de presas, que se denomina “fase plana”, muestra una trayectoria ovalada o circular de las densidades relativas depredador-presa (Figura 4.10b) y las rectas que se indican corresponden a las isoclinas 0 para la presa (densidad de depredadores que hacen 0 su tasa de crecimiento) e isoclina 0 para el depredador (densidad de presas que hacen 0 su tasa de crecimiento). Ambas densidades se obtienen a partir de las ecuaciones 10 y 11.

Figura 4.10*Dinámica depredador-presa de ciclos neutrales*

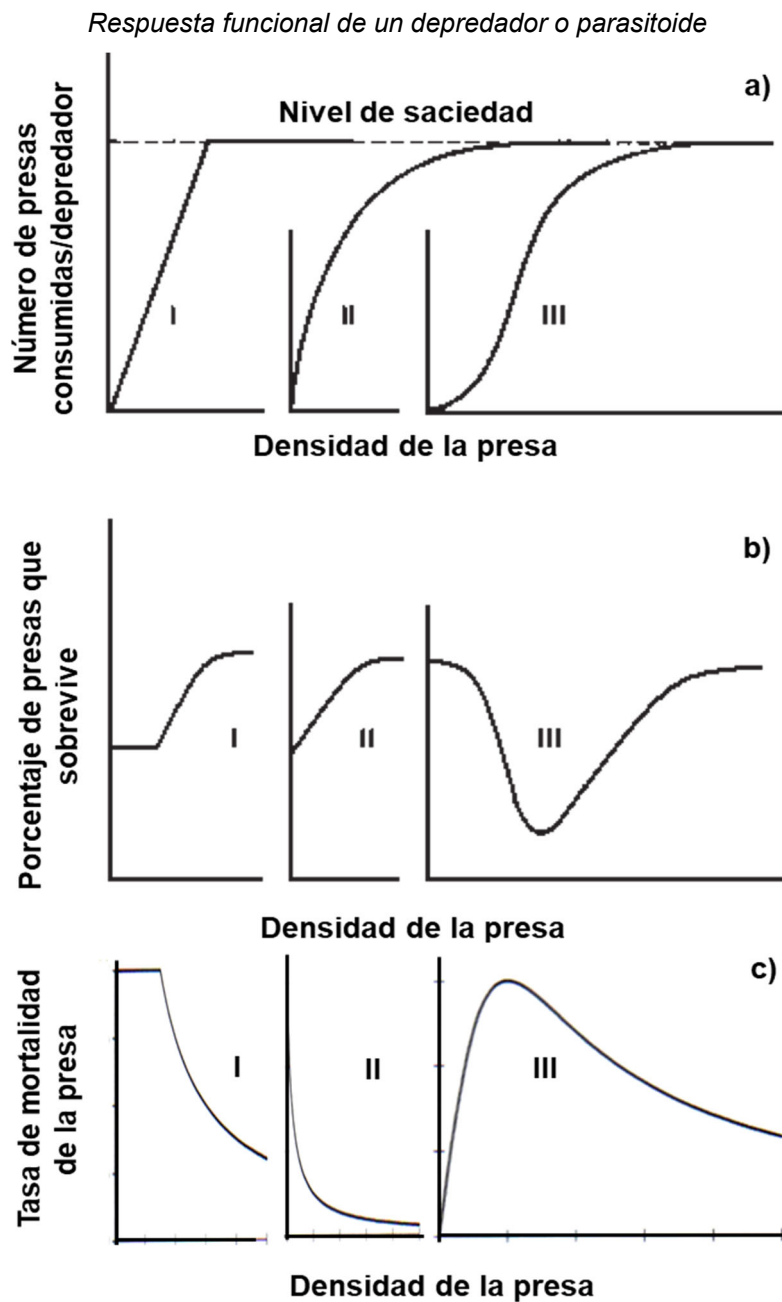
Nota. (a) densidades de ambas poblaciones en el tiempo, (b) isoclinas del modelo. Donde se cruzan, ambas poblaciones están en equilibrio. Cuadrante I: ambas poblaciones crecen, Cuadrante II: depredador crece, presa decrece, Cuadrante III: ambos decrecen, Cuadrante IV: presa crece, depredador decrece.

La dinámica puede ser diferente si, por ejemplo, la presa no vive en un ambiente ilimitado y la escasez de recursos conduce a la competencia intraespecífica. En este caso la dinámica es de oscilaciones amortiguadas y la trayectoria de densidades relativas es una espiral hacia adentro (Figura 4.11).

Figura 4.11*Dinámica depredador-presa de oscilaciones amortiguadas*

Nota. (a) Densidades de ambas poblaciones en función del tiempo, (b) trayectoria de las densidades relativas depredador-presa. Tomado y adaptado de Rockwood (2015).

La **respuesta funcional** es el número de presas consumidas por **un** depredador, en relación con la densidad de la presa, en un espacio y tiempo dado. Existen distintos tipos de respuesta funcional que tendrán diferente efecto sobre la dinámica poblacional de la plaga. Se determina experimentalmente ofreciendo a un individuo diferentes cantidades de presas durante un tiempo fijo, y registrando el número de presas consumidas a cada densidad. Existen tres tipos de respuesta funcional (Figura 4.12).

Figura 4.12

Nota. Adaptado de Berryman (1981).

En la respuesta de **Tipo I**, el número de presas atacadas y consumidas por el depredador está limitado solamente por la densidad de presas, por lo tanto, en un amplio rango de densidades, el consumo está linealmente relacionado con esa variable, es decir que la respuesta funcional es una línea recta hasta una densidad umbral (Figura 4.12a). Los encuentros entre el depredador y las presas son al azar, y la proporción de presas capturadas (o, por el contrario, la proporción de presas que sobrevive), en relación con las disponibles, permanece constante a medida que aumenta la densidad de presas (Figura 4.12b). Este tipo de respuesta funcional es típica de los animales filtradores y algunas arañas tejedoras de telas, que pueden atrapar varias

presas simultáneamente. Es la respuesta funcional que tiene como supuesto el modelo simple de Lotka-Volterra que describimos antes. La tasa de mortalidad de la presa se mantiene constante hasta que comienza a decrecer cuando el depredador ya no puede consumir más presas frente al aumento de densidad (Figura 4.12c).

En la respuesta de **Tipo II**, a medida que aumenta la densidad de presas el número de presas atacadas va disminuyendo (Figura 4.12a), crece la proporción de presas que sobrevive (Figura 4.12b), hasta que decrece cuando el depredador ya no puede consumir más presa, y la tasa de mortalidad de presas (consumidas en relación al total de presas ofrecidas) decrece (Figura 4.12c). Esto ocurre porque los depredadores están limitados por el tiempo de manipuleo (h) necesario para capturar y consumir cada presa, por lo cual hay un límite para la tasa a la cual cada depredador puede procesar presas. Los depredadores con una respuesta funcional de Tipo II son, por lo tanto, menos capaces de reducir el crecimiento poblacional de sus presas, ya que les dan más oportunidades de escapar de la depredación cuanto mayor es la densidad. Esto es muy común en los depredadores insectos, ácaros, y algunas arañas, y en la mayoría de los parasitoides.

En la respuesta de **Tipo III**, el número de presas consumidas es muy bajo cuando son escasas, se incrementa rápidamente con el aumento de la densidad de presas (la proporción que sobrevive es menor), y luego a mayores densidades la tasa de consumo se desacelera por efecto del tiempo de manipuleo, como sucede en la respuesta de Tipo II, hasta alcanzar la densidad de presas a la cual el depredador está saciado (Figuras 4.12a, b y c). El incremento en la tasa de consumo a densidades relativamente bajas o intermedias de presas (Figura 4.12b), puede deberse a que los depredadores “aprenden” a descubrir y capturar presas con mayor eficiencia, o simplemente aumenta la tasa de encuentros a medida que aumentan las presas. La depredación dependiente de la densidad que ocurre en estas condiciones contribuye a la regulación de la población de presas y puede promover la estabilidad de la interacción (ver ejemplo 4.1; Figura 4.15).

La tasa de consumo, en las respuestas Tipo II (ecuación 12) y III (ecuación 13) está influenciada principalmente por la densidad de presas (N) y la cantidad de tiempo y/o energía dedicados a la búsqueda y la captura (h):

$$f(N)_{II} = CN/(1 + hCN) \quad (12)$$

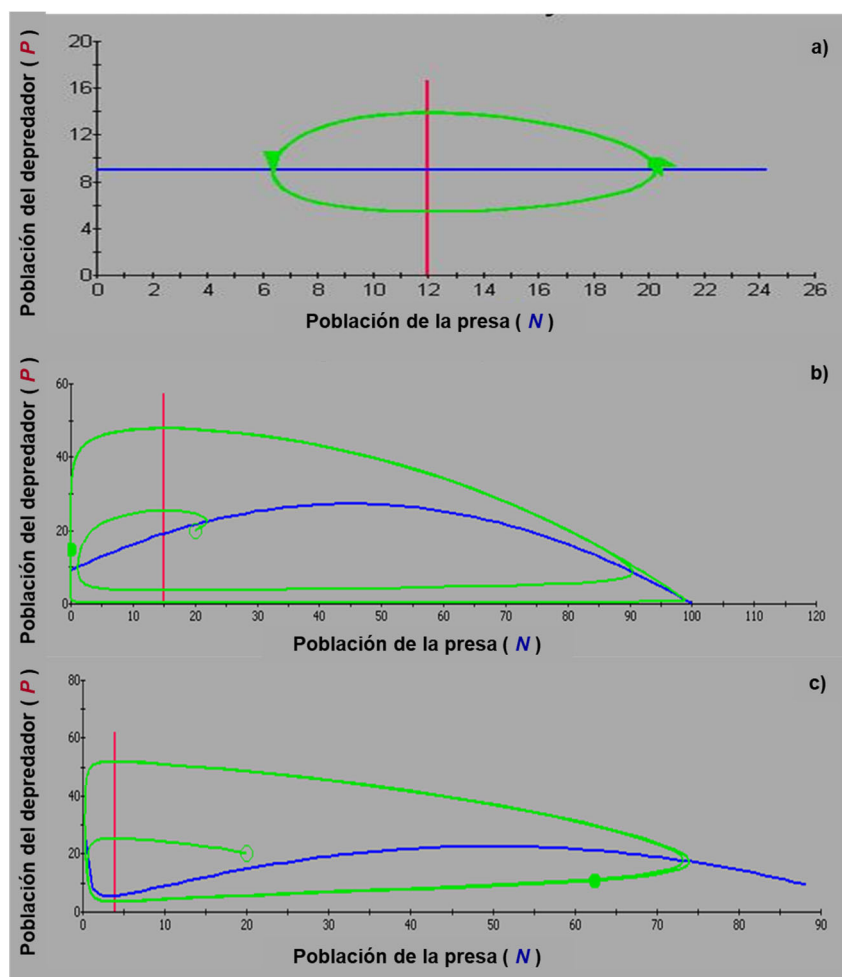
$$f(N)_{III} = CN^2/(1 + hCN^2) \quad (13)$$

En los modelos en los que el depredador tiene respuesta funcional de Tipo I la isoclina 0 para la presa es una línea recta (Figura 4.13a), mientras que, si el depredador tiene respuesta de Tipo II o de Tipo III, la isoclina toma una forma diferente. Como muestra la Figura 4.13b, si el depredador tiene respuesta funcional de Tipo II, serán necesarios más depredadores para limitar el crecimiento de la presa a medida que aumenta la densidad de presas. Si el depredador tiene una respuesta funcional de Tipo III, la isoclina toma la forma que se observa en la Figura 4.13c, donde podemos observar que, a densidades bajas de presa, el depredador consume

proporcionalmente más a medida que aumenta la densidad (responde de manera denso-dependiente directa) y entonces son necesarios menos depredadores para limitar su crecimiento poblacional, pero el tiempo de manipuleo también actuará en este caso y la isoclina se vuelve semejante a la anterior. Es muy importante observar en ambas figuras una característica importante que modela la dinámica depredador-presa de manera significativa, estabilizando el sistema, la densodependencia en el crecimiento de la presa. Esto hace que el sistema tienda a estabilizarse, deje de fluctuar o se aproxime a valores asintóticos de las densidades de ambos. Las isoclinas en ambos modelos se curvan hacia abajo después de ciertas densidades de presas, ya que en tales situaciones serán necesarios menos depredadores para limitar su crecimiento poblacional porque existe una limitación intraespecífica de la presa.

Figura 4.13

Isoclinas del modelo de Lotka-Volterra con distinta respuesta funcional del depredador

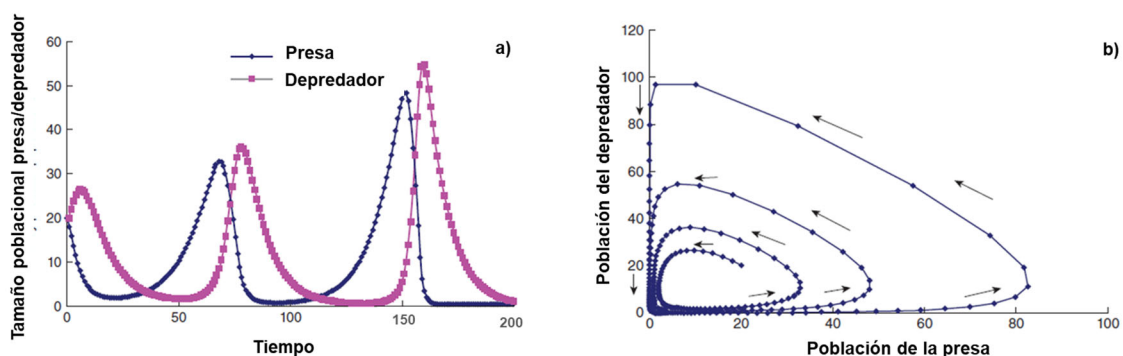


Nota. (a) Respuesta funcional del depredador de Tipo I, (b) respuesta funcional de Tipo II, (c) respuesta funcional de Tipo III. El modelo tiene incorporada, además, la denso-dependencia en el crecimiento de la presa. En azul la isoclina 0 para la presa, en rojo la isoclina 0 para el depredador y en verde la trayectoria que siguen las densidades de ambas poblaciones desde las densidades iniciales, marcadas con un punto.

Cabe mencionar que algunas características de la interacción, como tasas de depredación muy altas, y la respuesta de Tipo II, tienden a desestabilizar el sistema y generan dinámicas de oscilaciones que conducen a la extinción de ambos, el depredador y la presa. La trayectoria de las densidades relativas forma una espiral hacia afuera, en concordancia con los ciclos que van ampliando su amplitud y las densidades convergen en 0 (Figura 4.14).

Figura 4.14

Dinámica depredador-presa de oscilaciones tendientes a la extinción



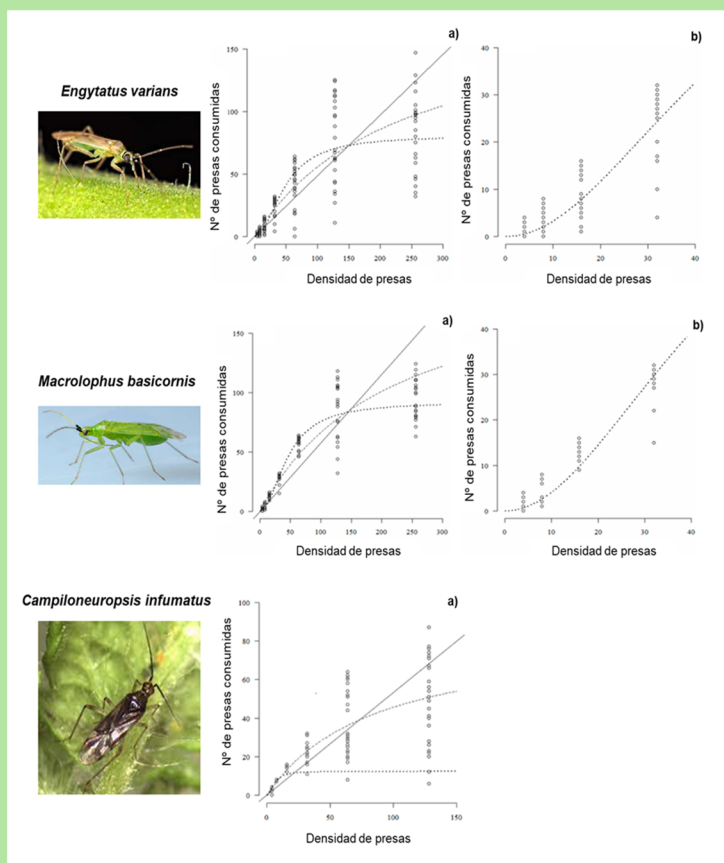
Nota. (a) Densidades de ambas poblaciones en función del tiempo, (b) trayectoria de las densidades relativas depredador-presa. Tomado y adaptado de Rockwood (2015).

Figura 4.15**Ejemplo 4.1 Respuesta funcional****Ejemplo 4.1**

En un trabajo realizado por Van Lenteren et al. (2016) se estudió la respuesta funcional de tres depredadores miridos, *Macrolophus basicornis* (Stal), *Engytatus varians* (Distant) y *Campiloneuropsis infumatus* (Carvalho) (Hemiptera: Miridae) cuando se les ofreció diferentes densidades de huevos (4, 8, 16, 32, 64, 128 y 256) de la plaga del tomate *P. absoluta* durante un período de 24h. Encontraron que *E. varians* y *M. basicornis* mostraron una respuesta funcional de tipo III, mientras que *C. infumatus* mostró una respuesta funcional de tipo II (Figura 4.15). El número y, lo que es más importante, el porcentaje de presas muertas aumentó hasta una densidad de 32 para *E. varians* e incluso hasta 64 para *M. basicornis*. Por lo tanto, estos dos depredadores son potencialmente capaces de reducir las poblaciones de plagas en un rango de densidad de presas de hasta 32 o 64 huevos de *P. absoluta*. En función de éste y otros estudios sobre estas tres especies de miridos neotropicales, los autores sugirieron que *M. basicornis* podría ser el mejor candidato para el control de la polilla del tomate en Brasil ya que es la especie que tiene la mayor fecundidad, la mayor tasa de depredación y reacciona de forma denso-dependiente a un rango más amplio de presas.

Figura 4.15

Respuesta funcional de tres miridos depredadores



Nota. Número de huevos de *P. absoluta* consumidos durante 24 h por los miridos depredadores *E. varians*, *M. basicornis* y *C. infumatus* cuando se les ofrecieron diferentes densidades de huevos. La línea continua representa el ajuste para una respuesta de tipo I, la curva discontinua para una respuesta de tipo II y la curva de puntos una respuesta funcional de tipo III. (a) muestra el rango completo de densidades probadas y el ajuste a los tres tipos de curvas; (b) muestra la curva con mejor ajuste en las cuatro densidades más bajas para confirmar la respuesta funcional sigmoidea (Tipo III).

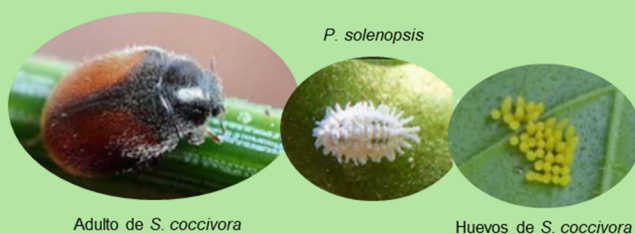
La **respuesta numérica** es el cambio en la densidad de la población del depredador o parasitoide a diferentes densidades de la presa u hospedador; o puede definirse también como la tasa de reproducción de una hembra a diferentes densidades de presas (Holling, 1959), la cual normalmente aumenta con el aumento del consumo de presas. Cada especie tiene un potencial de fecundidad determinado, y la fecundidad efectiva bajo determinadas condiciones está relacionada con el alimento ingerido. Una parte de la energía derivada de la biomasa de la presa consumida se convierte en producción de huevos, y el resto se pierde como costos metabólicos de conversión de alimentos y respiración para mantener la vida. La Eficiencia de conversión del alimento ingerido se calcula como: $ECI = (\text{número de huevos/número de presas consumidas}) * 100$. Generalmente al aumentar el número de presas consumidas, la fecundidad no es proporcional, sino que se desacelera debido a que la energía es destinada a otras funciones (ver ejemplo 4.2; Figura 4.16). Este concepto es semejante al de la respuesta funcional de Tipo II.

Otro factor que puede incrementar la respuesta numérica, además del aumento en la fecundidad de las hembras, es la respuesta de agregación en los manchones donde la plaga es más abundante, lo cual favorece el encuentro entre los sexos.

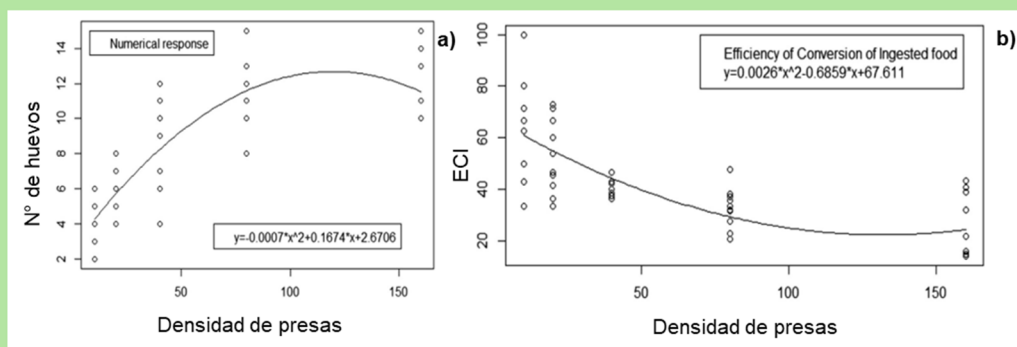
La respuesta numérica juega un papel importante para determinar la efectividad de un enemigo natural, ya que la duración del retraso temporal que se observa en la dinámica depredador-presa (y parasitoide-hospedador) depende en gran medida de su eficiencia para localizar concentraciones de presas y de su capacidad para responder a los aumentos de densidad de la presa u hospedador, en términos de fecundidad.

Figura 4.16**Ejemplo 4.2 Respuesta numérica****Ejemplo 4.2**

Kumari et al. (2021) llevaron a cabo un estudio para determinar la respuesta numérica de *Scymnus coccivora* Ayyar (Coleoptera: Coccinellidae) alimentándose de la cochinilla algodonosa, *Phenacoccus solenopsis* Tinsley (Hemiptera: Pseudococcidae). A las hembras, previamente ayunadas, se les ofreció diferentes densidades de ninfas de tercer estadio de la cochinilla (10, 20, 40, 80 y 160). Después de 24 h, se contaron las cochinillas restantes para conocer el consumo y se registró el número de huevos puestos por el depredador. Calcularon la respuesta numérica y la eficiencia de conversión del alimento ingerido (ECI) en biomasa de huevos a las diferentes densidades de presas. Encontraron que el aumento de la respuesta numérica se relacionó de forma curvilínea con las diferentes densidades de presas, el mayor número de huevos se produjo con la mayor densidad de presas (Figura 4.16a), y la eficiencia de conversión de alimento ingerido (ECI) disminuyó con la densidad de presas (Figura 4.16b).

**Figura 4.16**

Respuesta numérica de un coccinélido depredador



Nota. a) Número de huevos puestos por una hembra de *S. coccivora* a diferentes densidades de *P. solenopsis* (respuesta numérica); b) relación entre la Eficiencia de Conversión del Alimento Ingerido (ECI) por *S. coccivora* y la densidad de presas

Modelo Parasitoide-Hospedador (Nicholson-Bailey)

$$N_{t+1} = \lambda N \exp(-aP_t) \quad (14)$$

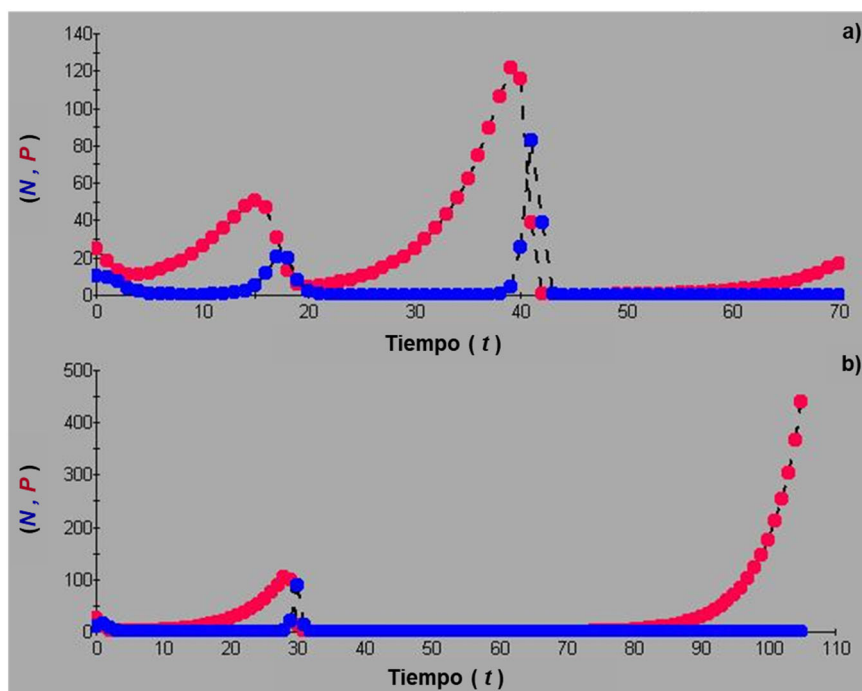
$$P_{t+1} = N_t [1 - \exp(-aP_t)] \quad (15)$$

donde el término $\exp(-aP_t)$ = proporción de hospedadores que escapan al parasitismo puede variar según el comportamiento de búsqueda del parasitoide. a = eficiencia de búsqueda o tasa de ataque, proporción de hospedadores que serán encontrados por un parasitoide en toda su vida. Un valor alto

de tasa de ataque es óptimo para el control biológico, ya que reduce los niveles de abundancia de la población rápidamente, sin embargo, la interacción es más inestable (Figura 4.17).

Figura 4.17

Dinámica parasitoide-hospedador generada por parasitoides con diferente tasa de ataque



Nota. Densidades de ambas poblaciones en el tiempo generadas por un parasitoide con una relativamente menor (a) o mayor (b) tasa de ataque.

Otra característica importante de los parasitoides, y también de los depredadores, es la **respuesta de agregación**, cuando los parasitoides o depredadores pasan más tiempo o se concentran en las parcelas con mayor densidad de hospedadores o presas, respectivamente. En estos casos, hospedadores o presas que se encuentren en parcelas más densas tendrán mayor riesgo de ataque, mientras que las parcelas (colonias de áfidos en una planta, por ejemplo) con menor densidad de presas u hospedadores constituyen refugios parciales para estas poblaciones. La respuesta de agregación tiene un **efecto estabilizador** en la dinámica de la población de la presa y en la interacción. Que la interacción esté estabilizada es deseable para que el control biológico persista o su acción responda rápidamente a incrementos poblacionales del herbívoro.

También tiene efecto estabilizador, el riesgo diferencial de depredación o parasitismo entre diferentes individuos de la población de la presa o del hospedador (distinto fenotipo, edad, distribución espacial), ya que también genera refugios.

Los modelos depredador-presa y parasitoide-hospedador que presentamos pueden hacerse más complejos, incorporando otras características de la presa y del depredador, para analizar el efecto sobre la dinámica de la interacción, como por ejemplo, la competencia intraespecífica de

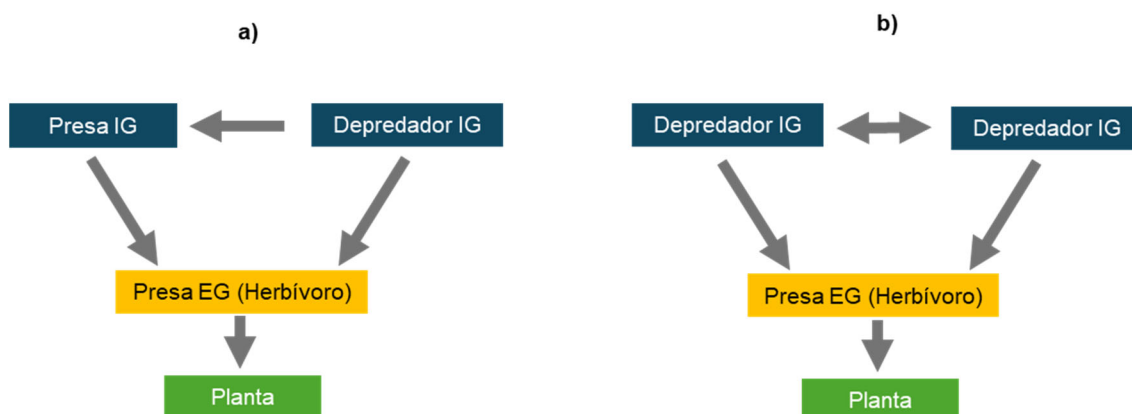
la presa, la competencia intraespecífica del depredador (interferencia), la respuesta funcional del depredador de tipo II o III, la respuesta numérica del depredador, la eficiencia de búsqueda o tasa de ataque del depredador y la respuesta de agregación. Estas características modelan la dinámica de la interacción y contribuyen o no a la estabilidad del sistema.

Depredación intragremio

Es una interacción ecológica en la cual dos consumidores que comparten un recurso son potenciales competidores y participan también en una interacción depredador-presa, ya que uno consume al otro (unidireccional) o ambos se consumen mutuamente (bidireccional). Si la interacción es unidireccional, intervienen: la presa compartida (herbívoro), la presa intragremio (depredador especialista que consume sólo al herbívoro) y el depredador intragremio (depredador generalista que consume tanto la presa compartida como la presa intragremio) (Figura 4.18).

Figura 4.18

Esquema de la depredación intragremio (a) unidireccional y (b) bidireccional



La teoría predice que el depredador intragremio suprimirá la población de la presa intragremio, permitiendo que la población del herbívoro aumente, causando el fracaso del CB.

La coexistencia solo podría lograrse si la presa intragremio tiene alguna ventaja competitiva sobre el depredador intragremio.

Se diferencian dos tipos de depredación intragremio que pueden tener distintos efectos sobre la densidad del herbívoro:

- **DIG coincidente:** un depredador ataca a un herbívoro parasitado, por lo tanto, el depredador IG y la presa IG atacan al mismo individuo herbívoro (Figura 4.20). La mortalidad causada a la presa IG es semejante a la causada al herbívoro. El efecto sobre el control biológico depende de la preferencia por presas sanas o parasitadas, en el primer caso será menor el impacto negativo que en el segundo.

- DIG omnívora: un depredador encuentra y consume otro depredador, por lo tanto, no existe ataque conjunto sobre el herbívoro (Figuras 4.20 y 4.21). La mortalidad causada a la presa IG es independiente a la causada al herbívoro. La teoría predice que afecta negativamente al control biológico, ya que uno de los depredadores disminuirá su densidad.

En la figura 4.19 se observa una trama trófica que involucra a los áfidos *M. persicae* y *A. gossypii* como plagas importantes de dos cultivos hortícolas: el pimiento y la berenjena, que fue estudiada en el Laboratorio de Ecología de Plagas y Control Biológico del CEPAVE. Los áfidos suelen tener un complejo de enemigos naturales que incluye parasitoides y depredadores. Entre los parasitoides se encuentran varias especies como *Aphidius colemani* (Dalman), *A. matricariae* Haliday, *Praon volucre* (Haliday); y entre los depredadores los coccinélidos *C. sanguinea* y *E. connexa*. A través de diferentes trabajos se encontró que existe depredación intragremio omnívora bidireccional entre los coccinélidos, siendo *E. connexa* la depredadora intragremio más fuerte (ver Ejemplo 4.3; Figura 4.20) (Rocca et al., 2017). También se encontró que los coccinélidos realizan depredación intragremio coincidente sobre áfidos parasitados, mostrando preferencia por los áfidos recientemente parasitados y rechazando las momias (Rizzo et al. 2018).

Figura 4.19

Trama trófica en los cultivos de pimiento y berenjena

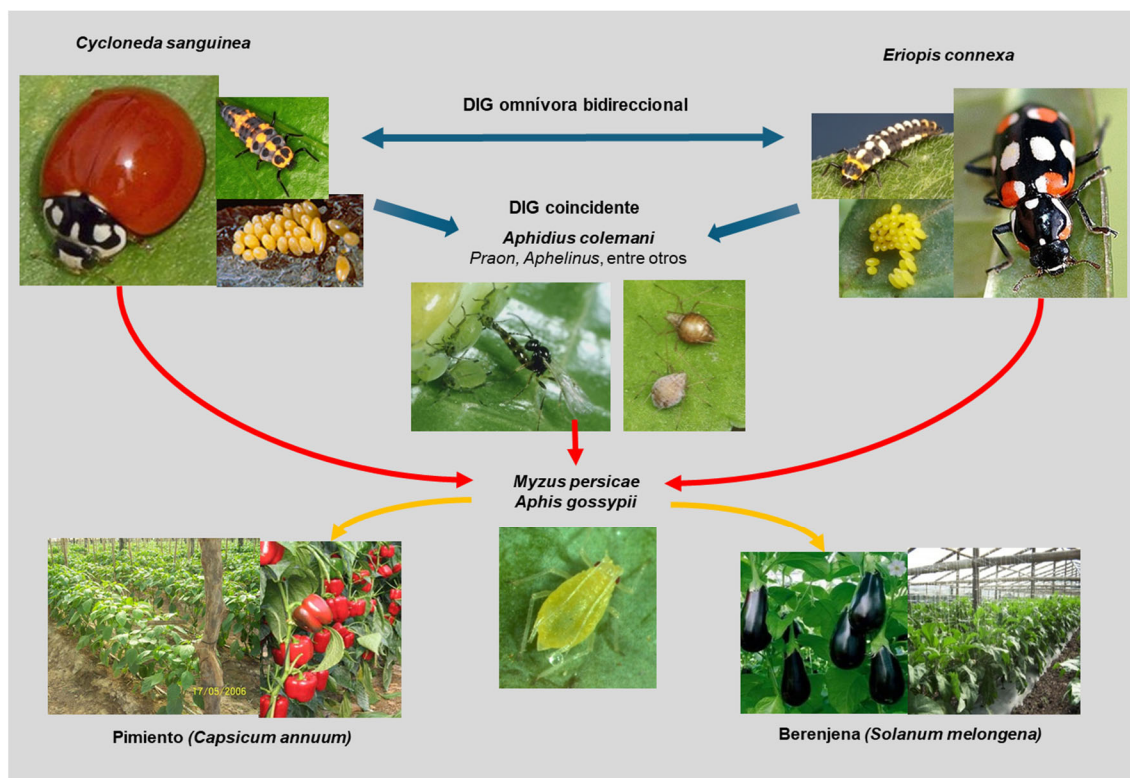
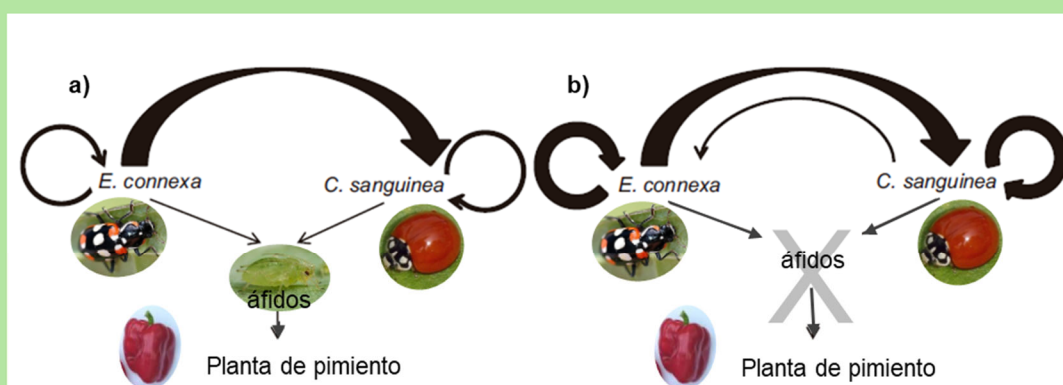


Figura 4.20**Ejemplo 4.3 Canibalismo y depredación intragremio****Ejemplo 4.3**

Rocca et al. (2017) estudiaron la competencia intraespecífica (canibalismo) e interespecífica por interferencia (depredación intragremio) entre dos especies nativas de coccinélidos Neotropicales *Cycloneda sanguinea* L. y *Eriopis connexa* (Germar) (Coleoptera: Coccinellidae) que coexisten en el Cinturón Hortícola de La Plata. Estimaron la intensidad del canibalismo y la depredación intragremio de los adultos y las larvas sobre los huevos, de los adultos sobre las larvas, y entre larvas de igual y diferente estadio, tanto en presencia como en ausencia de presas (es decir, el áfido *Myzus persicae*), para explicar el efecto de la presa en la coexistencia de estos dos depredadores. Encontraron que la intensidad del canibalismo en *C. sanguinea* y *E. connexa* fueron altos en ausencia de áfidos, y disminuyeron cuando la presa estuvo presente. La depredación intragremio fue bidireccional y asimétrica. Los adultos y las larvas de *E. connexa* fueron depredadores IG más voraces sobre *C. sanguinea* que viceversa, siendo el primero el depredador IG más fuerte y competidor por interferencia. *Eriopis connexa* siempre ganó cuando se compararon larvas del mismo estadio, mientras que cuando las larvas eran de diferentes estadios, siempre ganó la larva más grande (estadio más avanzado), independientemente de la especie (Figura 4.20b). En presencia de presas (áfidos), el canibalismo de ambas especies disminuyó, pero la depredación intragremio de *E. connexa* sobre *C. sanguinea* se mantuvo alta (Figura 4.20a), lo que sugiere que *E. connexa* podría desplazar a *C. sanguinea* mediante competencia por interferencia interespecífica. En condiciones de campo, otros procesos además del canibalismo y la depredación intragremio pueden influir en la dinámica poblacional de estas especies de manera que favorezcan su coexistencia, como la complejidad del hábitat, la habilidad competitiva de la presa IG y la complejidad de la trama trófica.

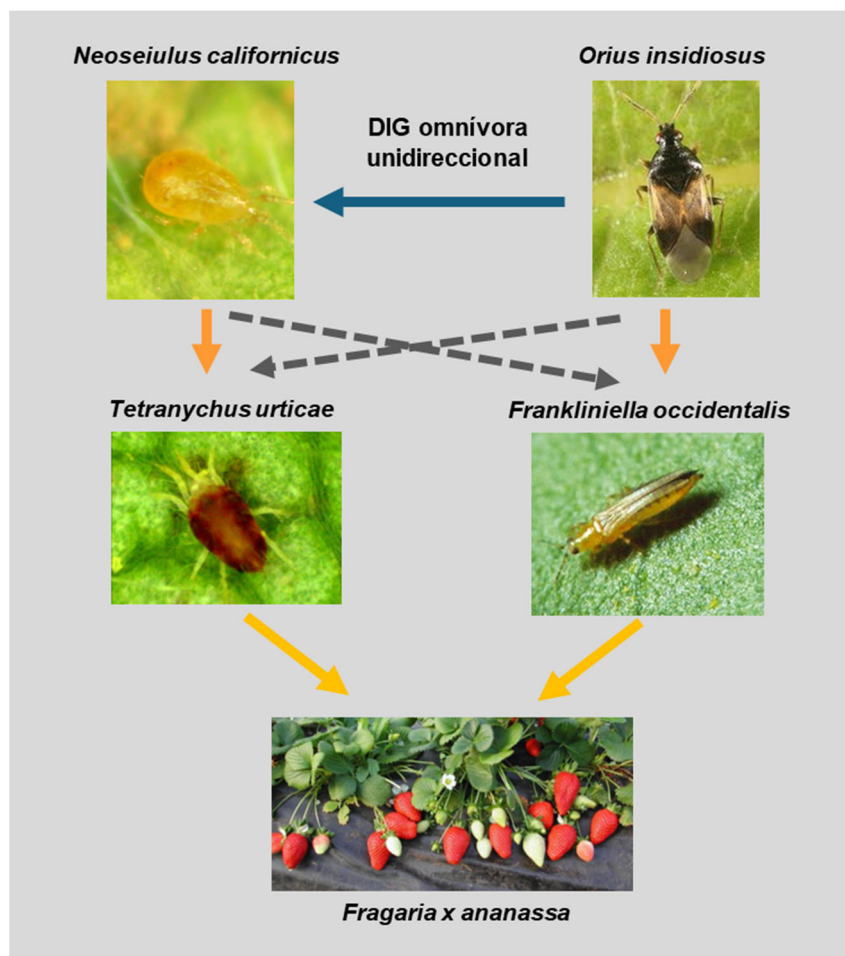
Figura 4.20

Interacciones tróficas entre dos especies de coccinélidos depredadores



Nota. Intensidades relativas de canibalismo y depredación intragremio en interacciones conespecíficas y heteroespecíficas entre *Eriopis connexa* y *Cycloneda sanguinea*, en (a) presencia y (b) ausencia de presas (áfidos *Myzus persicae*). El grosor de las flechas indica la intensidad relativa de la interacción

Otra investigación realizada en el Laboratorio de Ecología de Plagas y Control Biológico del CEPAVE involucra dos plagas relevantes del cultivo de frutilla, la arañuela de las dos manchas *T. urticae* y el trips de las flores *Frankliniella occidentalis* Pergande (Thysanoptera: Thripidae) (Figura 4.21). Las arañuelas se alimentan de las hojas, mientras que los trips lo hacen en las flores. El principal enemigo natural de la arañuela es *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae), un depredador generalista moderado que consume arañuelas preferentemente, pero también puede alimentarse de ninfas de trips, mientras que el principal enemigo natural de *F. occidentalis* es *O. insidiosus* que también consume *T. urticae* y otros insectos pequeños, como presas alternativas, además de savia y polen (Figura 4.21). Ambos depredadores, *N. californicus* y *O. insidiosus*, podrían combinarse en programas de control biológico para *T. urticae* y *F. occidentalis*, respectivamente, en el cultivo de frutilla. Sin embargo, ambos pueden alimentarse alternativamente de la otra especie herbívora, del polen, y además participar en una interacción intragremio unidireccional, ya que *O. insidiosus* puede consumir a *N. californicus* y comparten ambas presas. Cuando ambas presas están presentes, los depredadores tienden a permanecer en diferentes estructuras de la planta, pero en ausencia de la presa principal, la dispersión en busca de alimento puede aumentar la probabilidad de encuentro, especialmente en flores, debido a la atracción de ambos por el polen de frutilla. Como consecuencia, la interacción entre estos depredadores podría influir negativamente en el tamaño poblacional de *N. californicus* y su persistencia a largo plazo en el cultivo, lo que reduciría el control ejercido por este depredador ante incrementos posteriores de *T. urticae*. Alonso et al. (en preparación) confirmaron la existencia de depredación intragremio omnívora de *O. insidiosus* sobre todos los estadios de *N. californicus* en hojas, sin presas extragremio ni polen como alimento alternativo, que es la situación más propicia para que ocurra esta interacción. Sin embargo, la depredación intragremio no afectó el control biológico de *T. urticae*, y la presencia de *O. insidiosus* tampoco afectó el crecimiento de *N. californicus*. La depredación sobre presas alternativas y la disponibilidad de polen como alimento podrían favorecer la persistencia poblacional de ambos depredadores en el cultivo de frutilla cuando la densidad de las presas principales es muy baja.

Figura 4.21*Trama trófica en el cultivo de frutilla*

Nota. DIG: depredación intragremio

Aplicación de los conocimientos poblacionales al control biológico

Los conceptos y modelos poblacionales son de mucha utilidad en los programas de control biológico. A continuación, se mencionan algunas consideraciones que se desprenden de lo anteriormente expuesto. Las plagas con crecimiento exponencial deben ser limitadas tempranamente, y es deseable que los enemigos naturales posean una respuesta numérica alta, su tasa de crecimiento sea más alta que la de la plaga, y estén instalados en el sistema para que sus densidades poblacionales respondan adecuadamente. Los herbívoros con fuerte tendencia a la denso-dependencia tenderán a generar interacciones más estables. Los depredadores o parasitoides que respondan a la densidad de manera densodependiente directa, con respuesta funcional de Tipo III también tendrán un efecto estabilizador, así como la respuesta de

agregación. Una respuesta numérica del enemigo natural al aumento de la densidad de presas es deseable, para reducir el retraso temporal en la dinámica acoplada de ambas poblaciones. Es importante tener en cuenta la biología y las características ecológicas poblacionales de los depredadores y parasitoides, así como los de la plaga, a la hora de seleccionar agentes de control biológico. También influirá, en la comparación entre agentes, la estrategia a utilizar. Por ejemplo, un depredador o parasitoide con una tasa de ataque muy alta, que necesita muchas presas para que su población pueda crecer, seguramente será más adecuado para liberaciones aumentativas en programas que no busquen la persistencia de la interacción, sino un control local y eficiente en una temporada del cultivo. Si, en cambio, deseamos implementar el control biológico por conservación, serán deseables agentes con características que favorezcan la estabilidad de la interacción.

La competencia entre enemigos naturales es muy relevante a la hora de introducir deliberadamente una especie para el control biológico clásico, ya que esta interacción puede conducir a la pérdida de biodiversidad por desplazamiento de especies nativas. La depredación intragremio puede tener efectos negativos para el control biológico, aunque esto depende de las especies que interactúan, la densidad de la presa extragremio, la densidad relativa de ambos depredadores, la intensidad de la interacción y las ventajas competitivas de la presa intragremio. Esta interacción también debe ser evaluada en programas de control biológico clásico, por la posible depredación intragremio de la especie introducida sobre especies nativas, así como en programas de control biológico aumentativos que incluyan la liberación conjunta de dos o más agentes de control para una plaga compartida.

Comunidades de enemigos naturales

Una **comunidad biológica** es un conjunto de poblaciones de distintas especies que viven en una misma área. En una comunidad no sólo los individuos de la misma población interactúan, sino que también lo hacen los que pertenecen a distintas especies, en procesos de mutualismo, parasitismo, depredación y competencia, vistos anteriormente en este Capítulo. La **ecología de comunidades** se aboca al estudio de composición y organización de las comunidades biológicas. Los conceptos y teorías provenientes de esta ciencia han mostrado ser de utilidad para el control biológico en agroecosistemas. En estos sistemas productivos, al igual que en los sistemas naturales, se reconocen componentes bióticos (comunidades) y abióticos. A diferencia de los ecosistemas naturales, éstos se encuentran bajo control humano con el fin de producir alimentos, fibras y combustibles. Este enfoque holístico permite visualizar no sólo la problemática particular de una especie de plaga a controlar (relacionada más a un enfoque reduccionista), sino en un contexto más amplio, que tiene en cuenta con cuáles otras especies está interactuando, ya sea con otras plantas, otras especies de herbívoros y los enemigos naturales (Begon et al., 2005; Hawkins, 1994; Sarandón y Flores, 2014).

Una forma de comenzar a describir a una comunidad es estudiar su **organización**. Para ello analizamos su **estructura** —es decir las especies que la componen— y los patrones espaciales y temporales que suelen exhibir las especies. También, para el control biológico resulta útil avanzar en el análisis de las **redes alimenticias** (quién come a quién), la **conformación de gremios** o subgrupos de especies dentro de una comunidad y **el rol funcional** de cada especie, que se definirán más adelante.

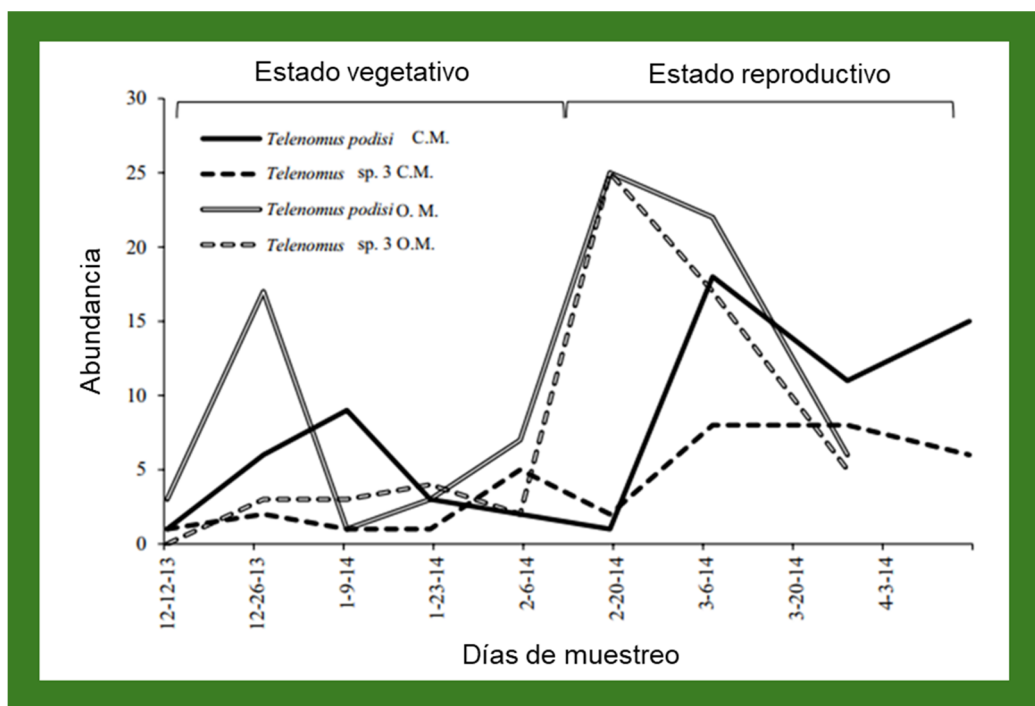
Con respecto a la organización de la comunidad, es común iniciar su estudio a partir de un inventario de las especies presentes para obtener la **composición de especies**. Esto requiere, idealmente, que los individuos en una muestra sean contados e identificados al mayor nivel de resolución taxonómica posible (Gotelli, 2004). A partir de esta información, se puede conocer la abundancia y la distribución de los taxa, las cuales están determinadas como se explicó anteriormente en este Capítulo, por el balance entre la natalidad, la mortalidad, la inmigración y emigración en la comunidad. La abundancia puede estimarse como densidad, biomasa, etc. de cada especie. Además, se calcula la frecuencia de aparición de las especies en la muestra, lo que resulta útil para conocer si existen especies dominantes, es decir, aquellas que muestran mayor abundancia y/o frecuencia en la comunidad. Otro aspecto importante para evaluar es la **diversidad específica**, ya que, en ellas, algunas especies son comunes y otras raras. Ésta se define como el reparto de los individuos entre las especies. La mejor manera de reconocer y comparar comunidades es usar descriptores que resuman información sobre el número, identidad y abundancia relativa de las especies que las conforman. Se proponen varias de estas medidas o **índices de diversidad**. Uno de los más comúnmente utilizados es el índice de **riqueza de especies** (**S**), que refleja el número de especies en una comunidad. Otros índices incluyen, además de **S**, la proporción con que contribuye cada una de las especies a la comunidad, entre ellos, los de **Simpson** (**D**) y **Shannon** (**H'**) para la **diversidad**, y el de **equitabilidad J'** que tiene en cuenta la regularidad con que los individuos están distribuidos entre las especies (Moreno, 2011; Morin, 2011).

Un ejemplo de investigaciones que aplican el análisis de la estructura de comunidades para diseñar estrategias de control biológico es el realizado por Jahncke et al. (2024). Estos autores evaluaron cómo afectaba el manejo agronómico de arrozales irrigados y su cercanía a bosques nativos en Río Grande do Sul (Brasil) a las comunidades de avispas de la Familia Scelionidae, importantes parasitoides de chinches pentatómidas. Estimaron **S**, su abundancia y las fluctuaciones poblacionales de estos enemigos naturales en dos estados fenológicos del ciclo del cultivo. Complementariamente, contrastaron las comunidades cuando habitan cultivos con dos tipos de manejo, convencional (fertilización y uso de plaguicidas de síntesis) y orgánico, donde se realiza control biológico por conservación, permitiendo que la vegetación espontánea acuática y palustre que crece en los arrozales actúe como refugio para estos enemigos naturales. La **S** de la comunidad de parasitoides fue mayor en cultivos orgánicos (OM) que en los convencionales (CM) (**S**= 31-34 en OM y **S**= 21-24 en CM). Entre las especies más abundantes de la comunidad, se destacaron *Telenomus podisi* (Ashmead) y *Telenomus* sp. 3 (Hymenoptera: Platygasteridae) en cultivos OM y cercanos a la vegetación nativa. En arrozales CM, estas mismas

especies fueron las más abundantes de la comunidad, pero su abundancia fue menor. Además, la S de ambas comunidades de sceliónidos varió a lo largo del estado fenológico del cultivo, aumentando con la madurez del cultivo (Figura 4.22).

Figura 4.22

Fluctuaciones de la abundancia de Telenomus podisi y Telenomus sp. en cultivos de arroz



Nota. Fluctuaciones de la abundancia de *Telenomus podisi* y *Telenomus sp. 3* en cultivos de arroz con manejo orgánico (OM) y convencional (CM) entre diciembre de 2013 y abril de 2014, en Nova Santa Rita, Rio Grande do Sul, Brasil (Tomado de Jahncke et al., (2024).

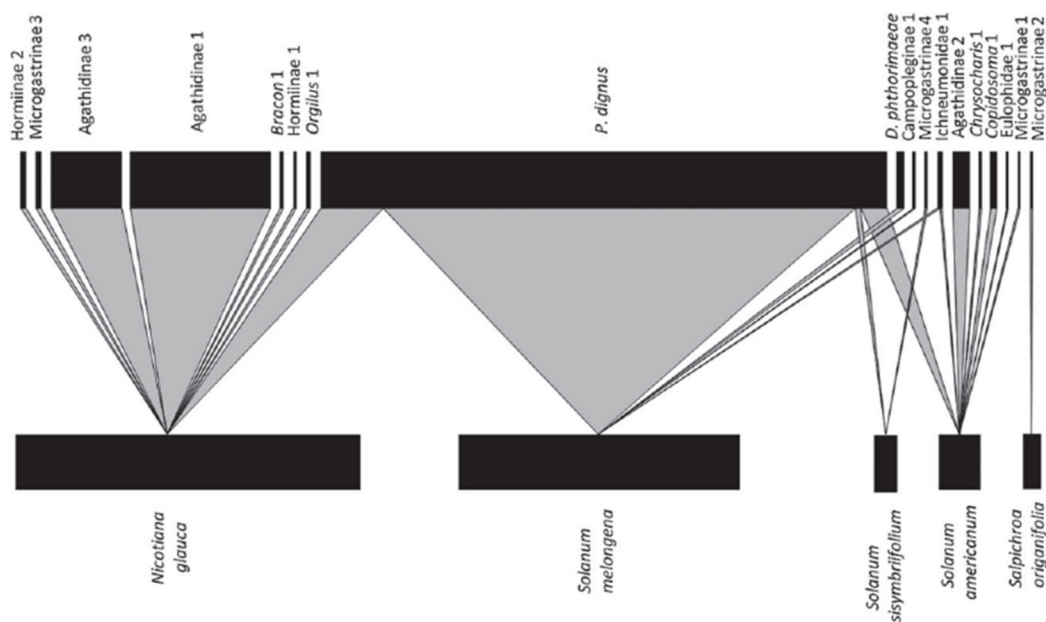
El enfoque de gremios tiene gran utilidad para el control biológico. El autor del concepto fue Richard Root, un ecólogo que realizó varios estudios experimentales sobre la influencia de la diversidad vegetal en la estructura de las comunidades de insectos asociados a ésta, y fue quien planteó además las hipótesis de la aparición de plagas y la de los enemigos naturales (Root, 1973). Este autor definió a un **gremio** como un grupo de especies que hacen uso de un mismo recurso de forma similar o que tienen un mismo nicho ecológico. Como ejemplos, se pueden mencionar al gremio de los insectos chupadores de savia, al de los polinizadores, o el de arañas cazadoras del suelo. En todos los casos, estos grupos pueden incluir especies de varias familias e incluso de taxa superiores. El análisis de gremios puede aplicarse para: 1) delimitar especies potencialmente competidoras en una comunidad; 2) comparar comunidades entre sí, centrándose en estos grupos de especies, y 3) analizar la organización de la comunidad, considerando a los gremios como unidades ecológicas menores o los “ladrillos” con los que se construyen las comunidades (Krebs, 2008; Mills, 1994; Price et al., 2011). Como se verá en los

Una red alimenticia describe las relaciones de alimentación en una comunidad. Estas proveen información sobre su estructura trófica e interacciones directas e indirectas entre las especies. Generalmente, en las comunidades terrestres se pueden reconocer hasta cuatro niveles tróficos en una red: el primero conformado por los organismos productores (plantas), el segundo por los consumidores primarios (herbívoros), el tercero representado por los consumidores secundarios (típicamente los depredadores en sentido amplio), y un cuarto nivel que incluye a los consumidores terciarios (depredadores secundarios o hiperparasitoides) (Rott y Godfray, 2000; van Driesche et al., 2007). Las **redes cualitativas** se grafican con círculos que representan las especies y con flechas que indican las interacciones entre las mismas. La complejidad de la red está dada por el número de especies e interacciones establecidas. A partir de su análisis se pueden estimar algunos descriptores, como p. ej., la posición trófica de las especies (basales, intermedias y tope), los enlaces y la conectancia, medida como la cantidad de enlaces presentes en la red, entre todos los posibles. Las **redes cuantitativas** se construyen graficando con rectángulos a las especies, cuyas áreas indican la abundancia relativa de cada una de ellas dentro de un mismo nivel trófico, y las interacciones como proyecciones desde el nivel trófico superior al inferior. Así, se pueden cuantificar además de los índices descritos más arriba, las magnitudes de las interacciones.

A modo de ejemplo se describe un estudio donde se construyó una red trófica cuantitativa con el propósito de conocer las interacciones entre la polilla del tomate *P. absoluta* con las especies de plantas donde suele alimentarse y la comunidad de parasitoides larvales en huertas del N de la provincia de Buenos Aires (Salas Gervassio et al., 2016). La red incluyó a cinco especies de minadores de hojas (Familia Gelechiidae), cinco solanáceas comúnmente presentes en los predios hortícolas donde se cultiva tomate y un complejo de 18 especies de parasitoides larvales. La mayor *S* de la comunidad de parasitoides asociada a la plaga fue registrada en el palán-palán *Nicotiana glauca* Graham y el tomatillo *Solanum americanum* Mill., dos solanáceas de crecimiento espontáneo. El endoparasitoide larval *P. dignus* fue la principal especie atacando a *P. absoluta* en cuatro especies de plantas. Este análisis permitió afirmar que la conservación de solanáceas silvestres mantendrían a la interacción *P. absoluta*– *P. dignus* en las huertas (Figura 4.24).

Figura 4.24

Red trófica conformada por los parasitoides de Phthorimaea absoluta en el N de la provincia de Buenos Aires



Aplicación de los conocimientos sobre comunidades ecológicas al control biológico

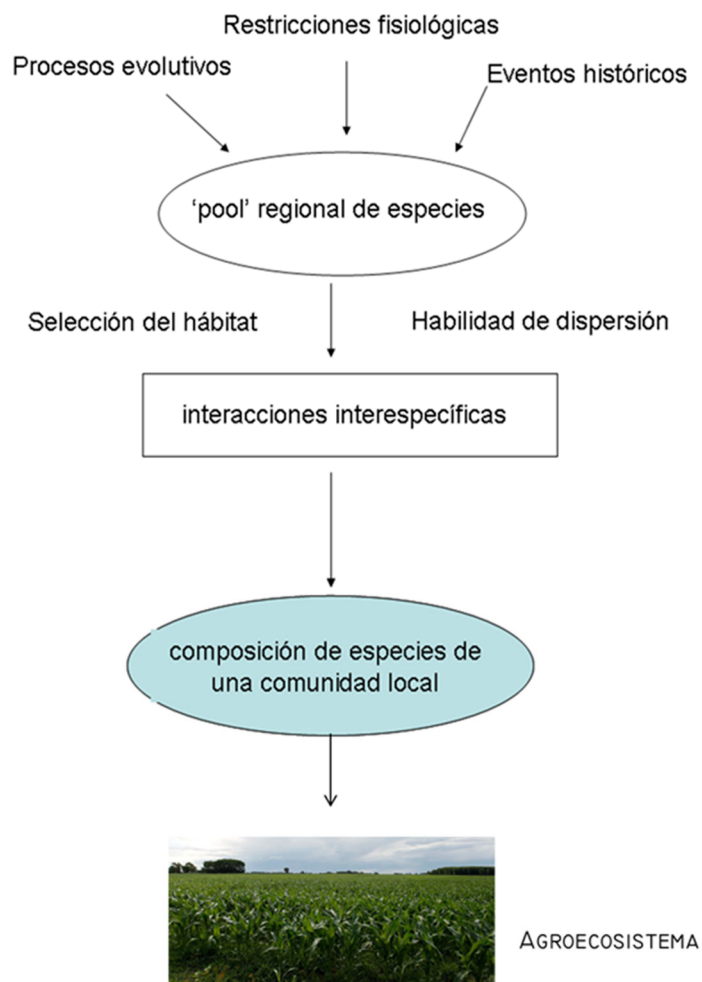
Para el control biológico, la construcción y análisis de redes tróficas permiten dilucidar interacciones interespecíficas que podrían afectar negativamente su efectividad, como competencia, depredación intragremio, hiperparasitismo; realizar comparaciones entre comunidades de enemigos naturales y detectar “especies clave”, es decir, aquellas especies que tengan un efecto desproporcionado en la estructura de la comunidad. Constituye además una herramienta útil para conocer el impacto sobre organismos no blanco en evaluaciones de post-liberación de algún agente.

Para concluir, es necesario señalar que la presencia de especies en una comunidad local, como podría ser la que integra un agroecosistema, es el resultado de muchos factores que interactúan jerárquicamente a distintas escalas de tiempo y espacio, tales como procesos evolutivos, eventos históricos y restricciones fisiológicas a gran escala, y la habilidad de dispersión, la selección de hábitat y relaciones entre ellas a menor escala (Figura 4.25). Estos factores ejercen filtros a un pool más diverso de especies en la región y limitan la composición específica a un grupo particular de especies, capaces de sobrevivir y reproducirse más

localmente. Más estudios son necesarios para conocer los beneficios que las comunidades de enemigos naturales nativos pueden ofrecer al control biológico de plagas, si se comprenden los procesos involucrados en las interacciones multitróficas (Morin, 2011).

Figura 4.25

Esquema de los factores que afectan la composición de especies de una comunidad local



Nota. Tomado y adaptado de Morin (2011).

CAPÍTULO 5

Control biológico clásico

Generalidades

El control biológico clásico consiste en la introducción intencional de un agente de control biológico exótico para el control, a mediano y largo plazo, de una plaga exótica en el área que ésta ha invadido. Los enemigos naturales que se utilizan en esta estrategia pertenecen al rango de distribución de origen de la plaga, y se pretende restablecer la limitación poblacional de la misma que se perdió cuando se trasladó a otra área geográfica sin sus enemigos.

Esta estrategia se utiliza cuando los enemigos naturales presentes en la región no limitan el crecimiento poblacional de la plaga exótica, ya sea porque esa especie no está dentro del rango de sus presas u hospedadores, o porque no ha pasado el tiempo suficiente desde que colonizó la región para que los depredadores o parasitoides generalistas la incorporen a su dieta, y por lo tanto no actúan como factores de mortalidad relevantes.

El primer enemigo natural exótico, establecido deliberadamente para el control biológico de una plaga en América del Norte, fue *Cotesia glomerata* (L.) (Hymenoptera: Braconidae), introducida de Inglaterra a los Estados Unidos para el control del gusano de la col *Pieris rapae* (L.) (Lepidoptera: Pieridae) en 1883-1884 (Coulson et al., 2000). Esto fue seguido por la famosa introducción entre 1888 y 1889 de la “vaquita” *R. cardinalis* (ver Capítulo 1, Figura 1.1) y una mosca parasitoide, *C. iceryae*, de Australia a California para el control de la cochinilla algodonosa, *I. purchasi*. Los impactos combinados de estos dos enemigos naturales introducidos dieron como resultado un éxito espectacular, reduciendo las densidades de la plaga a niveles casi indetectables, lo que salvó a la joven industria de cítricos de California. Este programa de control biológico clásico en California (1888–1890) fue el primero respaldado científicamente e institucionalmente, y su éxito generó entusiasmo por el uso del control biológico contra artrópodos plagas (McClay et al., 2021). Luego, varios programas de control biológico clásico llevados a cabo desde la década de 1950 hasta 1960, contra una docena de plagas de artrópodos exóticos en entornos agrícolas, frutícolas y forestales en EE.UU. y Canadá validaron el gran potencial de esta estrategia como herramienta para el manejo de insectos invasores.

La primera liberación registrada de un agente de control biológico contra una maleza en el continente americano ocurrió en 1940 en EE.UU., cuando la cochinilla *Dactylopius opuntiae* (Cockerell) (Hemiptera: Dactylopiidae) fue trasladada del continente a la isla de Santa Cruz, California, para el control de la cactácea nativa *Opuntia littoralis* (Engelmann), *O. oricola* Philbrick (Cactaceae) y sus híbridos, que se había convertido en un problema en los pastizales sobrepastoreados (Goeden, 1978). Estas liberaciones no se establecieron, sino liberaciones posteriores de una cepa mexicana de *D. opuntiae*, a través de Hawaii, en 1950 y 1951, junto con una gestión mejorada de los pastizales proporcionó control (Goeden, 1978). Mientras tanto, los escarabajos de la hoja *Chrysolina hyperici* Förster y *C. quadrigemina* Suffrian (Coleoptera: Chrysomelidae) fueron liberados en California en 1944 contra la maleza perenne europea de los pastizales, la hierba de San Juan o la hierba Klamath, *Hypericum perforatum* L. (Hypericaceae). Estos escarabajos ya habían proporcionado un control sustancial de la maleza en Australia, y controlaron exitosamente en California (Huffaker y Kennett, 1959). Como sucedió con *I. purchasi*, este éxito temprano impulsó el desarrollo continuo del control biológico.

Los registros documentan que desde fines de 1800 hasta 2010 se han realizado 6.158 introducciones de agentes de control biológico, usando 2.384 especies para 588 plagas y 2.000 introducciones para el control de malezas a nivel mundial, en casi todos los países (Cock et al., 2016). Un estudio que recopiló los programas de control biológico clásico en el mundo, usando insectos (parasitoides y depredadores) para el control de otros insectos, encontró que 226 fueron exitosos para el control de plagas y 57 para malezas (Heimpel y Cock, 2018). En general, los enemigos naturales más utilizados como agentes de control biológico clásico de plagas han sido los parasitoides y cabe mencionar que tal estudio no incluyó a los ácaros, un grupo con numerosas especies que son plaga y muchas otras que son depredadores muy utilizados como agentes de control.

Beneficios y riesgos del control biológico clásico

Además del éxito de *R. cardinalis* contra la cochinilla algodonosa en 1885, uno de los éxitos más importantes fue la introducción de *Apoanagyrus lopezi* De Santis (Hymenoptera: Encyrtidae) para el control del piojo harinoso de la yuca, *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero (Hemiptera: Pseudococcidae) en África, proporcionando beneficios económicos medibles (Neuenschwander, 1996). La evaluación de *A. lopezi* incluyó el estudio de los impactos en especies no objetivo, como los competidores de *P. manihoti* y sus enemigos naturales, y la construcción de una red alimentaria para examinar las interacciones y los impactos potenciales. Los resultados incluyeron evidencia clara de que la introducción de este parasitoide no condujo a la exclusión de los depredadores y parasitoides nativos, y que *A. lopezi* tiene un impacto en *P. manihoti*, aunque es fácilmente atacado por hiperparasitoides (Neuenschwander y Markham, 2001).

Los proyectos de control biológico clásico requieren un presupuesto inicial considerable, ya que es necesario obtener conocimientos en la región de origen de la plaga y el enemigo natural,

y también en el país de destino. Si el agente resulta exitoso y no son necesarias otras acciones posteriores, el beneficio económico resulta mayor que el costo a medida que transcurren los años desde la introducción.

Las siguientes ecuaciones se han propuesto para estimar la relación beneficio/costo de los planes o programas de control biológico.

$$\pi = \sum_{i=1}^t (B_i - C_i) / (1 + d)^i \quad (1)$$

donde π es el beneficio neto total, B_i es el beneficio obtenido por año desde que se implementa el programa (ecuación 2), C es el costo por año, t es el tiempo transcurrido en años, y d es la tasa de interés o precio de la moneda cada año, por ejemplo 0,05.

$$B_i = PDNE \quad (2)$$

donde P es el precio del cultivo en el mercado, D es la tasa de daño por individuos, N es la densidad de la plaga y E es la eficacia de control.

En los programas en que ha sido posible un análisis económico (en muchos casos no hay información suficiente), se utiliza la relación B/C para expresar la conveniencia económica. (Gutierrez et al., 1999). Los programas de control biológico clásico tienen una relación B/C mayor que los programas aumentativos, ya que la inversión de dinero es solamente al inicio, y cuánto mayor sea el tiempo transcurrido el beneficio se hace mayor que el costo, en términos relativos.

En un programa de control biológico clásico, la evaluación de los beneficios debe estar siempre acompañada de la evaluación del riesgo. Los riesgos potenciales de esta estrategia han sido clasificados en: 1) a la salud humana, 2) económicos y 3) ambientales. Los riesgos a la salud están ligados a la producción y aplicación de los organismos, y no serían exclusivos de esta estrategia ya que para el control biológico aumentativo se realizan crías y liberaciones que incluso son de mayor cantidad de organismos.

En general, el riesgo de los agentes de los agentes de control biológico (ya sean exóticos o nativos) para la salud humana es muy bajo, los efectos adversos se limitan a mordeduras y picaduras ocasionales y reacciones alérgicas, pero hay muy pocos informes sobre estos efectos en la literatura. Por ejemplo, ha sido reportado un solo caso de alergia del personal que trabaja en la producción masiva de nematodos, causada por una bacteria endosimbiótica del agente (Ehler, 2003). Se sabe también que ciertos ácaros plaga y depredadores son alergénicos (Gerson et al., 2003), por lo tanto el personal involucrado en la producción y liberación de agentes en el control biológico aumentativo tiene más probabilidades de estar expuesto. Para minimizar estos riesgos se pueden introducir medidas de protección personal (De Clercq y Bale, 2011). Un insecto depredador invasivo que ha recibido cierta atención con respecto a su impacto potencial en la salud humana es *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae), que recibe distintos nombres vulgares según la región o el país, tal como “mariquita arlequín”. En el área de distribución nativa de este insecto (sureste de Asia), ha habido numerosos informes de adultos

que invaden casas y otras edificaciones para pasar el invierno, convirtiéndose en una molestia para los habitantes. Las infestaciones dentro de las casas causan problemas cuando los adultos secretan fluidos, como un comportamiento defensivo, que contienen hemolinfa y sustancias tóxicas y manchan los muebles y las paredes. La exposición a estos fluidos, en un pequeño número de casos, puede desencadenar reacciones alérgicas en personas sensibles, como rinoconjuntivitis, asma, urticaria y angioedema. Además, se ha informado que los adultos de *H. axyridis* muerden a los humanos cuando migran o se agregan en sus sitios de hibernación, probablemente como resultado de la falta de alimentos cuando la calefacción los despierta del letargo. Por lo general, estas picaduras solo causan cierta irritación, pero se ha afirmado que en personas sensibles inducen reacciones alérgicas (De Clercq et al., 2011; De Clercq y Bale, 2011).

Los riesgos económicos están asociados a introducciones que requieren los costos pertinentes, pero luego no causan el control esperado, por lo tanto, el costo supera al beneficio, o a efectos directos sobre organismos que son utilizados con fines productivos como por ejemplo fitófagos para el control de una maleza que luego atacan a una planta de cultivo (Tabla 5.1).

Tabla 5.1

Algunos casos documentados de efectos no deseados por control biológico clásico

Efecto	Especie introducida	Especie afectada	Lugar
Posible extinción global	<i>Lespesia archippivora</i>	<i>Agrotis crinigera</i>	Fiji (1900s)
Reducción en el rango de distribución	<i>Cotesia glomerata</i>	<i>Pieris napi oleraceae</i>	EEUU (finales 1800s)
Reducción de niveles poblacionales	<i>Compsilura concinnata</i>	Varias spp. lepidópteros nativos	EEUU (desde 1900)
Desplazamiento parcial de EN nativos	<i>Cales noacki</i>	Varias spp. parasitoides de <i>Aleurotuba jelinekii</i>	Italia (1980-1994)
Entrecruzamiento con EN nativos	Complejo <i>Aphelinus varipes</i>	Complejo A. <i>varipes</i>	N América, desde 1987
Invasora, ataca especies comerciales	<i>Cactoblastis cactorum</i>	Varias spp. de cactus	Méjico, EEUU, Australia

Invasora, desplazamiento de especies nativas por competencia, depredación intragremio	<i>Harmonia axyridis</i>	Varias especies de coccinélidos nativos	Numerosos países
---	--------------------------	---	------------------

Es ampliamente reconocido que los riesgos potenciales más importantes de los agentes de control biológico, principalmente exóticos, son ambientales. Se pueden identificar una variedad de posibles resultados indeseables o perjudiciales: parasitismo o depredación de especies no objetivo, desplazamiento de especies nativas por competencia y/o depredación intragremio, perturbación de las funciones del ecosistema (por ejemplo, polinización), introducción de agentes contaminantes, patógenos e hiperparasitoides, e hibridación con especies nativas. En la mayoría de los países es ilegal introducir y liberar una especie no nativa; solo se permite la introducción y la liberación después de la concesión de una autorización estatal, y para obtenerla es necesario demostrar que la liberación prevista no conducirá al establecimiento permanente (excepto cuando ese fuera el objetivo), no causará ningún daño ambiental ni ejercerá ningún efecto adverso sobre las especies autóctonas. De todos modos, los casos reportados en la bibliografía de efectos negativos sobre especies nativas, causados por especies exóticas liberadas como agentes de control biológico de plagas, no son muchos en relación a los considerados exitosos, y algunos de ellos siguen estando en discusión debido a la falta de evidencias concluyentes (van Lenteren y Loomans, 2006; De Clercq et al., 2011; Heimpel y Cock, 2018).

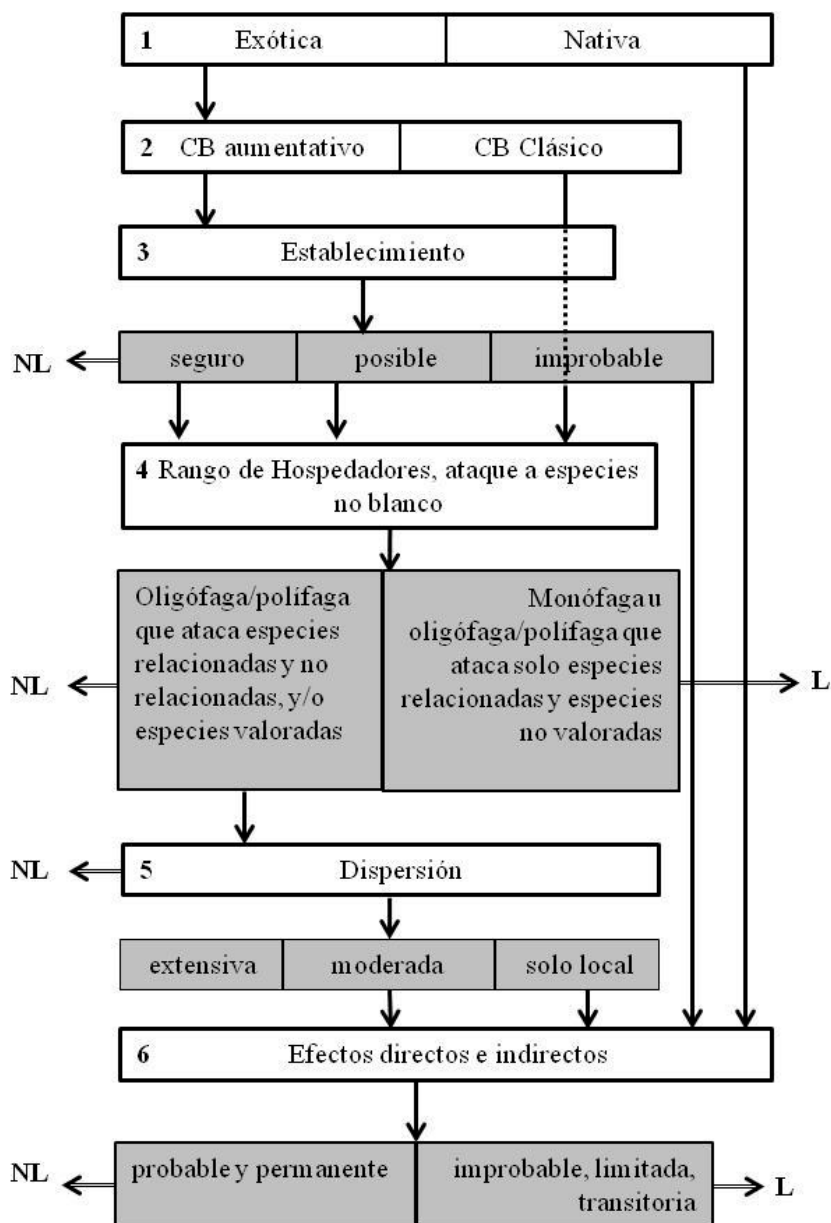
Los estudios de especificidad y otros son indispensables para evitar riesgos ecológicos y económicos. Antes de la liberación, los organismos que ingresan deben pasar por un proceso que se denomina “cuarentena”, en edificios particulares, que deben cumplir ciertos requisitos para proveer un área segura donde evitar escapes. En la cuarentena se debe confirmar la identificación taxonómica del agente de CB que se desea liberar, detectar y eliminar organismos no deseados, como hiperparasitoides, parasitoides de depredadores, otras especies fitófagas (posibles plagas) y plantas hospederas que vinieran por error en el envío; y realizar la última fase de evaluación de los agentes de CB antes de su liberación.

En las últimas décadas ha crecido el interés por definir criterios y desarrollar protocolos que permitan evaluar los riesgos ambientales de la introducción de una especie exótica (Goettel y Hajek, 2001; Louda et al., 2003; van Lenteren et al., 2006; Loomans, 2021; Cédola et al., 2020, Paula et al., 2021).

Uno de los primeros protocolos es el propuesto por van Lenteren y Loomans (2006) que contempla seis determinantes ecológicos del riesgo de la liberación de agentes de CB: 1) el origen del agente (nativo o exótico), 2) el tipo de programa (aumentativo o clásico), 3) el establecimiento, 4) el rango de hospedadores o presas, 5) la dispersión, y 6) los efectos directos e indirectos sobre el ambiente (presencia de especies competidoras, especies no blanco). El esquema de la Figura 5.1 resume los pasos de la metodología y permite analizarlos e identificar cuáles necesitan mayor conocimiento en cada sistema específico. En la Tabla 5.2 se definen los términos que aparecen en la Figura 5.1.

Figura 5.1

Esquema de la evaluación de riesgo ambiental para un agente de control biológico invertebrado



Nota. Tomado de van Lenteren y Loomans (2006). (L) liberar, (NL) no liberar. Términos específicos del esquema en la Tabla 5.2.

Tabla 5.2*Definiciones de los términos utilizados en el esquema de evaluación de riesgo*

Términos	Definición
Exótico	No nativo del área de liberación, originario de otra área geográfica
Local	Restringido a la vecindad del área blanco (<100 m)
Transitorio	Restringido solamente a la estación temporal de la liberación
Permanente	Su efecto se espera que ocurra durante varias estaciones/años
Monófagos	No ataca a otras especies (probabilidad= 1)
Oligófagos	Ataca entre 1-10 especies (probabilidad= 2 ó 3)
Polífagos	Ataca más de 10 especies (probabilidad= 4 ó 5)
Especies relacionadas	Especies del mismo género

El esquema sigue una serie de pasos basados en la probabilidad y magnitud de los determinantes ecológicos. Para cada determinante se puede asignar un índice de riesgo ambiental, que se obtiene en una matriz multiplicando la probabilidad de que ocurra por su magnitud (Tablas 5.3 y 5.4).

Tabla 5.3

Matriz de Índices de Riesgo Ecológico: establecimiento, dispersión y efectos sobre especies no blanco

			Magnitud				
ESTABLECIMIENTO (% Área)			Local	<10%	10-25%	25-50%	>50%
Probabilidad		#	2 ⁰	2 ¹	2 ²	2 ³	2 ⁴
	Muy improbable	1	p.n.	p.n.	p.n.	p.n.	p.n.
	Improbable	2	p.n.	p.n.	p.n.	p.n.	p.n.
	Posible	3	3	6	12	24	48
	Probable	4	4	8	16	32	64
	Muy probable	5	5	10	20	40	80
DISPERSIÓN (% dispersantes)			<1%	<5%	<10%	<25%	>25%
Probabilidad	distancia	#	2 ⁰	2 ¹	2 ²	2 ³	2 ⁴
	<10m	1	p.n.	p.n.	p.n.	p.n.	p.n.
	<100m	2	p.n.	p.n.	p.n.	p.n.	p.n.
	<1000m	3	3	6	12	24	48
	<10000m	4	4	8	16	32	64
	>10000m	5	5	10	20	40	80
EFECTOS SOBRE NO BLANCOS (% mortalidad sobre otras especies)			<5%	<40	>40	>40% s.p.c.	>40% s.p.l.
Probabilidad		#	2 ⁰	2 ¹	2 ²	2 ³	2 ⁴
	Muy improbable	1	p.n.	p.n.	4	8	16
	Improbable	2	p.n.	p.n.	8	16	32
	Posible	3	3	6	12	24	48
	Probable	4	4	8	16	32	64
	Muy probable	5	5	10	20	40	80

Nota. Los índices se calcularon como Probabilidad (vertical) x Magnitud (horizontal). p.n.= Factor de peso nulo; s.p.c.= supresión de la población a corto plazo; s.p.l.= supresión de la población a largo plazo. Sin color: por debajo del umbral; en color gris: por encima del umbral

Tabla 5.4*Matriz de Índices de Riesgo Ecológico para el rango de potenciales hospedadores o presas*

Probabilidad	1	muy improbable	0 especies	monófago
	2	improbable	1-3 especies	oligófago
	3	posible	4-10 especies	
	4	probable	11-30 especies	polífago
	5	muy probable	>30 especies	
Magnitud	1	minima	especie	monófago
	2	menor	género familia	oligófago
	3	moderada		
	4	mayor	orden	polífago
	5	masiva	ninguna	

Luego, se calcula un **Índice de Riesgo** sumando los valores obtenidos para cada determinante, y según el Índice de Riesgo se considere bajo, intermedio o alto (Tabla 5.5) se toma la decisión de recomendar o no la liberación del agente de control biológico (van Lenteren y Loomans, 2006).

Tabla 5.5*Valores del índice de Riesgo (IR) y decisiones sugeridas*

Índice de riesgo		
bajo	<35	Sin objeción para la liberación del agente de control
intermedio	35-	se aconseja obtener información adicional antes de tomar la decisión
	70	
alto	>70	se aconseja no liberar el agente de control

Los agentes de control biológico artrópodos generalistas se consideran inherentemente riesgosos, más que los especialistas, y han sido por lo tanto menos utilizados en el control biológico clásico. Recientemente, un panel de 47 expertos de 14 países discutió, en seis foros en línea durante 12 meses, criterios científicos para una evaluación de riesgo ambiental (ERA) que pueda utilizarse para la introducción de agentes artrópodos generalistas exóticos (Paula et al., 2021). En esta publicación, a partir de cuatro estudios de casos, se desarrolló una ERA de tres niveles que comprende 1) determinación del alcance, 2) detección y 3) evaluaciones definitivas. La ERA se basa principalmente en la consulta de expertos, con procesos de decisión en cada nivel. En la evaluación de alcance, la probabilidad de establecimiento (para Control biológico aumentativo) y los efectos potenciales se evalúan cualitativamente. Si se identifican riesgos, se lleva a cabo la evaluación de detección, en la cual se cuantifican 19 categorías de efectos (adversos y beneficiosos). Si un riesgo excede el umbral propuesto en cualquiera de estas categorías, el análisis pasa al nivel de evaluación definitiva para identificar posibles

especies no objetivo en la/s categoría/s respectiva/s. Cuando al menos una especie potencial no objetivo está en riesgo significativo, los riesgos indirectos y a largo plazo del ecosistema deben cuantificarse con datos reales o la solicitud de liberación puede ser desestimada o retirada.

El caso emblemático de *Harmonia axyridis*

La “mariquita arlequín” o “vaquita multicoloreada asiática”, *H. axyridis*, (Figura 5.2), es originaria de Asia, pero ha sido introducida intencionalmente en muchos países como agente de control biológico de plagas de insectos, en particular de áfidos y cochinillas. Se trata de un caso emblemático, ya que se considera actualmente una especie invasora cuyos efectos adversos son mayores que los beneficios.

Es un depredador superior generalista, capaz de prosperar en muchos hábitats y en amplias condiciones climáticas. En la actualidad está ampliamente distribuida en el mundo entero, se la ha registrado en 59 países y en todos los continentes salvo en Australia y en la Antártida (Camacho-Cervantes et al., 2017; Roy et al., 2016). En América del Norte y en Europa se realizaron varias introducciones, la primera en 1916 y 1927, respectivamente, para controlar áfidos en cultivos de pecán. En la Argentina, fue introducida en 1986 en Mendoza y fue detectada en Buenos Aires en 2001 (García et al., 1999; Saini, 2004).

Un efecto adverso que se menciona en la bibliografía, y llamó la atención en EEUU y Europa, es el causado por las agregaciones de individuos (Figura 5.2) en el interior de las viviendas para pasar el invierno, como lo hacen otros coccinélidos, aunque de manera más conspicua por su alta densidad, provocando molestias por manchas en las paredes y cortinas. Más importante que este es el efecto ecológico o ambiental, ya que esta especie representa una amenaza para la biodiversidad, a través de la competencia y la depredación, y en muchos países como Chile, por ejemplo, se han informado efectos adversos sobre otros coccinélidos afidófagos cuya densidad decreció significativamente (Brown y Roy, 2018; Grez et al., 2016).

Figura 5.2*Variación de la coloración de Harmonia axyridis*

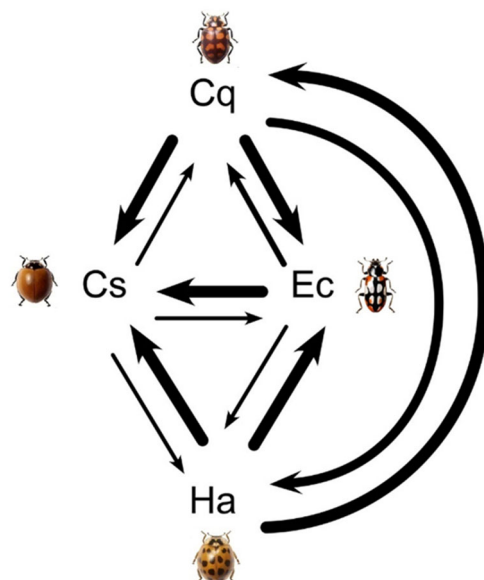
Nota. Patrones de coloración (izquierda) y agregación de los individuos (derecha) adultos.

Recientemente, un estudio utilizando metodología de ciencia ciudadana, indicó que su distribución en Argentina es amplia, abarcando 10 de 14 regiones biogeográficas, desde las Yungas hasta la Patagonia (desde 24° a 43° S y desde 71° 30' a 54° W), estando más concentrada en la región Pampeana (Werenkraut et al., 2020). En el cinturón hortícola de La Plata, esta vaquita es muy frecuente y abundante en varios cultivos (Rizzo et al., 2023), y ha sido objeto de estudio de investigadores del Grupo de Ecología de Plagas y Control Biológico del CEPAVE (CONICET-UNLP), quienes abordamos la depredación intragremio (DIG) entre especies de coccinélidos depredadores de áfidos plaga en los cultivos de pimiento y berenjena. Un interesante resultado de estas investigaciones es que *H. axyridis* es más fuerte depredadora intragremio sobre la vaquita nativa *Coleomegilla quadrifasciata* Guérin-Ménéville (Coleoptera: Coccinellidae) que viceversa (Rizzo et al. 2023), así como sobre *C. sanguinea* (Michaud, 2002) y *E. connexa* (Mirande et al., 2015) que son especies nativas muy comunes en los cultivos hortícolas (Figura 5.3).

Otro efecto negativo, al que se le está prestando atención, es el potencial daño económico a la producción agrícola, ya que se trata de un insecto omnívoro y se ha registrado alimentándose de frutos tales como uvas, manzana, durazno, ciruela, pera, calabaza y frambuesa, en América del Norte, y se considera una amenaza para la industria vinícola en varias regiones (Ameixa et al., 2019; Koch and Galvan, 2008).

Figura 5.3

Esquema de las interacciones tróficas entre coccinélidos nativos y la especie exótica Harmonia axyridis



Nota. Cq: *Coleomegilla quadrifasciata*, Cs: *Cycloneda sanguinea*, Ec: *Eriopis connexa*, Ha: *Harmonia axyridis*. El grosor de las flechas indica la intensidad de la interacción. Tomado de Rizzo et al. (2023).

Control biológico neoclásico

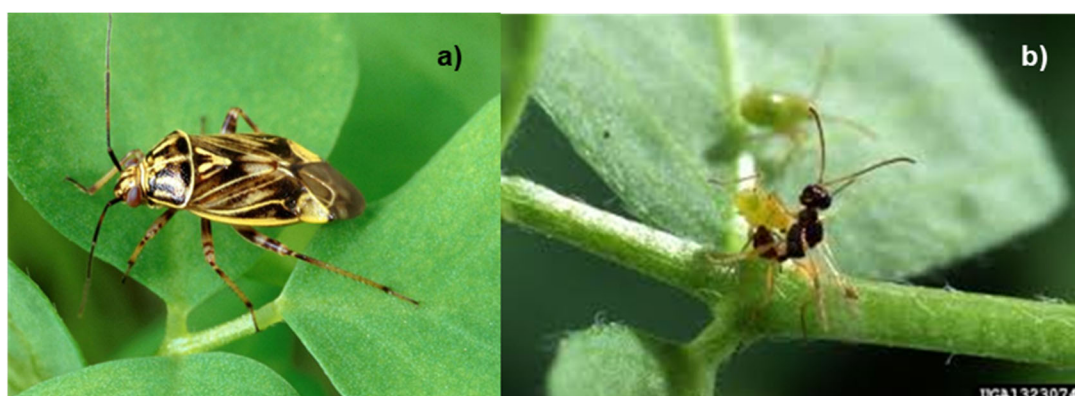
Cuando se desea controlar una plaga nativa por medio de esta estrategia, la misma se denomina **control biológico neoclásico o “de nueva asociación”**. Se introducen como agentes de control provenientes de otra región, enemigos naturales de especies emparentadas o con características ecológicas similares a las de la plaga. No hay asociación evolutiva previa entre los individuos introducidos y la plaga, por lo cual se suele también denominar a esta estrategia **“control biológico clásico de nueva asociación”**. Un ejemplo sudamericano es la introducción de un parasitoide en Colombia, proveniente de América del Norte, para controlar a la polilla nativa *Oxydia trychiata* (Guenée) (Lepidoptera: Geometridae) que se convirtió en una plaga defoliadora forestal después de la plantación de pinos exóticos. El parasitoide de huevos introducido, *Telenomus alsophilae* Viereck (Hymenoptera: Scelionidae), parasita en América del Norte a otro lepidóptero defoliador forestal, *Alsophila pometaria* (Harris), que incluso pertenece a una subfamilia diferente, cuyo rango de distribución abarca Canadá y Estados Unidos (Drooz et al., 1977).

Otro ejemplo de control biológico de nueva asociación es el de la chinche fitófaga *Lygus lineolaris* (Palisot) (Hemiptera: Miridae) en América del Norte, importando parasitoides desde

Europa (Day et al., 2003) (Figura 5.4). *Lygus lineolaris* es una plaga moderada a grave de una amplia variedad de cultivos y frutas. Las primeras investigaciones mostraron que el parasitismo de esta especie nativa por parasitoides nativos en el cultivo de alfalfa era muy bajo. En consecuencia, el USDA recolectó parasitoides de esta chinche en Europa. *Peristenus digoneutis* Loan, un pequeño parasitoide (Hymenoptera: Braconidae) de las ninfas de esta chinche, fue establecido en el noroeste de Nueva Jersey, ha continuado dispersándose en todas las direcciones excepto hacia el sur, donde probablemente está limitado por las temperaturas de verano y ha sido detectado recientemente en 8 estados y en Canadá.

Figura 5.4

Ejemplo de control biológico neoclásico



Nota. (a) Adulto de la chinche *Lygus lineolaris* y (b) el parasitoide *Peristenus digoneutis* parasitando una ninfa de la chinche.

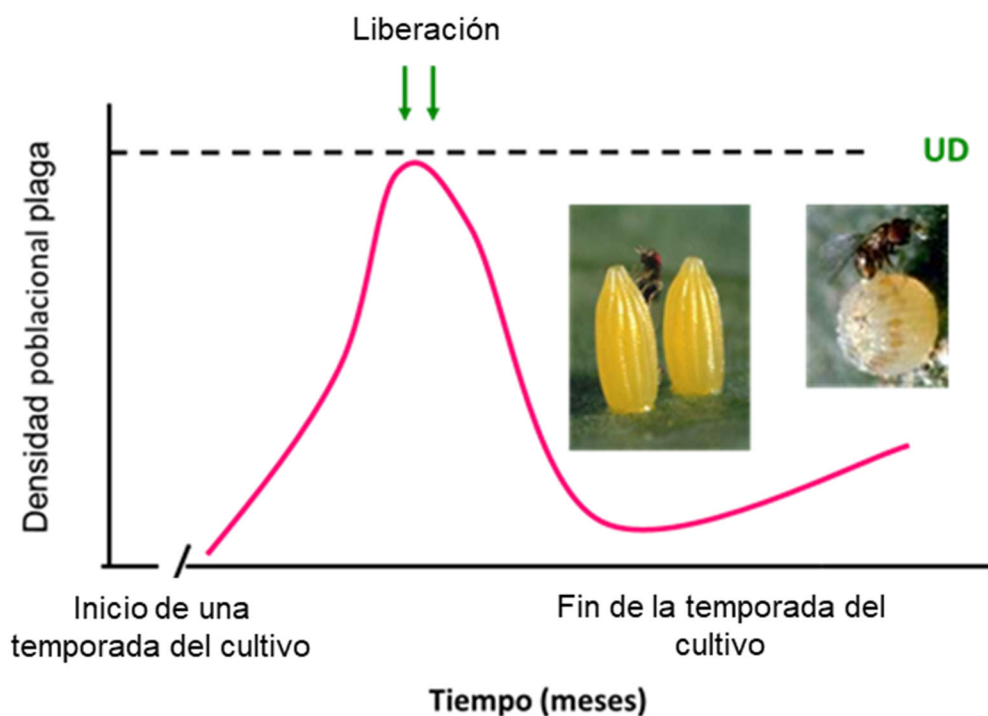
CAPÍTULO 6

Control biológico aumentativo

Generalidades

El Control biológico aumentativo (CBA) consiste en el aumento del número de individuos de especies de enemigos naturales establecidas, es decir nativas o exóticas que se han establecido en la región y están presentes en el sistema, a través de su producción en masa y liberaciones periódicas (DeBach & Rosen, 1991). Esta estrategia se ha utilizado en todo el mundo durante más de un siglo, proporcionando el control de múltiples plagas agrícolas importantes (Heimpel y Mills, 2017), y puede realizarse mediante liberaciones inundativas o inoculativas estacionales (Figura 6.1). Constituye una actividad comercial, a diferencia de las otras estrategias de control biológico.

Las **liberaciones aumentativas inundativas** consisten en la liberación de un gran número de individuos, cientos de miles, con el objetivo de disminuir drásticamente la densidad de la plaga de manera inmediata. Esta técnica se aplica para el control de plagas que tienen una o pocas generaciones al año, y se espera que los organismos liberados causen la mortalidad de manera directa, es decir que el efecto sea inmediato y no sea necesario esperar un efecto significativo de la descendencia de estos. Suele decirse que la acción es semejante a la de un insecticida químico, que actúa en el momento en que es aplicado y causa una alta tasa de mortalidad en la población de la plaga (Figura 6.2).

Figura 6.1*Técnicas de control biológico aumentativo***Figura 6.2***Esquema de una liberación inundativa*

Nota. En las fotos se observa a parasitoides *Trichogramma* spp. parasitando huevos de lepidópteros. UD: umbral de daño.

Los enemigos naturales usados como agentes de control biológico mediante esta estrategia son principalmente parasitoides de huevos. Especies de avispas muy pequeñas del género *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogramatoidea) (Figura 6.3) se usan desde hace más de un siglo, tanto en cultivos anuales como perennes para el control de lepidópteros. Un atributo clave de los parasitoides de huevos es que atacan ese primer estado de desarrollo del hospedador y lo matan, es decir que no le permiten a la plaga desarrollarse y comenzar a alimentarse, con lo cual el efecto es inmediato y localizado. Esta técnica es apropiada para controlar plagas que son

univoltinas, que tienen una generación en la temporada del cultivo, por lo tanto, requieren una única liberación.

Históricamente, lo que impulsó el desarrollo del uso de parasitoides de huevos en el control biológico de plagas fue el descubrimiento de que pueden criarse en grandes cantidades utilizando los huevos de polillas de productos almacenados, a partir de un estudio sobre la cría de *Trichogramma minutum* Riley sobre huevos de la polilla de los cereales *Sitotroga cerealella* (Oliver) (Lepidoptera: Gelechiidae) que se alimenta de granos almacenados. Esto evita criar al herbívoro hospedador en plantas vivas. La relativa facilidad con la que pueden criarse y el tiempo generacional muy corto, son las características más relevantes que han conducido a la producción comercial de parasitoides de huevos como agentes de control biológico en muchas partes del mundo (Parra y Zucchi, 2004).

El uso de *Trichogramma* spp. varía en distintas regiones, por ejemplo <3% del maíz ha sido protegido por especies de *Trichogramma* desde principios de la década de 2000 en Europa, mientras que actualmente en China se aplica para el control de lepidópteros, principalmente en maíz (en 5.500.000 ha), caña de azúcar y arroz. En las últimas décadas se han realizado desarrollos a escala industrial muy importantes en China, donde se usa tecnología compleja para manipular la diapausa, el uso óptimo de hospedadores artificiales, herramientas genéticas y métodos de aplicación novedosos. Mediante esta estrategia se liberan 225.000 avispas/ha (Zang et al., 2021). La forma de liberar los parasitoides es mediante cápsulas que contienen huevos de lepidóptero parasitados, de los cuales emergen las avispas en el campo (Figura 6.4). Las cápsulas son de diferentes materiales y formas, según el cultivo (por ejemplo, flotantes, en cultivos de arroz) y se utilizan drones, vehículos aéreos no tripulados, para liberarlas. Varias empresas europeas las fabrican y comercializan como cápsulas huecas de papel corrugado en forma de nuez (2 cm de diámetro) con aproximadamente 500 huevos parasitados de *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae) que es la polilla de la harina. Estos huevos son muy nutritivos para los parasitoides y varias especies de depredadores. Los *Trichogramma* que están en proceso de desarrollo dentro de las cápsulas son inducidos a diapausa, luego son almacenados en frío hasta por nueve meses. Este sistema permite la producción durante los meses de invierno, que luego se distribuye a los productores en verano. El proceso de ‘reactivación’, sacarlos del frío, puede ser manipulado para que las cápsulas contengan huevos con diferente grado de desarrollo, extendiendo el período de emergencia de los parasitoides y aumentando la actividad ‘residual’ de una sola aplicación aproximadamente a una semana.

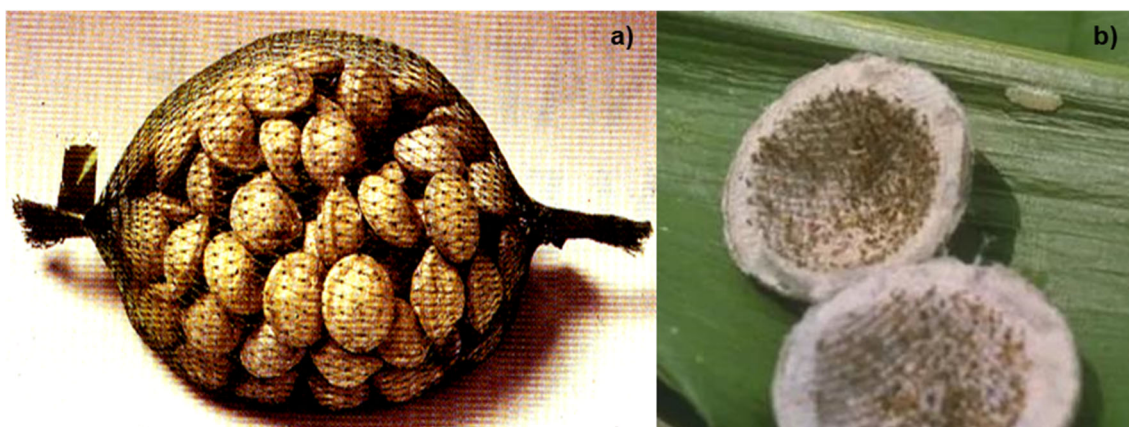
Otro caso de liberaciones aumentativas inundativas es el que se realiza con avispas parasitoides del género *Trissolcus*, como *Trissolcus basalis* (Wollaston) (Hymenoptera: Scelionidae) (Figura 6.3) que parasita huevos de la “chinche verde” *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae). En el Laboratorio de Ecología de Plagas y Control Biológico del CEPAVE, una línea de investigación es dedicada al estudio de la biología y ecología de parasitoides de la misma familia, del género *Telenomus*, también para el control de chinches, en este caso *Piezodorus guildinii* (Westwood) (Hemiptera: Pentatomidae), una plaga importante del cultivo de soja en nuestro país.

Figura 6.3*Avispas usadas mediante liberaciones aumentativas inundativas*

Nota. a) *Trichogramma* sp. parasitando un huevo de lepidóptero, b) *Trissolcus basalidis* y c)

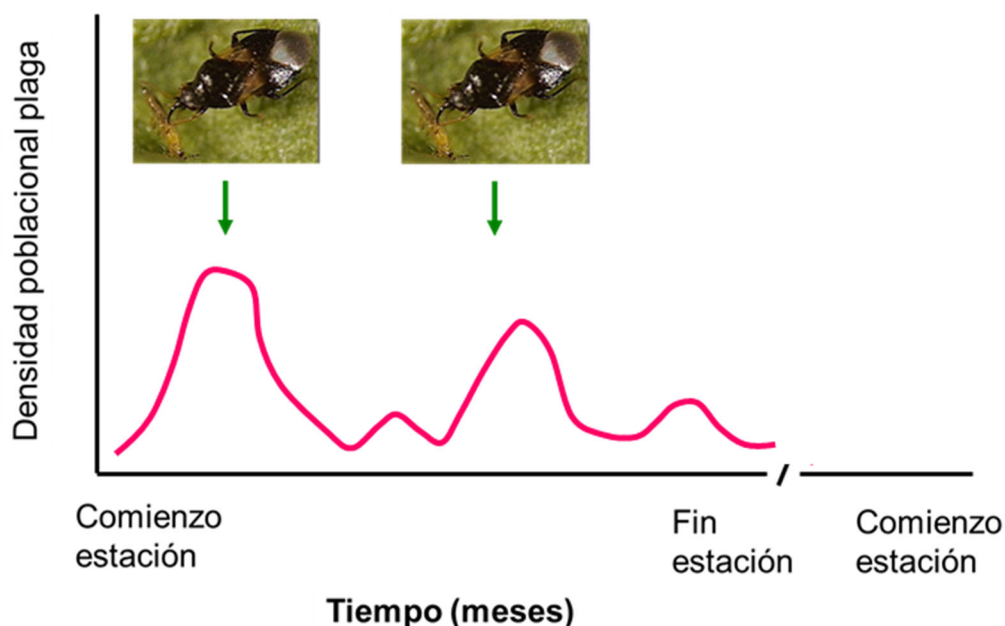
Telenomus podisi (Foto: Nitro/Divulgação Fuente:

<https://agro.estadao.com.br/inovacao/controlado-percevejo-marrom-entenda-como-vespa-brasileira-pode-ser-ferramenta-para-combate-a-praga-na-soja>) parasitando, ambas especies, huevos de chinches fitófagas).

Figura 6.4*Dispositivos mediante los cuales se liberan avispas parasitoides*

Nota. a) Cápsulas conteniendo huevos de lepidóptero parasitados con *Trichogramma* sp. para ser liberadas en el campo, b) cápsula abierta donde pueden verse los huevos parasitados. Foto D.B. Orr.

Las **liberaciones aumentativas inoculativas estacionales** consisten en la liberación de un número relativamente alto de individuos, del orden de los miles, pero menor que en las liberaciones inundativas. La mortalidad es causada principalmente por la descendencia de los individuos liberados. Requiere que los enemigos naturales que se liberan se establezcan en el sistema y el control se realiza sobre más de una generación de la plaga, es decir que el control no es inmediato pero la interacción con la población de hospedadores o presas es más durable.

Figura 6.5*Esquema de una liberación inoculativa*

Nota. En las fotos *Orius insidiosus* depredador de trips.

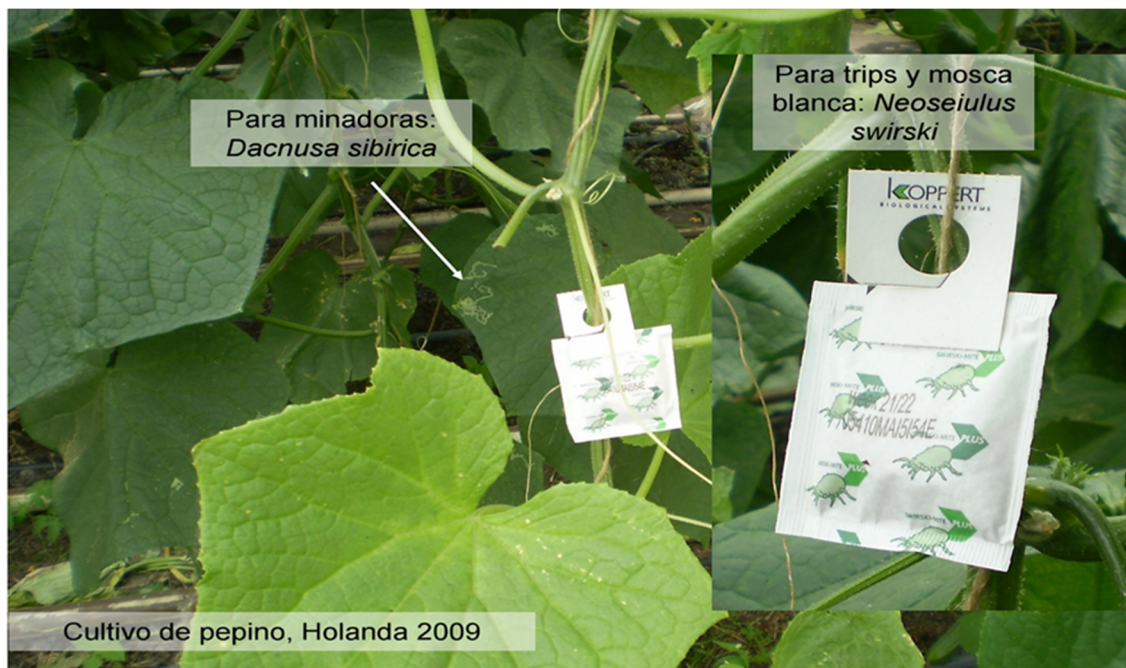
Numerosas especies de parasitoides y depredadores (van Lenteren, 2011; van Lenteren et al., 2017) se utilizan mediante esta estrategia en Europa y otras regiones del mundo, principalmente en cultivos hortícolas, frutales y ornamentales. Para su liberación se usan diferentes modalidades como tarjetas, sobres y frascos dosificadores (Figuras 6.6 y 6.7), que se comercializan por varias biofábricas en el mundo. Esta técnica se usa generalmente para controlar plagas que tienen varias generaciones superpuestas, y que pueden tener más de un incremento poblacional que alcance el nivel de daño económico, por lo cual es posible que se requiera más de una liberación a lo largo de la estación o temporada del cultivo.

Figura 6.6

Envases usados para comercializar y liberar enemigos naturales mediante liberaciones inoculativas



Nota. Envases que contienen ácaros depredadores, *Neoseiulus californicus* McGregor (Acari: Phytoseiidae) para el control de arañas.

Figura 6.7*Sobres conteniendo parasitoides y depredadores*

Nota. Parasitoide de “dípteros minadores de hoja” y un depredador de moscas blancas y trips, en cultivos de pepino en Holanda.

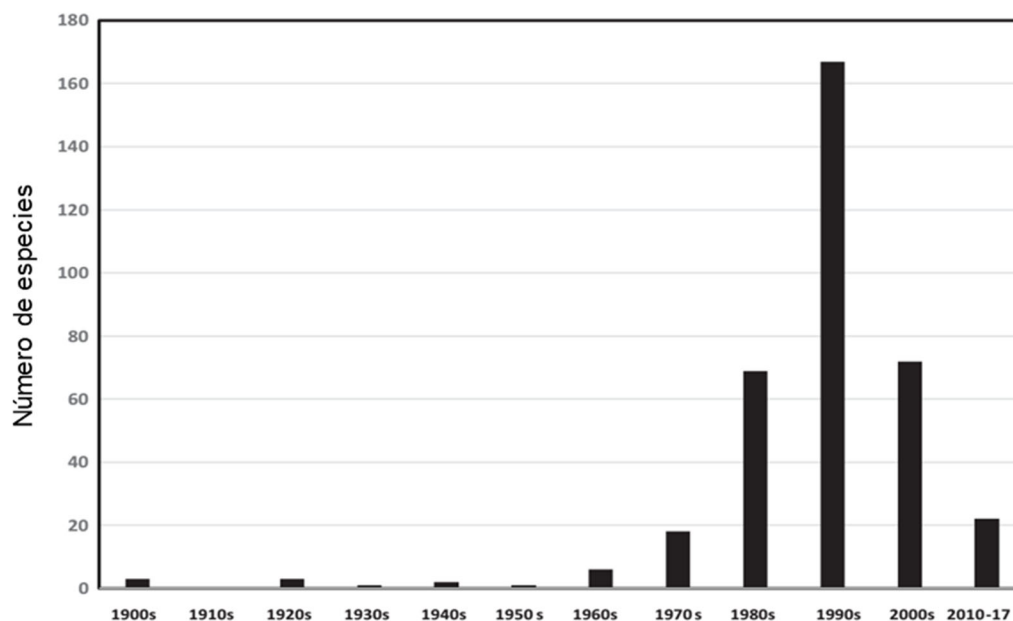
Durante el período 1970-2000, el número de enemigos naturales disponibles para el control biológico aumentativo comercial creció muy rápidamente (Figura 6.8). A partir del año 2000 y hasta la actualidad, salieron al mercado un número mucho menor de nuevos enemigos naturales. La disminución se debió en parte a varios desarrollos positivos como (1) la disponibilidad de conjuntos completos de agentes de biocontrol que manejan las plagas y enfermedades clave en invernaderos, (2) el mayor uso de depredadores generalistas y (3) la creciente popularidad de la conservación como enfoque del control biológico. Por otra parte, la reducción del control biológico aumentativo se debió a una regulación más estricta de la importación de enemigos naturales exóticos, mayores demandas relacionadas con el registro de agentes de control biológico y el párrafo de Acceso y Distribución de Beneficios en el Convenio de Diversidad Biológica que resultó en el Protocolo de Nagoya, en vigencia desde 2011. Como su nombre lo sugiere, fue adoptado en Nagoya (Japón), en la décima conferencia de las partes del Convenio de Diversidad Biológica, y es un acuerdo internacional, al cual Argentina adhiere, sobre acceso a los recursos genéticos y la participación justa y equitativa en los beneficios derivados de su utilización.

Los factores mencionados han afectado negativamente la aparición de nuevos agentes de control biológico en el mercado mundial, ya sean nativos o exóticos y en general en la mayoría de los países se someten a una evaluación de riesgos ambientales. Debido a los requisitos actuales de evaluación y registro, existe una tendencia a buscar primero agentes autóctonos o nativos, incluso cuando una nueva plaga exótica se establece.

Hasta 1970, las únicas dos especies utilizadas comercialmente en invernaderos europeos, *P. persimilis* y *E. formosa* fueron exóticas; durante el período de 1960 a 1999, fueron más las especies exóticas que se incorporaron al mercado (77) que las especies autóctonas (58). A partir del año 2000, esta tendencia cambió y por primera vez se agregaron al mercado más especies autóctonas (18) que especies exóticas (6) (van Lenteren et al., 2020).

Figura 6.8

Número de especies de enemigos naturales comercializadas para control biológico aumentativo en invernadero

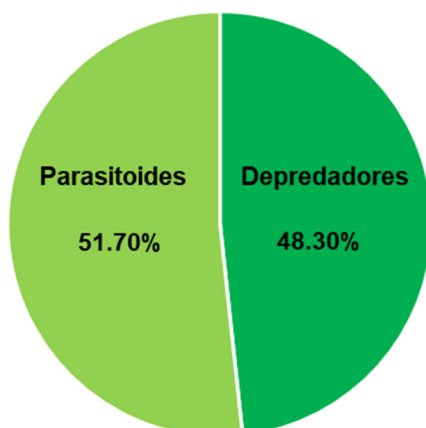


Nota. Tomado de van Lenteren et al. (2020).

Según van Lenteren et al. (2018), en 2016 se comercializaron alrededor de 350 especies de entomófagos para el CB de plagas en todo el mundo, con cierta tendencia a favor de los parasitoides (Figura 6.9). El CB aumentativo se aplica principalmente en frutales, hortalizas, cereales, maíz, algodón, caña de azúcar, soja, vid, forestales, ornamentales, flores de corte para controlar trips, moscas blancas, arañuelas y áfidos (Figura 6.10) (Tabla 6.1). Los ácaros son depredadores muy utilizados mediante esta estrategia (Figura 6.11).

Figura 6.9

Porcentaje de depredadores y parasitoides usados en control biológico aumentativo



Nota. Tomado y adaptado de van Lenteren et al. (2018).

Figura 6.10

Plagas para las cuales se utiliza, principalmente, el control biológico aumentativo inoculativo

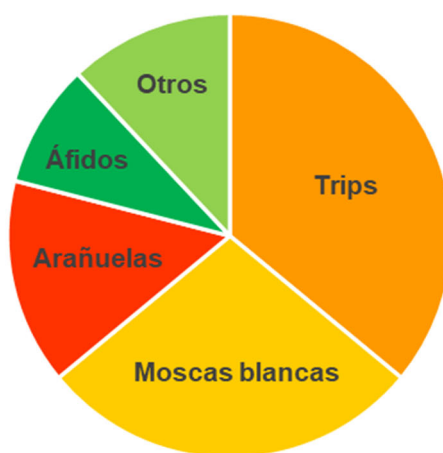


Tabla 6.1

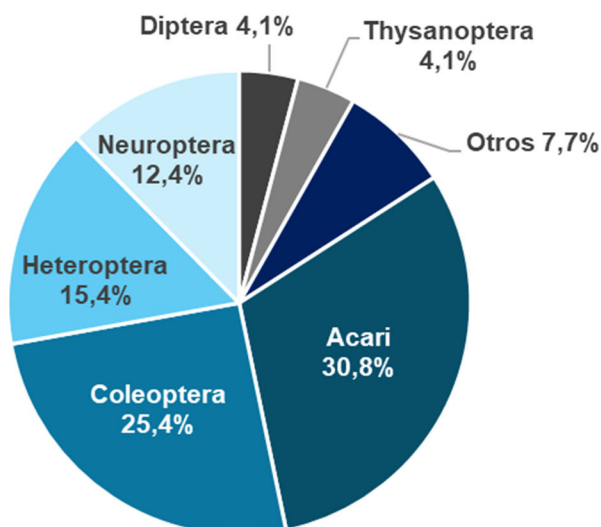
*Algunos depredadores y parasitoides comercializados para liberaciones aumentativas
inoculativas*

	Orden	Familia	Especie de enemigo natural	plaga
depredadores	Diptera	Cecidomyiidae	<i>Aphidoletes aphidimyza</i> Rondani	áfidos
	Neuroptera	Chrysopidae	<i>Chrysoperla carnea</i> Stephens	áfidos
			<i>C. externa</i> (Hagen)	áfidos
	Coleoptera	Coccinellidae	<i>Cryptolaemus montrouzieri</i> Mulzant	cochinillas
			<i>Hippodamia convergens</i> Guérin-Méneville	cochinillas
			<i>Coccinella septempunctata</i> Linnaeus	cochinillas
	Hemiptera	Anthocoridae	<i>Orius insidiosus</i> Say	trips
parasitoides	Hymenoptera	Aphelinidae	<i>Aphelinus abdominalis</i> Dalman	áfidos
			<i>Aphytis melinus</i> DeBach	cochinillas
			<i>Encarsia Formosa</i> Gahan y <i>Eretmocerus</i> spp.	moscas blancas
		Braconidae	<i>Aphidius colemani</i> Dalman	áfidos
			<i>Aphidius ervi</i> Haliday	áfidos

Dentro de los depredadores, los coleópteros, los heterópteros y los ácaros son los más utilizados (Figuras 6.11 y 6.12).

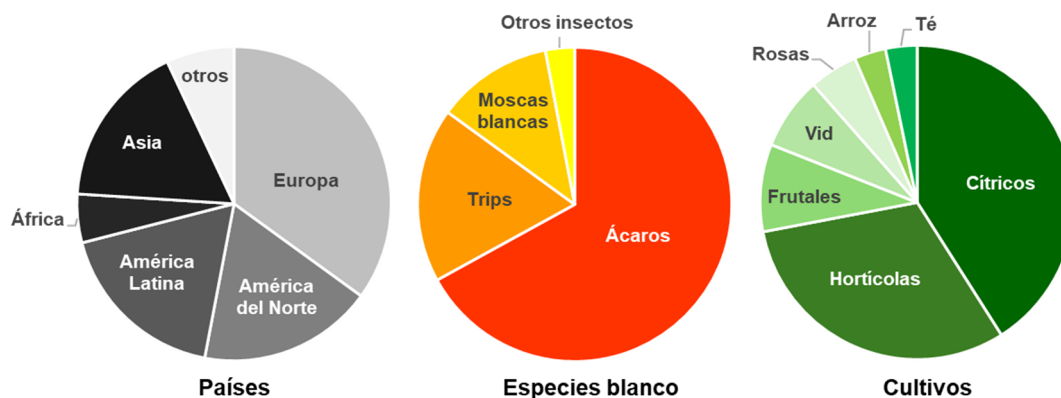
Figura 6.11

Grupos taxonómicos de depredadores más utilizados mediante control biológico aumentativo inoculativo

**Figura 6.12**

Ácaros depredadores usados en control biológico aumentativo inoculativo

Se producen comercialmente 38 especies de ácaros Phytoseiidae en el mundo (13% del total de artrópodos utilizados)



El mercado total, incluyendo macro y micro-agentes de control biológico, equivale solamente al 2% del mercado de plaguicidas químicos. La gran mayoría (75%) son producidos en pequeña o mediana cantidad por semana (1.000 a 10.000 individuos / semana), mientras que un 25% (100.000 a millones por semana) se producen a gran escala. Los mercados más importantes están en Europa (Holanda, UK, Francia, España, Italia) principalmente entomófagos, y América del Norte (principalmente entomopatógenos). Asia también tiene un mercado muy considerable, mientras que en América del Sur y África el mercado es menor (Cock et al., 2009).

En América Latina los enemigos naturales utilizados mediante liberaciones aumentativas son tricogramátidos, un virus y hongos entomopatógenos para el control de lepidópteros en cultivos extensivos; y parasitoides de huevos de chinches (Tabla 6.2).

Tabla 6.2

Programas de control biológico aumentativo en América Latina en el año 2000

Enemigo natural	Plaga y cultivo	Área bajo control biológico (ha)
<i>Trichogramma spp.</i>	Lepidópteros en maíz, algodón, caña de azúcar y tabaco	1.5 millones Méjico
<i>Trichogramma spp.</i>	Lepidópteros en cereales, algodón, caña de azúcar y pasturas	1.2 millones, América Latina
AgMNPV virus	Soja	1 millón, Brasil
Hongos entomopatógenos	Lepidópteros en pasturas, yuca y hortalizas	0.695 millones, América Latina
Hongos entomopatógenos	Barrenador del café o gorgojo del café, en café	0.55 millones, Colombia
Hongos entomopatógenos	Lepidópteros en plantaciones de ricino o palma	0.13 millones, Colombia
<i>Cotesia sp.</i>	Taladrador del tallo en caña de azúcar	0.4 millones, América Latina
<i>Orgilus sp.</i>	Polilla de la yema apical del pino	0.05 millones, Chile
Parasitoides de huevos	Chinches en soja	0.03 millones, América Latina

Nota. Tomado y adaptado de van Lenteren et al. (2020).

La superficie bajo control biológico aumentativo ha ido creciendo en América Latina y el Caribe, y fue estimada en alrededor de 31.300.000 ha en el año 2018, en 27 países de la región (van Lenteren et al., 2020).

Como ya mencionamos, esta estrategia requiere la cría masiva de depredadores y parasitoides, y el grado de dificultad que posee una especie para ser criada bajo condiciones controladas es muchas veces un factor crucial para su uso comercial como agente de control biológico.

Crías masivas de parasitoides y depredadores

Las crías de enemigos naturales pueden tener distintos objetivos:

- Ensayos de investigación, es decir para realizar experimentos de laboratorio o a semicampo y campo.
- Liberaciones para un establecimiento permanente, que se realizan en el caso del control biológico clásico o neoclásico.
- Liberaciones periódicas inundativas o inoculativas.

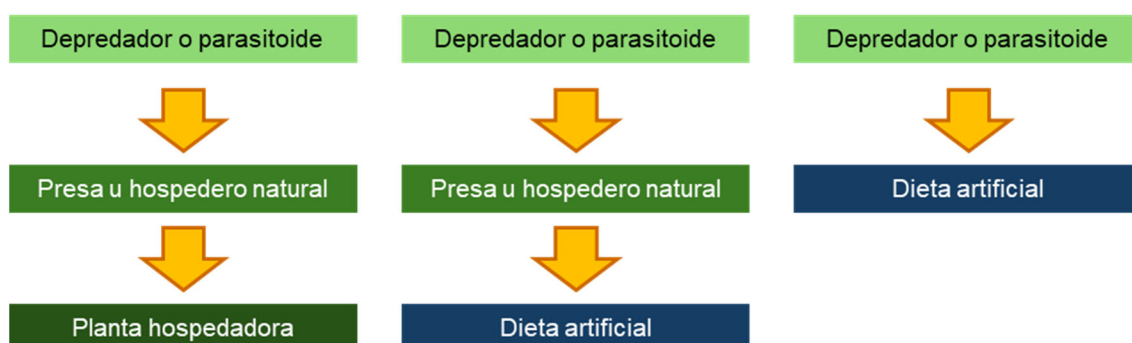
En todos los casos es necesario producir individuos de “buena calidad”. En el caso de las liberaciones aumentativas inundativas o inoculativas, un gran número de individuos (entre cientos/miles o miles/millones, respectivamente) deberán estar disponibles en el momento oportuno para su liberación. Por otra parte, una característica importante de las crías masivas es su costo económico, que debe ser bajo para que la estrategia sea factible y puedan acceder a ella productores de diferentes recursos.

Para tener una cría masiva adecuada y disminuir los costos se pueden usar algunas estrategias (Figura 6.13):

- Tratar de criar al EN sobre su hospedador o presa en forma económica. Si esto no es posible se busca un hospedador o presa alternativo (también suele utilizarse una planta alternativa para el hospedador o presa).
- Cambiar la dieta natural del hospedador por una dieta artificial. Puede causar problemas de calidad. Las dietas para Lepidópteros y Dípteros son las más comunes. En general se componen de germen de trigo, caseína, vitaminas, antibióticos, conservantes.
- Realizar la cría del EN sobre dieta artificial. Tiene poco desarrollo. Se han criado ecto y endoparasitoides y depredadores (*Trichogramma* spp. y *Chrysoperla* spp.)

Figura 6.13

Reemplazo de insumos para la cría masiva de un enemigo natural



Algunos ejemplos son: para el parasitoide *Muscidifurax zaraptor* Kogan and Legner (Hymenoptera: Pteromalidae) que se usa para controlar moscas se ha probado extracto pupal, yema de huevo y leche en polvo (Fanti y Vinson, 2000); para los parasitoides de huevos de

lepidópteros *Trichogramma galloi* Zucchi y *T. pretiosum* (Riley) (Hymenoptera: Trichogrammatidae), hemolinfa de larvas de *Heliothis zea* (Boddie) (Lepidoptera: Noctuidae), yema de huevo, leche, suero fetal bovino, extracto de huevos de *Heliothis* (= *Cloridæ*) *viridescens* (Fabricius) (Lepidoptera: Noctuidae) y estreptomycin (Consoli y Parra, 1997); para ácaros depredadores, dietas en base a polen o con polen como suplemento como NUTRIMITE (polen de *Typha angustifolia* L., Poales, Typhaceae, y también dietas en base a ácaros de productos almacenados (Asgari et al., 2020).

La calidad de los individuos de una cría masiva depende del genotipo, la nutrición y el ambiente de cría y puede evaluarse periódicamente teniendo en cuenta algunos criterios:

- Fertilidad
- Longevidad del adulto
- Tasas de parasitismo
- Proporción de sexos
- Peso pupal

La fecundidad, longevidad y tasa de parasitismo deben mantenerse cercanas a las que han sido determinadas como máximas en condiciones óptimas para la especie, la proporción de sexos no se debe sesgar hacia los machos. El peso pupal en algunos casos sigue una relación lineal directa con la fecundidad, por lo cual debe mantenerse también en el máximo para la especie.

Por último, los principales problemas que suelen tener las crías masivas están relacionados con:

- Contaminación por bacterias o virus.
- Competencia intraespecífica, canibalismo, por falta de alimento o condiciones de hacinamiento.
- Problemas de comportamiento, como por ejemplo disminución de cópulas por no tener suficiente espacio para el vuelo y disminución de la oviposición por carecer de sustratos adecuados.
- Técnicas de manipulación.
- Genética: diferentes líneas del hospedador pueden afectar el desarrollo de parasitoides. Se recomienda recolonización de las crías para evitar depresión por endogamia (disminución de tamaño, fecundidad, longevidad).
- Cambios en la proporción de sexos: grado de apareamiento, tamaño y edad del hospedador, alta temperatura. Algunos parasitoides depositan huevos que dan machos en hospedadores pequeños.

CAPÍTULO 7

Control biológico por conservación

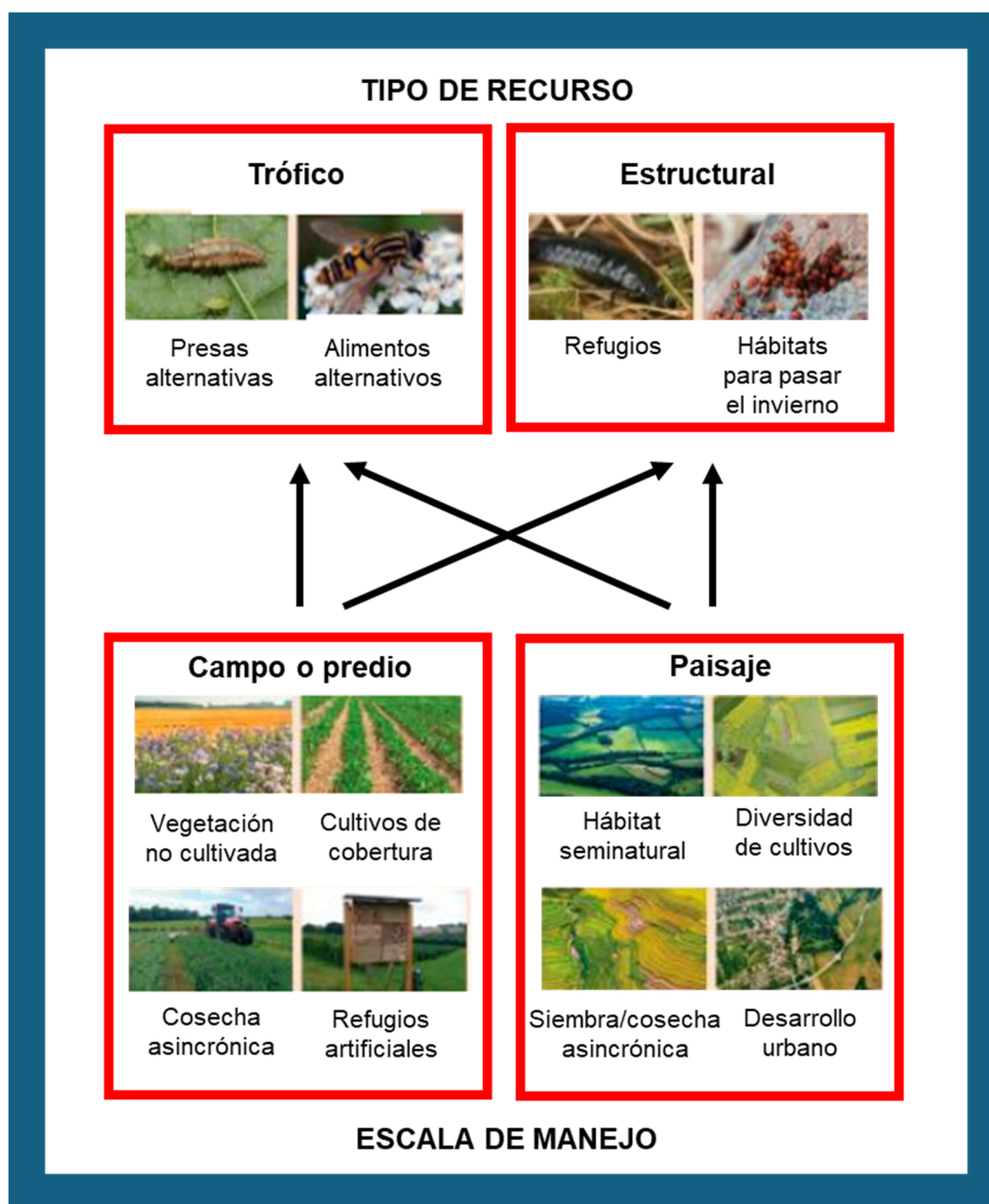
Generalidades

El control biológico por conservación implica el manejo del hábitat para favorecer la supervivencia, fecundidad, longevidad y comportamiento de los enemigos naturales, a fin de aumentar su efectividad (Barbosa, 1998). Desde el punto de vista ecológico, ambiental y económico, el control biológico por conservación se promueve actualmente a nivel mundial como una estrategia prometedora para controlar plagas y evitar las desventajas del uso de insecticidas (Shields et al., 2019; Snyder, 2019; Haan et al., 2020; Holand et al., 2020; Iuliano y Gratton, 2020; Tooker et al., 2020). Por otra parte, evita la dependencia de insumos biológicos, lo que puede ser una estrategia adecuada para su uso masivo por muchos agricultores de escasos recursos. Este tipo de CB constituye un cambio del actual enfoque “curativo” dominante para el control de plagas, centrado en el uso de plaguicidas una vez que surgen problemas de plagas, a un paradigma que se basa en la conservación de la biodiversidad para prevenir o controlar el crecimiento poblacional de especies perjudiciales.

Para aplicar este tipo de CB, es necesario considerar que los depredadores y parasitoides tienen requerimientos de recursos provenientes de las plantas. Poseen, además, una variación considerable en su historia de vida, que incluye amplitud de la dieta, movilidad, voltinismo, longevidad, y requisitos de hábitat. En consecuencia, los recursos particulares para estos enemigos naturales, así como las escalas espacial y temporal de tales recursos, son muy dependientes del contexto de cada sistema productivo. Los depredadores y parasitoides dependen de dos amplias categorías de recursos para llevar a cabo sus ciclos de vida: recursos tróficos y recursos estructurales. Los recursos tróficos incluyen, además de las plagas de los cultivos, presas alternativas y otros alimentos, como néctar floral y polen. Los recursos estructurales incluyen tanto refugio ante perturbaciones puntuales, como sitios de oviposición y de hibernación (Shields et al., 2019; Iuliano et al., 2020) (Figura 7.1).

Figura 7.1

Recursos para los enemigos naturales y escalas de manejo para el control biológico por conservación



Nota. Tomado y adaptado de Iuliano y Gratton (2020).

Por otra parte, debido a que los enemigos naturales son móviles, atraviesan múltiples parches de recursos dentro y/o entre generaciones, y las poblaciones pueden beneficiarse de la capacidad de adquirir recursos de múltiples parcelas del mismo hábitat, o de distintos hábitats. Además, para muchos artrópodos los requisitos de recursos tróficos o estructurales pueden variar a lo largo de las etapas o estaciones de la vida. Por ejemplo, una avispa parasitoide se alimenta y desarrolla dentro de una oruga durante su etapa larvaria, pero requiere del néctar como recurso en el estado adulto, y algunos depredadores que se alimentan sobre vegetación

herbácea como larvas y adultos durante las épocas cálidas, se agregan en áreas boscosas para invernar como adultos. En este sentido, es importante reconocer la relevancia del movimiento de individuos desde la vegetación a los cultivos y viceversa para el acceso continuo a los recursos y la persistencia de la población en el sistema.

En cuanto a la disponibilidad temporal de recursos, en agroecosistemas simplificados con uno o pocos cultivos anuales, como los sistemas hortícolas, durante una parte significativa del año o temporada de crecimiento (por ejemplo, antes de plantar o después de la cosecha), es probable que ocurra escasez de los mismos para los enemigos naturales que necesitan recursos durante largos períodos de tiempo (Ostfeld y Keesing, 2000; Yang et al., 2008). En contraste, los sistemas diversificados y/o perennes pueden incluir múltiples tipos de vegetación cultivada o no cultivada con diferentes fenologías, proporcionando recursos más continuos a lo largo del tiempo (Figura 7.2).

Al mismo tiempo, existen dos escalas relevantes para el/la agricultor/a que realiza el manejo temporal de recursos en agroecosistemas: dentro de una parcela de cultivo (nivel de cultivo) y en múltiples parcelas o lotes y áreas adyacentes no cultivadas (nivel de paisaje). Los mantillos vivos, cultivos de cobertura, cultivos de relevo, y mejoras estructurales como refugios para pasar el invierno, tienen el potencial de generar o aumentar la continuidad temporal de los recursos para enemigos naturales a nivel o escala de cultivo. A nivel del paisaje, la diversidad de cultivos y el “hábitat seminatural” o vegetación no cultivada alrededor de ellos, son las características más a menudo consideradas para mejorar el crecimiento de las poblaciones de enemigos naturales y los resultados del control de plagas (Iuliano et al., 2020).

En una publicación reciente sobre la historia, situación actual y desafíos del control biológico por conservación, Shields et al. (2019) plantearon que satisfacer la creciente demanda mundial de productos agrícolas requiere el desarrollo y uso de estrategias ecológicas, que permitan una intensificación sostenible basada en los servicios de los ecosistemas, y un componente importante de este enfoque es el control biológico por conservación. Las técnicas utilizadas para lograr este tipo de control biológico se basan comúnmente en el manejo de los patrones de vegetación a escala local o a una escala más amplia, y la gestión de dicha vegetación también ofrece la posibilidad de proporcionar a la agricultura servicios ecosistémicos adicionales como la polinización y la captura de carbono. Estos autores indicaron que, a pesar de estas características atractivas, el control biológico por conservación sigue estando infrautilizado e identifican como barreras para la adopción la relativa complejidad de la estrategia y los desafíos que ofrece la evaluación económica clásica, así como las percepciones y la comunicación. En los últimos años esta estrategia se ha respaldado con investigación empírica en contraste con conceptos anteriores, bien intencionados pero simplistas, que consideraban que cualquier incremento en la diversidad vegetal resultaría beneficioso. Las estrategias exitosas requieren un adecuado conocimiento de la ecología de las plagas, de los enemigos naturales y de las interacciones con el cultivo, el predio productivo y el paisaje, sin desconocer los aspectos culturales locales.

Ramsden et al. (2015) evaluaron la importancia relativa de presas alternativas, recursos florales y hábitat de hibernación proporcionados por la vegetación natural a enemigos naturales

de pulgones en trigo, manipulando el tipo de vegetación presente, y encontraron que los recursos florales tuvieron el efecto más significativo sobre las tasas de parasitismo de la plaga, así como la abundancia de coccinélidos y crisopas. En otro estudio, Fonseca et al. (2017) investigaron la interacción entre plantas de tomate, la planta *Bidens pilosa* L. (Asteraceae) una maleza común en Brasil y Argentina, y el coccinélido *C. sanguinea* un depredador importante de pulgones. Los depredadores ocurrieron en *B. pilosa* en el campo, independientemente de la presencia de pulgones, confirmando que obtuvieron de las plantas algún beneficio además de presas. Los depredadores fueron atraídos por volátiles de la planta en floración, y volátiles de plantas de tomate en floración combinadas con *B. pilosa*, más que por volátiles de plantas de tomate solas. En ausencia de pulgones, la supervivencia de los adultos fue mayor en una combinación de ambas plantas que en las plantas de tomate solas. Estos resultados muestran que el manejo de una planta abundante en cultivos agrícolas tiene potencial para aumentar el control de plagas. Por otra parte, Bueno (2009) ha demostrado que esta planta también es utilizada por el depredador de trips, el hemíptero *O. insidiosus*, que pone más huevos, y sus ninfas sobreviven más tiempo sobre ella que sobre poroto, tomate, pepino y pimiento. La oviposición de especies de *Orius* depende además de la calidad de la planta como recurso para la descendencia (Pascua et al., 2019; Lundgren et al., 2008).

En función de lo mencionado anteriormente, para implementar esta estrategia es necesario:

1. Conocer la diversidad vegetal funcional para los depredadores y parasitoides claves en el sistema, es decir, identificar las plantas que aportan requerimientos de alimentos alternativos como polen y néctar, refugio y sitios de oviposición;
2. identificar presas u hospedadores alternativos y plantas alternativas para estos;
3. caracterizar el posible efecto de la variedad de cultivo sobre el desempeño de los enemigos naturales;
4. reducir los regímenes de disturbio, tales como la frecuencia de aplicaciones de plaguicidas químicos;
5. determinar los efectos de la diversidad vegetal a escala de predio y de paisaje.

A nivel local, del cultivo y el predio productivo, los herbívoros y sus enemigos naturales responden a patrones localizados de densidad de plantas, estructura de la vegetación y diversidad de especies o cultivares, así como a la presencia de presas, otros alimentos alternativos y refugio. A nivel regional, el paisaje determinado por un mosaico de vegetación cultivada, tierra sin cultivar, ambientes urbanos, tierra arbolada, etc., influye sobre la distribución de alimento y refugios para las plagas y sus enemigos naturales, determinando patrones de colonización.

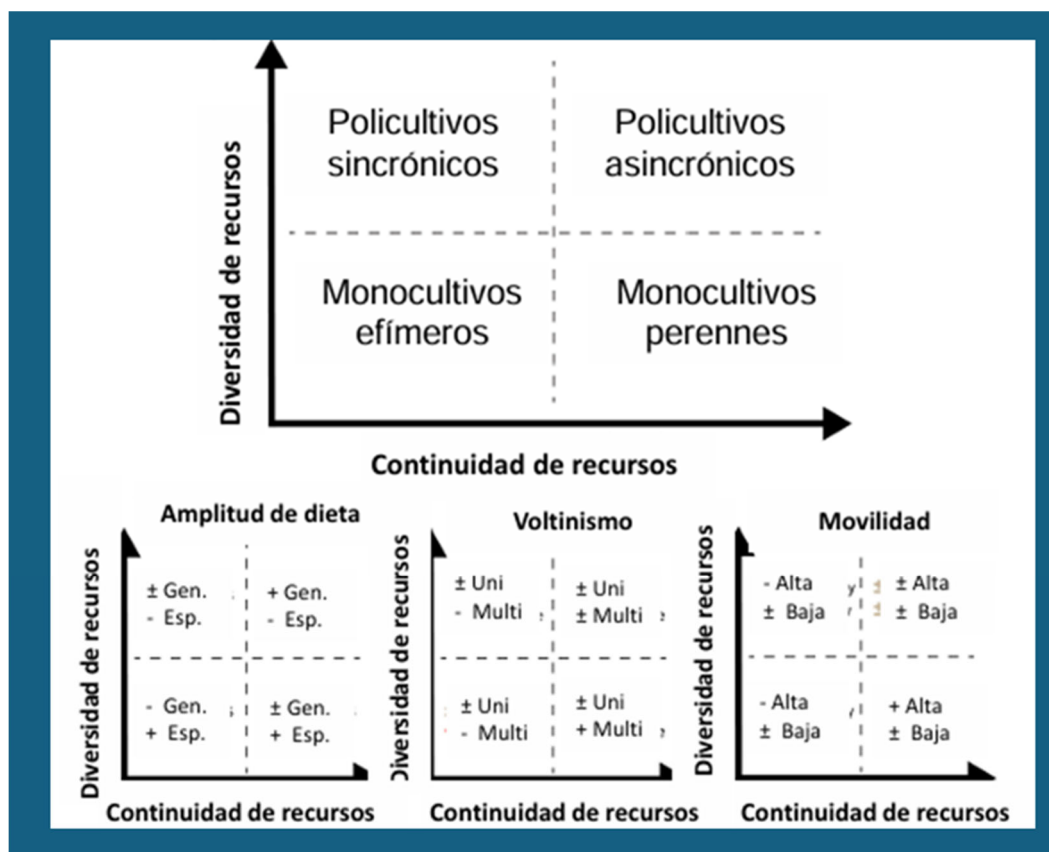
Técnicas para el control biológico por conservación

- Aumento de la diversidad vegetal funcional para mejorar el desempeño de los enemigos naturales.
- Provisión de fuentes de alimento alternativos.
- Uso de variedades que favorezcan el desempeño.
- Provisión de refugios y sitios de oviposición.
- Prevención de movimiento y emigración.
- Promoción de sincronía plaga-enemigo natural.

- Promoción de colonización temprana.
- Uso de plaguicidas selectivos
- Reducir la frecuencia de aplicaciones químicas.

Figura 7.2

Marco para analizar el uso de recursos por los enemigos naturales



Nota. El esquema considera diversidad y continuidad de los recursos, y también características de la historia de vida de los enemigos naturales. Tomado y adaptado de Iuliano y Gratton (2020).

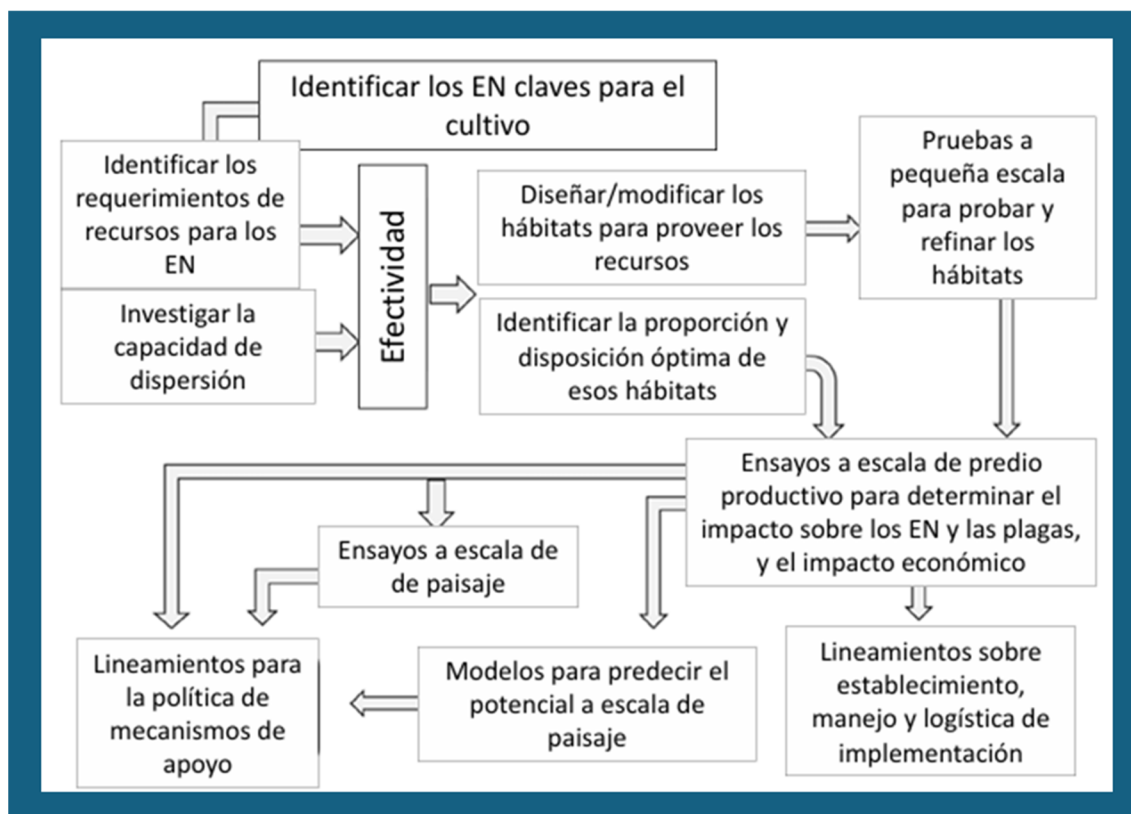
En cuanto a la disminución de factores adversos es necesario considerar el uso de plaguicidas químicos, analizando la selectividad Torres y Bueno (2018), que puede ser fisiológica (menos tóxico para el enemigo natural que para la plaga) o ecológica, como la existencia de refugios para el enemigo natural, uso de plaguicidas de bajo poder residual, uso de franjas trampa para atraer herbívoros y aplicar localmente, aplicaciones durante los estados de desarrollo menos susceptibles y menor frecuencia de aplicación.

Los plaguicidas químicos pueden tener efectos letales sobre los enemigos naturales, o subletales. Estos últimos implican una disminución de la fecundidad, retraso del tiempo de desarrollo, reducción de la viabilidad de huevos y disminución de la tasa de consumo, entre otros efectos negativos para su crecimiento poblacional. La IOBC posee un grupo de trabajo denominado “Productos Fitosanitarios y Organismos Beneficiosos”, constituido en el año 1974, que estableció protocolos para la evaluación de la selectividad de EN frente a los agroquímicos.

Como síntesis, la generación de conocimientos para la manipulación del hábitat requiere investigación local del sistema, de sus componentes e interacciones particulares. Como guía para el desarrollo de programas de control biológico por conservación, Holland et al. (2020) sugieren un esquema muy útil para identificar los aspectos más relevantes de esta estrategia (Figura 7.3). En el Capítulo 10, se describen algunos avances en esta estrategia en la Argentina.

Figura 7.3

Esquema de protocolo para la implementación del control biológico por conservación

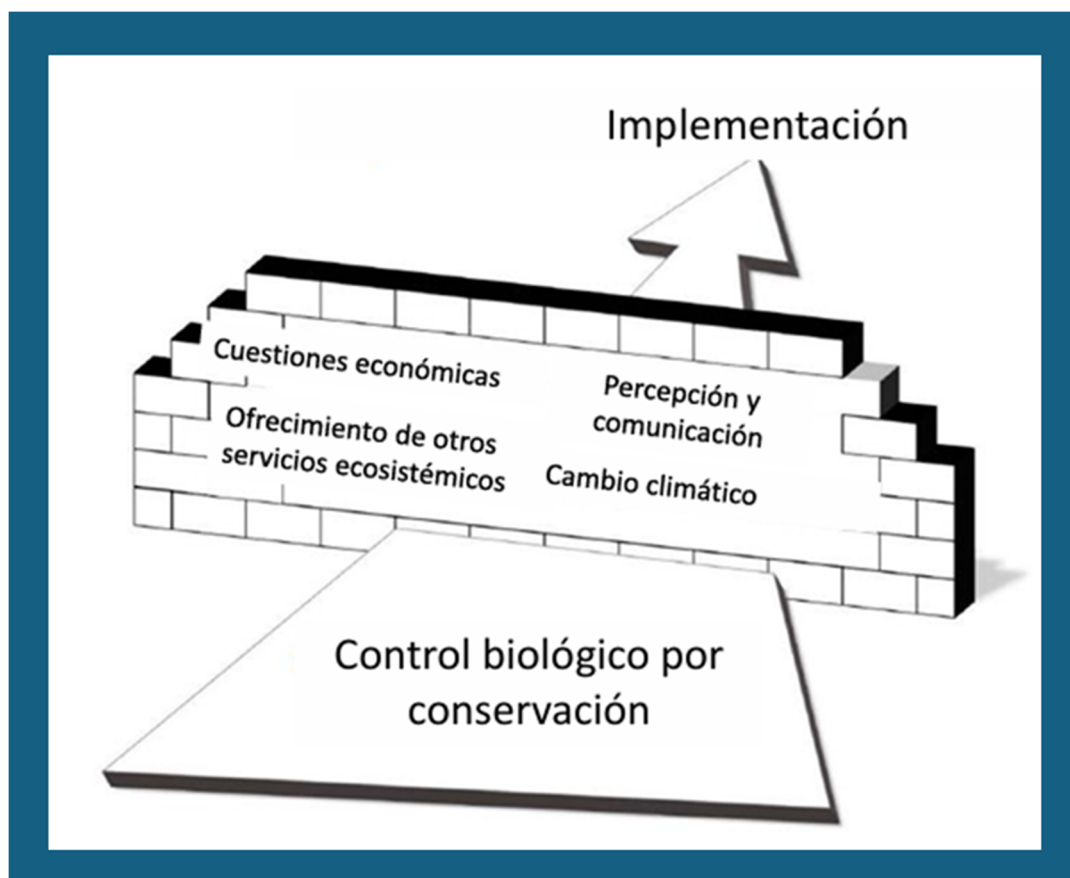


Nota. Tomado y adaptado de Holland et al. (2020).

La implementación del control biológico por conservación depende, además, de condicionantes locales tales como factores económicos, la percepción del riesgo para los productores, la posibilidad de que el control de plagas mediante esta estrategia esté acompañado por otros servicios ecosistémicos como la polinización, o el uso de plantas silvestres con fines culinarios, medicinales o cosméticos, por ejemplo, y el efecto del cambio climático sobre el impacto de las poblaciones de herbívoros y enemigos naturales (Figura 7.4).

Figura 7.4

Factores determinantes de la implementación del control biológico por conservación a nivel local



Nota. Tomado y adaptado de Shields et al. (2019).

CAPÍTULO 8

Criterios de selección de agentes de control biológico

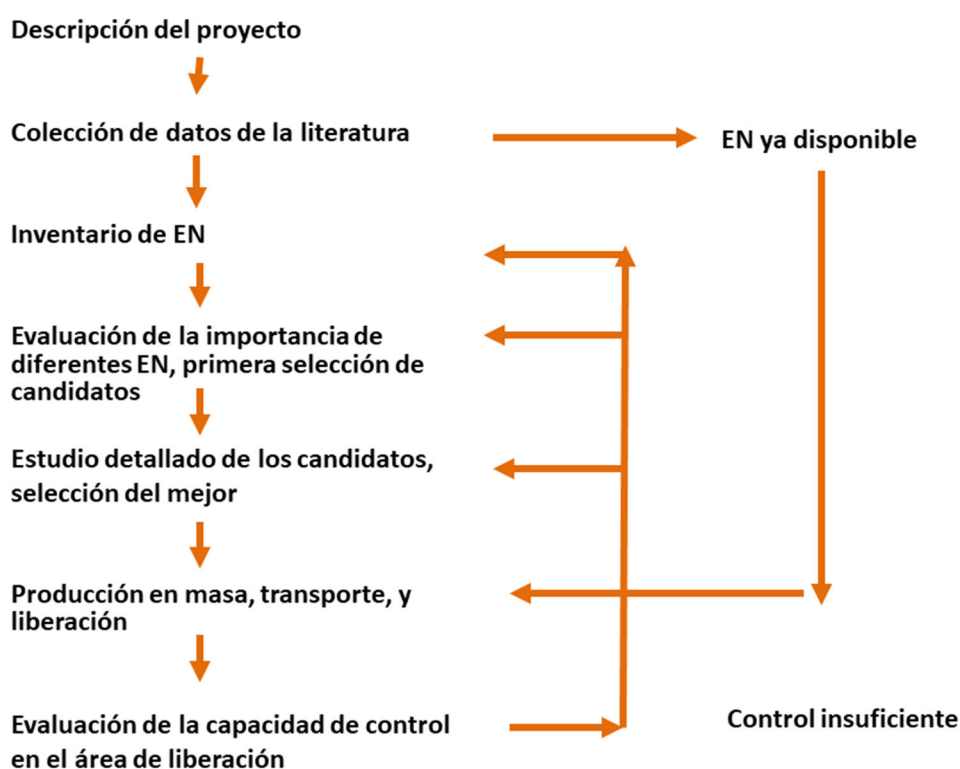
Generalidades

El desarrollo de un programa de control biológico conlleva una serie de fases o pasos de modo de poder seleccionar, entre las múltiples especies de enemigos naturales que atacan a una plaga, uno o unas pocas de ellas como agentes de biocontrol. van Lenteren y Manzaroli (1999) propone seguir un esquema similar al de un proceso tecnológico, aplicable principalmente a programas de control biológico clásico o aumentativo (Figura 8.1). La selección de un agente de biocontrol comienza con la búsqueda de información sobre las especies involucradas, es decir, de la plaga y sus enemigos, documentada en diversos soportes (bibliográfico, publicaciones periódicas, bases de datos electrónicas, etc.). Esto tiene dos propósitos: 1) conocer si existe un programa de control biológico ya disponible para la plaga en cuestión y evaluar la posibilidad de adaptarlo al objetivo del proyecto, o bien 2) realizar un inventario o lista de especies reportadas como enemigos de la plaga. En el primer caso, el proceso de desarrollo del programa se acorta bastante, ya que se puede proceder, luego de realizar algunos estudios complementarios en caso de ser necesario, a la producción en masa del enemigo disponible y su aplicación en el cultivo. Cabe mencionar que esta vía acortada de selección de agentes podrá emplearse solamente bajo determinadas circunstancias y, en particular para un programa de control biológico clásico, se deberán tener en cuenta las normativas vigentes de importación y liberación de especies exóticas y de protección de la biodiversidad (Paula et al., 2020). Continuando con el inventario, éste puede completarse con trabajos de campo para corroborar la presencia de las especies reportadas en la bibliografía para la región de estudio o incluso, actualizarlo a partir de la detección de nuevos registros. De este listado, se procederá a una primera selección de candidatos, en base a estudios detallados sobre sus atributos biológicos (adaptación climática, duración del ciclo de vida, fecundidad, etc.) e interacciones ecológicas que ejerce con la plaga y otros enemigos del complejo (respuesta denso-dependiente, eficiencia de búsqueda de presas u hospedadores, depredación secundaria, hiperparasitismo, competencia e interacción

intragremio, entre otras). En esta instancia se realizan estudios en el laboratorio y se inician las primeras pruebas de su acción en el campo, bajo condiciones controladas (Bellefeuille et al., 2019). Atravesadas estas etapas, se podrá tener un primer diagnóstico del potencial del enemigo natural seleccionado para reducir la población de la plaga (Bouvet et al., 2021; Kalile et al., 2020). A posteriori, el siguiente paso es obtener un protocolo de cría para producir grandes cantidades del agente, y métodos de almacenamiento y de transporte para la entrega del bioinsumo a los agricultores (Morales-Ramos et al., 2014). Este punto también es clave, ya que la facilidad de cría y transporte son factores limitantes a la hora de poder proveer estos agentes en condiciones adecuadas al productor. La evaluación de la eficiencia de control de la plaga por parte del enemigo en los cultivos constituye la última fase del proyecto, la cual permitirá concluir sobre su aptitud en reducir los daños ocasionados por la plaga. En caso de resultar en un control ineficiente, el proyecto puede reiniciarse en cualquiera de las etapas en que se hayan detectado fallas.

Figura 8.1

Fases del desarrollo de un proyecto de CB clásico o aumentativo



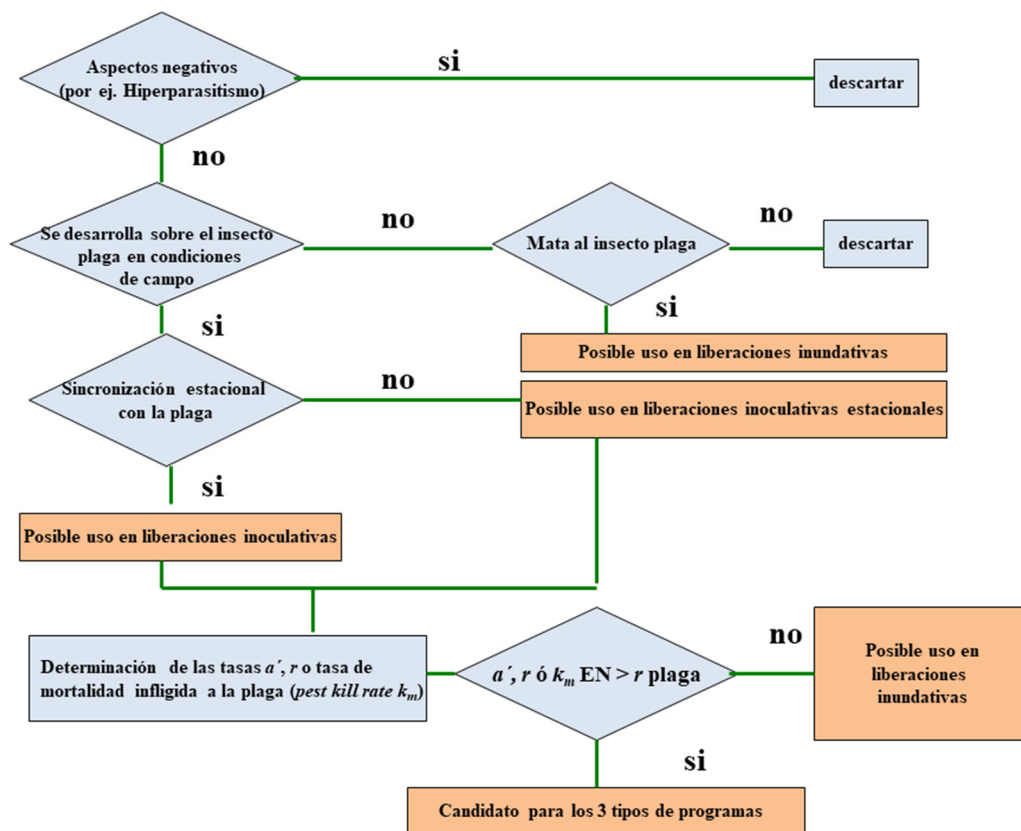
Nota. Tomado y adaptado de van Lenteren y Manzaroli (1999)

Las primeras cinco fases del esquema pueden ser aplicadas para desarrollar un agente para programas de control biológico por conservación, ya que se requiere, al igual que con las otras dos estrategias, conocer la biología, la interacción con otros niveles tróficos y la acción de control del enemigo sobre la plaga.

Para las etapas de primera selección de agentes y el planteo de investigaciones más detalladas, van Lenteren (1986) también propone un diagrama de flujo para organizar el trabajo en actividades que permiten tomar decisiones en base a variados criterios que indican la efectividad en el control biológico y proceder a acciones o procesos (Fig. 8.2). El primer criterio a tener en cuenta es si el enemigo presenta aspectos negativos, como el ataque de otras especies (hiperparasitoides, patógenos, etc.) o altos niveles de encapsulación en el caso de los endoparasitoides. Si es así, el candidato debe descartarse. Pasado ese primer filtro, se evalúa si el candidato es capaz de desarrollar poblaciones naturales utilizando a la especie plaga. En caso negativo, pero, aun así, se conoce que produce mortalidad a la plaga, se puede considerar su uso en liberaciones inundativas, asemejándose a un bioinsecticida. Si esto no es posible, se desestima. Si el enemigo causa mortalidad natural de la plaga, se analiza si la interacción plaga-enemigo natural alcanza una sincronización estacional en condiciones de campo. Si esto no sucede, se puede lograr por medio de liberaciones inoculativas estacionales, una práctica común en cultivos bajo invernadero. Si se verifica una coincidencia temporal del enemigo con la plaga, éste puede ser buen candidato para liberaciones inoculativas, aplicadas en las producciones frutícolas y forestales. En cualquiera de los casos en que el candidato haya pasado por estos filtros, se requerirá utilizar algún estimador que demuestre su potencialidad como biocontrolador, rápido de obtener y confiable para ser aplicado. En este sentido, se han propuesto (van Lenteren y Manzaroli, 1999; van Lenteren et al., 2021): 1) la tasa de ataque (a'), 2) la tasa intrínseca de crecimiento (r) y 3) la tasa de mortalidad infligida a la plaga o *pest kill rate* (k_m). Las primeras dos tasas fueron descritas en el Capítulo 4. La tasa k_m se define como el promedio diario del número de individuos de la plaga que mata el enemigo a lo largo de su vida debido a su acción como depredador o parasitoide (van Lenteren, 2019). Estimando y comparando cualquiera de estas tasas, el investigador puede seleccionar de una lista de especies de enemigos, la que tenga un elevado potencial reproductivo.

Figura 8.2

Diagrama de flujo para la toma de decisiones en la evaluación de un agente de control biológico



Nota. Tomado y adaptado de van Lenteren (1986)

En todos los casos, se busca que las tasas del agente superen numéricamente a la tasa de crecimiento poblacional (r) de la plaga. Es importante recordar en este punto, que esta metodología se aplica en las etapas iniciales de evaluación de una especie en condiciones de laboratorio, y que esto no implica que luego de la primera selección, ocurran fallas o inconsistencias en su aplicación en los cultivos producto de otros factores o imponderables tales como la liberación de agentes de baja calidad por crías deficitarias, o variaciones genéticas intraespecíficas de las poblaciones criadas artificialmente, entre otras (van Lenteren, 2003; Lommen et al., 2016; Postic et al., 2021).

Métodos para la evaluación de especies de artrópodos como agentes de control biológico

Se proponen dos enfoques para la evaluación de agentes: el uso de **tablas de vida** y los **experimentos manipulativos** (Bellows y Fisher, 1999; van Driesche et al., 2007). A continuación, se describen brevemente y se dan algunos ejemplos de su aplicación.

Tablas de vida

Una tabla de vida consiste en un esquema de los estadísticos vitales de una población. Contiene un censo del número de individuos a una edad determinada (en días o estados de desarrollo, como el caso de los insectos) junto con su supervivencia y mortalidad. Con esta información se puede estimar la tasa de mortalidad por edad de la población, lo que permite predecir el impacto de distintos factores que la causan (abióticos, causado por enfermedades, enemigos naturales, etc.). A posteriori se pueden estimar distintas tasas de crecimiento poblacional, expresadas como la tasa de incremento neto (R_0) entre generaciones o como la tasa intrínseca de incremento natural instantánea (r), es decir, de incremento por unidad de tiempo (ver Capítulo 4). Cuando se aplican para evaluar agentes de control biológico, se requiere realizar tablas de vida para poblaciones con y sin el enemigo natural en cuestión, donde luego la comparación de las tasas de crecimiento de las dos poblaciones será una medida cierta de si el enemigo natural es capaz de reducir a la plaga (van Driesche et al., 2007).

La confección de tablas de vida puede utilizarse para: 1) estimar los parámetros poblacionales y las tasas de crecimiento de los potenciales agentes de control biológico, o bien 2) evaluar la mortalidad de una plaga causada por los enemigos naturales en un cultivo. En el primer caso, permite cuantificar la supervivencia y fecundidad específicas por edad de las especies, en estudios de laboratorio, siguiendo una cohorte de especímenes. En el segundo caso, se cuantifican distintos factores de mortalidad que actúan sobre los estados de desarrollo de la plaga en el campo y se analiza la contribución de cada factor a la mortalidad total (Tablas de vida multi-generacionales). Nieves et al. (2015) estimaron los parámetros poblacionales y las tasas de crecimiento del endoparásitoide *P. dignus*, que ataca larvas de la polilla del tomate *P. absoluta*. En un meticuloso ensayo de laboratorio, se expusieron larvas hospederas a avispa hembras para la oviposición, y por medio de disecciones diarias, se fue siguiendo una cohorte de huevos, larvas de los tres estadios, la formación de la pupa y la emergencia y sexos de los adultos de *P. dignus* de la descendencia. Se pudieron obtener los tiempos de desarrollo de los estados inmaduros y la longevidad de los adultos y los parámetros poblacionales: $r = 0,14$, $R_0 = 51,15$ y el tiempo generacional $T = 28,80$. Debido a que la r de *P. absoluta* tiene un valor similar al de *P. dignus* y a que su tasa de ataque ($a' = 0,22$) es $>$ a la r de *P. absoluta*, se puede concluir que el parasitoide es un buen candidato como agente de biocontrol de esta plaga del cultivo de tomate.

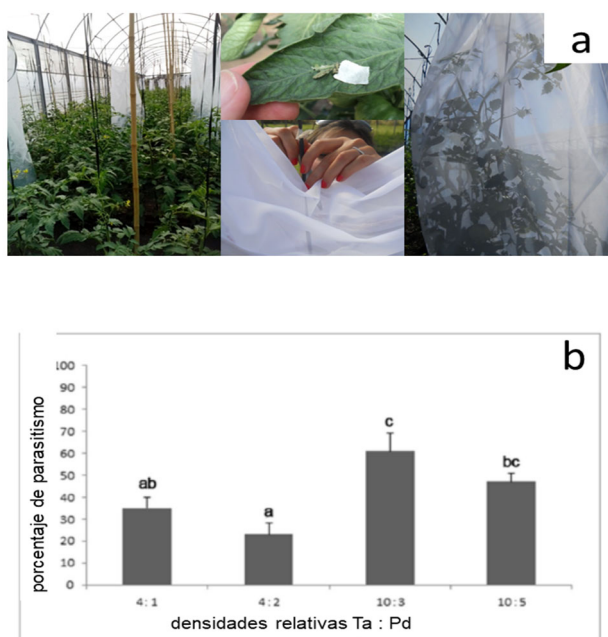
Experimentos manipulativos

Las **técnicas de inclusión o exclusión** de agentes han probado ser útiles para probar su efectividad. Consisten, en el primer caso, en encerrar individuos de un enemigo natural junto a los de la plaga y corroborar así la disminución de ésta última, y en el segundo caso, limitar el acceso de los enemigos a la especie plaga, y comparar esta técnica con alguna otra práctica fitosanitaria. La técnica de inclusión suele denominarse “suelta confinada”. Se pueden utilizar

jaulas o cajas, bandas o sustancias pegajosas que actúen de barrera al movimiento de los artrópodos. Un ejemplo del uso de jaulas de inclusión para evaluar el desempeño de sueltas de un enemigo natural es el probado por Salas Gervassio et al. (2019) en un cultivo de tomate bajo invernadero. El experimento consistió en encerrar plantas de tomate –previamente revisadas y limpias– con jaulas de voile, donde primero se les introdujeron larvas de la plaga, *P. absoluta*, y a las 24 h, se liberaron individuos de la avispa parasitoide *P. dignus*. Se probaron cinco densidades relativas plaga:parasitoide (2:1; 4:1; 4:2; 10:3 y 10:5). Se dejó actuar al controlador por 48 h y luego se colectaron las larvas hospederas y se las crió en el laboratorio hasta obtener las pupas del controlador (parasitismo efectivo) o del hospedador (Figura 8.3a). En esta experiencia de sueltas confinadas se encontró que las avispas fueron más eficientes controlando a la plaga a mayores densidades (10:3 y 10:5), alcanzando más de 60% de parasitismo. Esto se corresponde con la característica ya denotada de la especie, cuya eficiencia de forrajeo está más limitada por el tiempo para oviponer, y no por el número de huevos disponibles. A su vez, la descendencia obtenida de las posturas en el campo fue mayormente femenina, que como ya se indicó, es un rasgo importante de la reproducción en parasitoides himenópteros (Figura 8.3b).

Figura 8.3

Ensayo para evaluar liberaciones aumentativas



Nota. Ensayo para evaluar liberaciones aumentativas del parasitoide *Pseudapanteles dignus*, agente de control biológico de *Phthorimaea absoluta* (a) Implementación del ensayo en invernáculos de tomate en Gorina, Buenos Aires, Argentina. (b) El parasitoide mostró mejor desempeño en densidades relativas plaga-agente mayores (10:3 y 10:5). Tomado de Salas Gervassio et al. (2019).

Estas técnicas pueden presentar inconvenientes como p. ej., errores de la estimación de la efectividad de control del EN por desconocimiento de algunas características de la biología

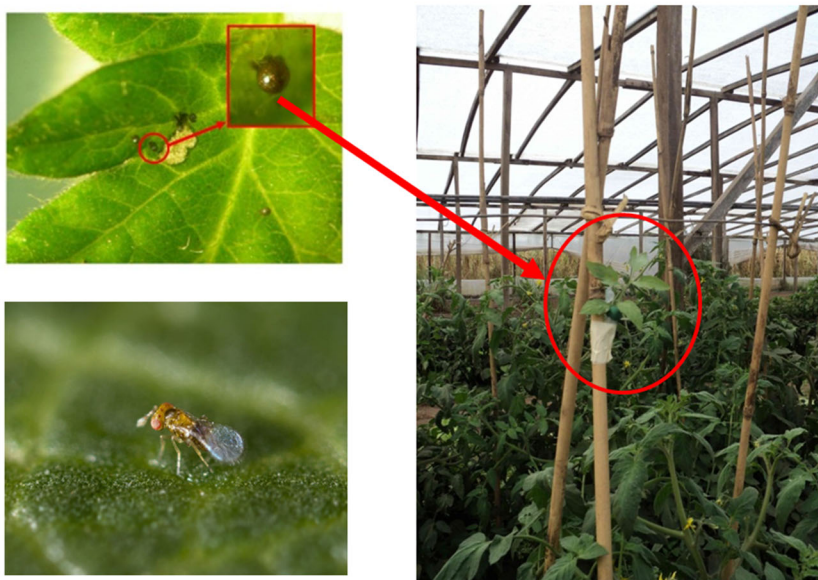
tales como la preferencia por algún sitio de oviposición, la disposición espacial de las presas u hospedadores en el cultivo, etc. Además, las jaulas o cajas pueden crear condiciones microclimáticas diferentes a las de los cultivos y modificar así la fisiología de la planta, o alterar el comportamiento de las presas y de los enemigos naturales.

La **remoción con insecticidas** es asimilable a la técnica de exclusión de enemigos, los que son eliminados del agroecosistema para luego contrastar el crecimiento de una plaga libre de depredadores y/o parasitoides. Esta técnica sirve para determinar la importancia relativa de algunas especies de enemigos en un complejo de baja riqueza específica (S). No se la recomienda cuando se desean evaluar agentes de biocontrol para ácaros, áfidos y delfácidos debido al fenómeno de hormologosis, ya que se ha observado que algunos plaguicidas cuando no producen la muerte inmediata de estos artrópodos muestran efectos subletales como p. ej., estimular la reproducción de estos herbívoros.

La técnica del **enriquecimiento con presas** o presas “centinela” es muy difundida para evaluar tasas de depredación y/o parasitismo natural (Figura 8.4). Se recomienda para estados de desarrollo de la plaga sésiles (huevos, pupas, larvas o ninfas inmóviles). Las presas u hospedadores se colocan en sustratos que pueden ser plantas, tarjetas de cartón, etc. y son dispuestas en los cultivos para registrar su consumo.

Figura 8.4

*Parasitismo natural de huevos de la polilla del tomate *P. absoluta* por la avispa *Trichogramma* spp.*



Nota. Detección del parasitismo natural de huevos de la polilla del tomate *Phthorimaea absoluta* por la avispa *Trichogramma* spp. por medio de la técnica de presas centinela aplicada en cultivos de tomate bajo cubierta en Argentina e Italia (Luft et al., 2015; foto de *Trichogramma* tomada de Bugs for Bugs Ltd.).

Hace ya varios años que se comenzaron a aplicar técnicas de laboratorio de microbiología y moleculares como apoyo a las investigaciones tendientes a desarrollar programas de control biológico o para evaluar tales programas (Andow y Paula, 2024). Entre ellas se pueden mencionar los **métodos serológicos**, en particular el ensayo de inmunoabsorción ligado a enzimas (ELISA en inglés) para la detección de proteínas (antígenos o anticuerpos). Un ejemplo de ello es el estudio realizado por Fournier et al. (2006) quienes desarrollaron un método de diagnóstico basado en anticuerpos monoclonales para identificar la depredación natural de la chicharrita de alas cristalinas, *Homalodisca coagulata* (Say) (Hemiptera: Cicadellidae), una plaga invasora de los viñedos del sur de California, EE.UU. Este método permite identificar especies de depredadores de *H. coagulata* analizando su contenido intestinal. Las especies depredadoras estudiadas fueron la crisopa *Chrysoperla carnea* Stephens (Neuroptera: Chrysopidae) y la vaquita asiática, *H. axyridis*. En el laboratorio se realizaron ensayos alimentando a estos depredadores con individuos de distintos estados de desarrollo de la presa *H. coagulata* y de otras especies de chicharritas, además de otras 27 especies artrópodos para probar la especificidad del método. Aplicando dos técnicas de ELISA, indirecta y sándwich, se concluyó que el método sólo fue eficiente en detectar los huevos de las chicharritas y en menor medida, hembras grávidas de estas especies. Los ensayos también fueron dirigidos a evaluar la detección del alimento a lo largo del proceso de digestión, que puede durar varias horas, lo que demostró que se puede detectar la ingesta de huevos de *H. coagulata* por más de 10 h después de consumida por ambos depredadores. Luego, se probó la técnica con insectos recolectados en los cultivos la cual mostró ser más eficiente para detectar antígenos de la presa en la crisopa. Como lo demostrado en este ejemplo, se pueden desarrollar kits específicos por especie plaga de interés.

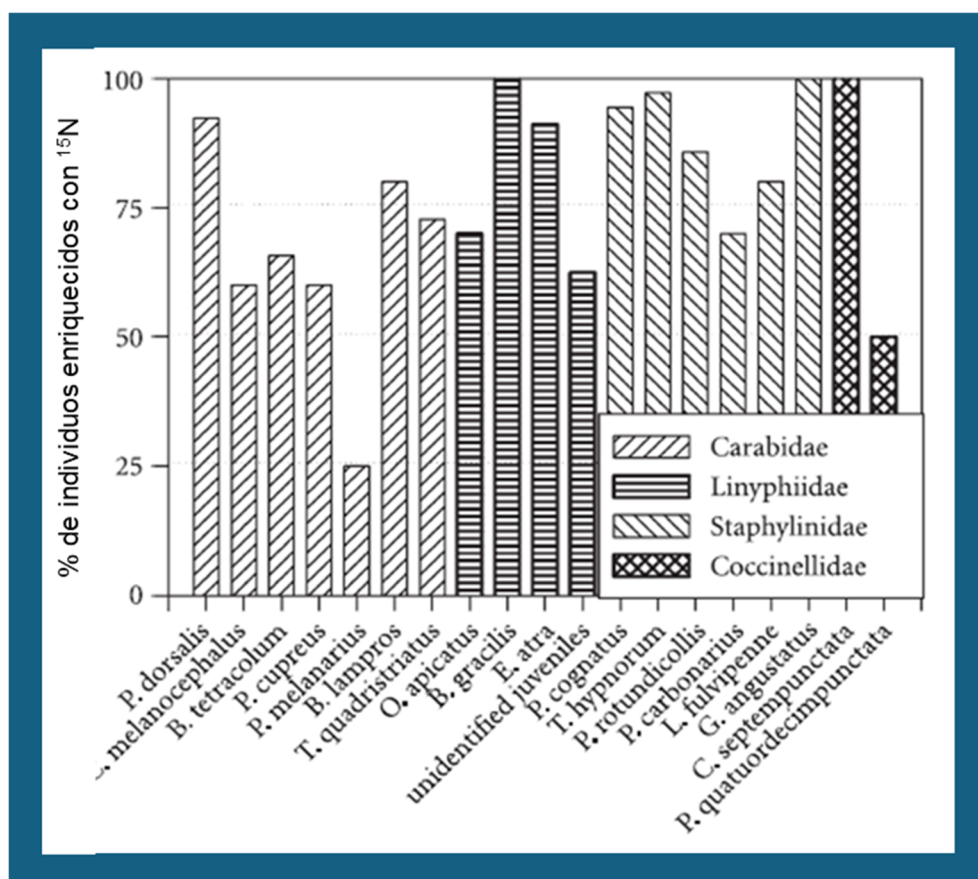
Los **métodos electroforéticos** para separar proteínas y enzimas por sus cargas y tamaños con la ayuda de un campo eléctrico se han aplicado para el reconocimiento de especies o biotipos, el análisis del contenido intestinal de depredadores, la detección de hospedadores parasitados, el monitoreo de poblaciones de algún enemigo natural y obtener información sobre la presencia y/o abundancia relativa o tasas de parasitismo. Son métodos que brindan resultados en poco tiempo y también asequibles. Se prepara un homogeneizado de las muestras (p. ej. del contenido intestinal del depredador), se cargan en un gel, se someten a electroforesis y se comparan las bandas obtenidas con los perfiles de proteínas de las presas y del agente de biocontrol conocidos. Un ejemplo de aplicación de esta técnica se puede consultar en Byrne & Toscano (2006). En este trabajo se probó la detección del parasitismo de huevos de la chicharrita *H. coagulata* por la avispa parasitoide *Gonatocerus ashmeadi* Girault (Hymenoptera: Mymaridae) por medio de la electroforesis en geles de poliacrilamida (PAGE en inglés). Se analizaron perfiles de esterases específicas para la plaga y el parasitoide donde se alcanzó a detectar la presencia de larvas del parasitoide de 3 a 5 días de desarrollo en los huevos de la chicharrita.

El **marcado isotópico de presas u hospedadores** se ha utilizado en ciertas ocasiones y consiste en rastrear el paso de una muestra de isótopos de algún elemento a través del cuerpo

de un organismo. La muestra es “marcada” al incluir isótopos poco usuales en su composición química, preferentemente de C o N. Permite el análisis de movimiento de poblaciones animales, de alimentación, de parasitismo y la construcción de tramas tróficas. Las presas u hospedadores son alimentados o inyectados con isótopos y luego ofrecidos a los enemigos naturales. La actividad es detectada por medio de un sincilador, contador Geigy o autorradiografía. Se trata de usar isótopos estables en vez de radioactivos o elementos raros que pueden contaminar el ambiente. Un estudio que utilizó esta técnica es el de Nienstedt y Poehling (2004) cuyo objetivo fue identificar a las especies dentro de la comunidad de artrópodos depredadores del suelo que se alimentan de áfidos plaga del cultivo de trigo en Alemania. Se marcaron áfidos obtenidos de una colonia con ^{15}N y luego se liberaron en parcelas del cultivo (1 m^2). Transcurridos ocho días de iniciado el ensayo, se colectaron todos los depredadores presentes sobre las plantas y en la epifauna del suelo y se analizaron para determinar el contenido de ^{15}N . Más del 80% de las especies de depredadores presentaron ^{15}N en sus contenidos intestinales (Figura 8.5).

Figura 8.5

Depredación de áfidos en el cultivo de trigo



Nota. Importancia relativa de la depredación de áfidos en el cultivo de trigo por cuatro grupos de depredadores: arañas (Linyphiidae) y coleópteros (Carabidae, Coccinellidae y Staphylinidae). Tomado de Nienstedt y Poehling (2004).

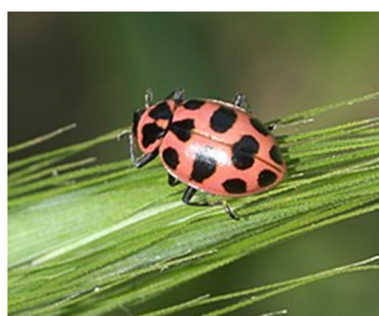
Los estudios que se basan en las disciplinas ómicas y la bioinformática son los que están permitiendo los mayores avances estratégicos en el campo del control biológico, ya sea para completar huecos en el conocimiento e incluso reportar información novedosa sobre potenciales agentes de biocontrol (Cotes, 2018). Estos analizan biomoléculas (ADN, ARN, proteínas o metabolitos secundarios) mediante técnicas y equipamientos específicos, y entre sus aplicaciones más comunes se pueden mencionar: 1) dilucidar aspectos de la taxonomía y filogeografía de especies de EN o la detección de especies crípticas; 2) conocer la variabilidad genética de la estructura poblacional de una especie de enemigo natural (diversidad genética, flujo génico entre poblaciones, linajes); o 3) otras aplicaciones, tales como la detección de patógenos en las cuarentenas o crías masivas o de organismos simbiotes como *Wolbachia*, la selección de individuos de una especie a liberar con alta variabilidad genética, el monitoreo de hibridaciones de individuos de liberados con otros de especies emparentadas, la evaluación del establecimiento de un EN luego de su liberación y el impacto o efectividad sobre la plaga. Además, 4) estos métodos pueden ser útiles para detectar poblaciones de enemigos resistentes a insecticidas. Por otra parte, 5) pueden ser utilizados para conocer relaciones tróficas, como por ej. para evaluar tasas de parasitismo y depredación, determinar la dieta de depredadores generalistas o eventos de multiparasitismo y la construcción de tramas tróficas (van Driesche et al., 2007; Jacas y Urbaneja, 2008, Varennes et al., 2014).

Existen numerosas metodologías para abordar el estudio con material genético, entre las más usadas al momento están los marcadores, microsatélites y secuenciación de genes de ADN y ARN. No es intención en este Capítulo abordarlas todas. En cambio, se describirán algunas de ellas. Por ejemplo, para algunos grupos de enemigos naturales los caracteres morfológicos no permiten realizar la correcta identificación a nivel de especie. El reconocido trabajo de Stouthamer et al. (2020) permitió evidenciar diferencias entre especies erróneamente identificadas de *Trichogramma*, un parasitoide oófago muy utilizado en programas de control biológico aumentativo que mostraba fallas en su implementación y la reducción del control natural de especies residentes de la avispa. Otro trabajo, ya considerado clásico, trata sobre un protocolo desarrollado por Hoogendoorn y Heimpel (2001) para analizar el contenido intestinal de insectos depredadores por PCR. Estos autores estaban interesados en determinar en el laboratorio la cantidad y el tiempo de detección de material genético proveniente de huevos del lepidóptero *Ostrinia nubilalis* (Hübner) (Lepidoptera: Crambidae), una plaga del maíz, presente en el intestino de la vaquita *Coleomegilla maculata* De Geer (Coleoptera: Coccinellidae). Aparte de las técnicas microbiológicas ya tratadas, existen otros métodos de análisis de la dieta, tales como la observación directa del acto de depredación y el análisis microscópico del contenido intestinal. La primera puede aplicarse en el laboratorio, pero en estudios de campo resulta dificultosa. La segunda, aunque laboriosa, puede ser útil para evaluar la ingesta en insectos masticadores y no puede emplearse para los sucto-picadores. En el estudio de Hoogendoorn y Heimpel (2001) procedieron a probar la tasa de ingesta y el tiempo de digestión de larvas del cuarto estadio y adultos de ambos sexos de *C. maculata* con huevos de *O. nubilalis* en ensayos de 30 min, acondicionados a dos temperaturas: 20 y 27° C (siguiendo la hipótesis de que la actividad de los

insectos es directamente dependiente de la temperatura). Luego de contar el número de huevos consumidos en ese tiempo, sacrificaron individuos del coccinélido a las 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 10 y 12 h después de la ingesta, disecaron el intestino y extrajeron el ADN de las muestras. Por medio de PCR, se amplificó material genético de la presa usando cuatro pares de cebadores específicos para *O. nubilalis* proveniente de ARNr, incluyendo parte del gen 18S, la región completa del espaciador interno transcrito ITS-1 y parte del gen 5.8S. Como resultados, observaron que el número de bandas detectadas disminuía con el tiempo de digestión a ambas temperaturas, aunque la técnica fue capaz de detectar pequeños fragmentos de material genético de la presa hasta 12 h después de haber sido ingeridos. Por otra parte, no encontraron diferencias en el tiempo de detección de las bandas entre larvas y adultos de ambos sexos de *C. maculata*.

Figura 8.6

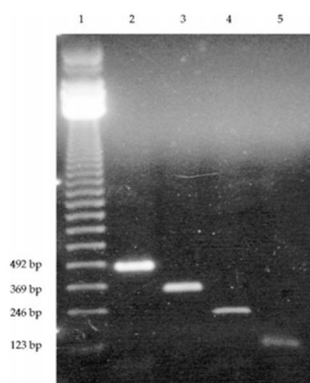
Detección de bandas de material genético



DEPRADOR: *Coleomegilla maculata*



PLAGA: *Ostrinia nubilalis*



Time (h)	Expt 1 at 20 °C		Expt 2 at 20 °C		Expt 1 at 27 °C		Expt 2 at 27 °C	
	male	female	male	female	male	female	male	female
1	1,2,3,4	1,2,3,4	2,3,4	1,2,3,4	1,2,3,4	1,2,3,4	1,2,3,4	—
2	3,4	1,2,3,4	1,2,3,4	1,2,3,4	3,4	3,4	3,4	3,4
3	3,4	3,4	1,2,3,4	1,2,3,4	4	4	4	4
4	4	4	—	1,2,3,4	2,3,4	2,3,4	4	2,3,4
5	4	3,4	2,3,4	3,4	2,3,4	3,4	—	3,4
6	4	4	4	4	4	4	—	4
8	3,4	—	2,3,4	3,4	—	—	4	4
10	4	—	—	4	—	4	—	—
12	—	—	—	4	n.a.	—	—	4

1 = 492 bp band, 2 = 369 bp band, 3 = 256 bp band, 4 = 150 bp band.

Nota. Número y tiempo de detección de bandas de material genético perteneciente a *Ostrinia nubilalis*, luego de ser ingerido por el depredador *Coleomegilla maculata*. Tomado de Hoogendoorn y Heimpel (2001). Imágenes de los insectos extraídas de Wikipedia.

En la actualidad se sigue avanzando en el desarrollo de técnicas que permitan determinar de forma más realista la depredación. La mayoría de los descritos en este Capítulo ofrecen estimaciones cualitativas, de la presencia-ausencia de especies de presas en el contenido intestinal de depredadores (por ej. PCR convencional y ELISA cualitativo), mientras que otros muestran progresos en determinar la cantidad de la ingesta en una muestra (ELISA cuantitativo, electroforesis cuantitativa y qPCR, entre otros). Estos métodos son aplicables básicamente en

ensayos de laboratorio o, si es en el campo, requieren del confinamiento de los individuos a probar. Como una forma de superar estas dificultades, se propone estimar la tasa de depredación per cápita, que tiene en cuenta la cantidad de presas consumidas por el depredador y también la velocidad a la cual el alimento va siendo degradado y digerido químicamente en el sistema digestivo. Con esta información se pueden desarrollar modelos que describan el proceso de depredación y que sean la base para estimar tasas de depredación en el campo (Andow y Paula, 2023; 2024).

En conclusión, si bien las metodologías para la evaluación de agentes de biocontrol han demostrado enormes progresos tecnológicos para el sector agroproductivo en las últimas décadas, algunas áreas están todavía poco exploradas con estas técnicas. Es deseable la continuidad de su desarrollo para asegurar que el control biológico pueda ser ampliamente aplicado, de fácil acceso y asequible, con científicos, profesionales y técnicos preparados, de modo que más agricultores puedan disponer de ella.

CAPÍTULO 9

Control biológico fuera de los agroecosistemas

En este Capítulo abordaremos el desarrollo del control biológico en dos áreas que escapan a su uso en la agricultura, como lo es su aplicación al manejo de artrópodos perjudiciales en ambientes urbanos y de los que afectan a la salud humana y de los animales. Estos organismos causan picaduras, mordeduras, estrés emocional, disgusto, enfermedades infecciosas, y un daño significativo a las construcciones y los espacios verdes. Históricamente la humanidad ha lidiado con ellos por medio de distintos métodos, como el trapeo, exclusión y limpieza, y el uso de plaguicidas para mantenerlos alejados (Dhang, 2011). Sumado a estos métodos, el control biológico tiene un rol importante para muchas de estas plagas.

Control biológico de plagas urbanas

En los centros urbanos habita una fauna diversa, conocida como plagas urbanas, que afecta a construcciones, productos almacenados, alimentos, papel, tela, jardines, espacios verdes y arbolado urbano. Las actividades humanas producen además enormes cantidades de desechos (p. ej., basurales). Para su control, se utilizan ingentes cantidades de plaguicidas. Según Dahlsten y Hall (1999), en jardines y parques de EE.UU. se aplicaban entre 10 a 20 kg de plaguicidas/ha, una cantidad relativamente mayor a la usada en los agroecosistemas. Esto conlleva a que aumente la exposición humana a estos plaguicidas. Por esta razón, desde la década del 1970s surgió el interés por desarrollar programas de Manejo Integrado de Plagas (MIP) y de biocontrol debido a la preocupación de los ciudadanos por el uso excesivo de plaguicidas para su control.

Para estos ambientes se pueden reconocer las mismas categorías de plagas que en la agricultura: animales artrópodos y vertebrados, y malezas. Estas presentan algunas características ecológicas que las hacen particularmente difíciles de manejar. Por ejemplo, en las ciudades suelen reunirse especies, tanto de plantas como de animales, de orígenes biogeográficos diversos, muchas de ellas con estatus de especies invasoras. Los ambientes

urbanos muestran, además, hábitats discontinuos para ellas y, por lo tanto, pueden desarrollar rápidamente poblaciones densas, de individuos agregados, en forma de “focos”, a veces efímeros. Otro aspecto de las ciudades que ha sido estudiado es el efecto “isla de calor urbano”, ocasionado por una menor proporción de superficie con vegetación que sin ella, donde en estos ambientes se pueden alcanzar varios °C más de temperatura que en las áreas naturales que las circundan (Meineke et al., 2013). Las respuestas a la urbanización son taxón-específicas, altamente variables, los procesos e interacciones ecológicas están debilitados y por lo tanto las poblaciones plaga y sus enemigos naturales desestabilizadas (Raupp et al., 2011). Así, las comunidades biológicas se encuentran alteradas, los enemigos naturales frecuentemente están ausentes lo que favorece a unas especies sobre otras. En suma, las propias condiciones del ambiente físico de las ciudades crean nichos y micro-hábitats que influyen el desarrollo, la distribución y la abundancia de las plagas urbanas.

Se pueden emplear las tres estrategias de control biológico: clásico para plagas exóticas, aumentativo por medio de liberaciones inoculativas y reubicación de enemigos naturales y por conservación, aprovechando la diversidad de estos ambientes. Una estimación demuestra que el control biológico en ambientes urbanos ha tenido un éxito comparable a su uso en la agricultura, ya que con la liberación de unas 70 especies de enemigos naturales contra 15 plagas (principalmente cochinillas de árboles) se obtuvo una tasa de establecimiento del 35%, similar a la obtenida en agroecosistemas, donde más de 900 especies se han usado para controlar unas 106 plagas, con una tasa de establecimiento del 29% (Dahlsten y Hall, 1999).

Uno de los ejemplos de programas de control biológico contra plagas urbanas es el disponible para las cucarachas (Blattodea). Para estos insectos se han utilizado los himenópteros parasitoides de ootecas *Aprostocetus hagenowii* (Ratzeburg) (Eulophidae), *Comperia merceti* (Compere) (Encyrtidae) y *Evania appendigaster* (L.) (Evanidae). En especial, *E. appendigaster* tiene un gran tamaño y es habitual encontrarla en las casas (Figura 9.1).

Figura 9.1

La avispa Evania appendigaster, parasitoide de ootecas de cucarachas



Nota. Imagen tomada de https://entnemdept.ufl.edu/creatures/urban/roaches/ensign_wasp.htm.

La especie se utilizó como agente de biocontrol de *Periplaneta americana* (L.) en el Oriente Medio, alcanzando un 29% de parasitismo (Stange, 2021). También se mencionan a las avispas

de la Familia Ampulicidae, de hábito peridomiciliario, como por ejemplo *Ampulex compressa* (Fabricius) y *Dolicurus stantoni* (Ashmead) (Ampulicidae), que tienen un comportamiento característico, cazando y paralizando a adultos de cucarachas para luego conducirlos a los nidos donde alimentarán a la progenie. Estas especies fueron introducidas en Hawái (EE. UU.) e Islas Filipinas, con relativo éxito (<https://faculty.ucr.edu/~legneref/biotact/ch-27.htm>). Un aspecto negativo del control biológico con estos enemigos es que a veces no es compatible con las actividades que se realizan en el interior de los domicilios, ya que suelen molestar a los habitantes aún más que la propia presencia de las cucarachas. Sin embargo, las liberaciones aumentativas de avispas pueden ser útiles en almacenes o depósitos no habitados (Dahlsten y Hall, 1999).

El arbolado urbano y los espacios verdes de las ciudades son frecuentemente atacados por especies de insectos que les causan daños importantes al follaje, tallos o raíces. Estos problemas sanitarios hacen que no cumplan la función para la que fueron implantados. Para su control se gastan enormes cantidades de dinero público en podas y aplicaciones de plaguicidas, las que no siempre resultan efectivas. Como casos exitosos de control biológico en estos sistemas, se puede mencionar el control del psílido de la acacia *Acizzia uncantoides* (Ferris y Klyver) (Hemiptera: Psyllidae) en árboles de varias especies de *Acacia* y *Albizia* implantados en área de la Bahía de San Francisco, EE.UU. Se introdujeron seis especies de depredadores y uno de ellos, *Diomus pumilio* Weise (Coleoptera: Coccinellidae) se estableció exitosamente. Además, se encontró a posteriori en *Acacia longifolia* a la chinche depredadora *Anthocoris nemoralis* (F.) (Hemiptera: Anthocoridae), *Hemerobius pacificus* Banks (Neuroptera: Hemerobiidae) y otros coccinélidos como parte del complejo de enemigos naturales de la plaga que no habían sido observados previamente (Dreistadt y Hagen, 1994). Con respecto al control aumentativo, resulta interesante el programa que se desarrolló para la polilla de la punta del pino de Nantucket, *Rhyacionia frustrana* (Comstock) (Lepidoptera: Tortricidae), que afecta a esta conífera en el este y sur de EE.UU. La plaga fue registrada en el sur de California y a partir de ello se inició la búsqueda de enemigos nativos. Se encontraron dos parasitoides, el taquínido *Erynnia tortricis* (Coquillett) y el ichneumonídeo *Scambus aplopappi* (Ashmead) que producían un 10% de parasitismo natural. Luego se introdujeron desde el área de origen de la plaga otros parasitoides y la avispa *Campoplex frustaneae* Cushman logró establecerse y ejercer buen control. En España, se discutieron alternativas de control de plagas en espacios verdes para mejorar la calidad de vida de los entornos urbanos, el bienestar social y al medio ambiente en el II Foro de Bioprotección Vegetal (2020). En él, se presentaron entre otros trabajos, dos experiencias sobre el control biológico, uno llevado a cabo en naranjos ornamentales de Barcelona y otro en el predio de la Ciudad Deportiva del Real Madrid CF. En el primer caso, un estudio de tres años sobre los enemigos naturales de la mosca blanca de los naranjos, *Aleurothrixus floccosus* Maskell (Hemiptera: Aleyrodidae), en naranjos del arbolado urbano (*Citrus aurantium* L.) demostró que la avispa parasitoide *Cales noacki* How. supera el 60 % de parasitismo de la plaga, y que, junto con otras 11 especies de depredadores y parasitoides, lograron reducir la población de la plaga, cuando se eliminó el uso de plaguicidas químicos y jabón potásico (Pons et al., 2020). La estrategia integral de control biológico de plagas llevada a cabo por Koppert durante cuatro años

en el Real Madrid CF registró unas 18 especies vegetales afectadas por plagas. El plan de trabajo consistió en el manejo de varias de ellas, como por ejemplo, de la arañuela roja *T. urticae* con la aplicación de dos ácaros depredadores, *N. californicus* y *P. persimilis* y de áfidos con la suelta de varias especies de avispas parasitoides, vaquitas, crisopas, sírfidos y la chinche depredadora *Orius majusculus* (Reuter) (Hemiptera: Anthocoridae). Complementariamente se realizó una capacitación para el equipo de jardinería y trabajos de divulgación científica en el predio para informar a los socios sobre los beneficios del control biológico (Prados Fernández, 2020).

Los terrenos vacantes –lotes o baldíos– son espacios problemáticos para las ciudades ya que presentan bajo valor económico y suelen generar conflictos sociales en muchos casos. Sin embargo, se dispone de experiencias en varios países donde han sido reconvertidos como jardines comunitarios que preservan biodiversidad local y en huertas urbanas para cultivar alimentos bajo un manejo agroecológico basado en el control biológico por conservación de la fauna benéfica. Gardiner et al. (2013) reportaron un buen nivel de control biológico inicial de plagas ejercido por artrópodos depredadores generalistas en huertas comunitarias en Cleveland, Ohio (EE.UU.) implantadas en terrenos abandonados. La acción de estos enemigos resultó clave para prevenir picos poblacionales de los herbívoros en etapas avanzadas de los cultivos.

Control biológico de insectos de interés médico y veterinario

Los insectos que ocasionan problemas a la salud humana y a la producción animal pertenecen principalmente al orden Diptera. A su vez, y debido a que sólo el estado adulto de estos insectos es el que produce los perjuicios, esto permite tomar acciones para su control contra los estados inmaduros. Los niveles de tolerancia para los insectos que atacan directamente al hombre son más difíciles de definir, mientras que para plagas veterinarias se determinan de manera similar a las agrícolas (Dahlsten y Hall, 1999). En este Capítulo se tratarán algunos ejemplos sobre el control biológico de mosquitos y dípteros sinantrópicos.

Mosquitos

Según registros históricos, el interés por el control biológico de los mosquitos data desde hace más de 150 años, cuando se probaron depredadores de larvas con el pez mosquito *Gambusia affinis* (Baird y Girard) (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) y también con ninfas de odonatos. Luego del descubrimiento de los insecticidas químicos, en la década de 1940, las investigaciones y el desarrollo de programas de biocontrol se vieron detenidos. Actualmente se contempla a esta estrategia como un componente principal para un manejo integrado de plagas. Peces como *G. affinis* y cíclidos subtropicales (*Tilapia*, *Oreochromis*) se han usado en EE.UU., mientras que otros cyprinodontiformes como *Poecilia reticulata* Peters (“panzudo”) y *Cynolebias*, en Asia y África. Se han realizado introducciones y liberaciones inundativas de especies locales para controlar mosquitos transmisores de la malaria en cultivos de arroz, drenajes de agua de lluvia

en ciudades, aguas servidas, tanques, cisternas y lagunas en diversas partes del mundo. Algunas especies son omnívoras, logrando controlar mosquitos y malezas acuáticas en sistemas de irrigación de cultivos. Como se mencionó, las ninfas de odonatos son buenas depredadoras de larvas de mosquitos, pero la colonización, producción y manipulación en los cuerpos de agua es difícil. Otros buenos insectos depredadores son las especies de mosquitos no hematófagos del género *Toxorhynchites*, cuyas larvas han sido utilizadas para controlar a las especies vectoras de arbovirus *Aedes aegypti* (L.) y *A. albopictus* Skuse en islas del Pacífico. El mosquito *T. amboinensis* Theobald ha sido considerado en varios países como controlador de los mosquitos mencionados, además de *Culex quinquefasciatus* Say (Diptera: Culicidae) (Digma et al., 2019). Las ninfas y adultos de las chinches de agua (Hemiptera: Notonectidae) han mostrado ser buenos depredadores en condiciones de laboratorio. Como un método para su uso, se recomienda recuperar huevos de poblaciones silvestres y distribuirlos en zonas con altas densidades de mosquitos. Varios grupos de crustáceos predan larvas de mosquitos y son capaces de resistir condiciones de desecación de los cuerpos de agua, como por ejemplo los branquiópodos del género *Triops* y los copépodos *Cyclops* y *Mesocyclops*, usados contra especies de mosquitos pertenecientes a *Aedes* spp. y a *Psorophora* spp. en el sur de California. Los turbelarios o planarias del género *Mesostoma* son mencionados como controladores de mosquitos *Anopheles* spp. y *Culex* spp. en California, particularmente en aguas someras y en cultivos de arroz. En Argentina, los trabajos de Tranchida et al. (2009a y b, 2010) tuvieron como propósito evaluar varios de estos grupos de enemigos naturales para el control de *A. aegypti* y *Culex pipiens* L., dos principales especies de culícidos que afectan al área de la ciudad de La Plata y a la costa bonaerense del Río de la Plata. Estos autores realizaron prospecciones a campo y probaron en el laboratorio la tasa de depredación de tres especies de planarias, observando que algunas de ellas pueden controlar entre el 52 y el 100% de las poblaciones de los mosquitos e incluso resistir a la desecación (Tranchida et al., 2009a). En otro estudio evaluaron a copépodos como depredadores de estas especies de mosquitos y registraron a los ciclopoideos neotropicales *Acanthocyclops robustus* Sars y *Diacyclops uruguayensis* Kiefer como candidatos potenciales para su biocontrol (Tranchida et al., 2009b). Con respecto al uso de peces, probaron tres densidades de liberación de la especie *Cnesterodon decemmaculatus* Jenyns para el control de *C. pipiens* en zanjas y encontraron que con una suelta de 13 individuos/m² se lograba la reducción casi total de la población de larvas del mosquito, aunque con densidades menores tuvieron buenos resultados (Tranchida et al., 2010).

Dípteros sinantrópicos

Se tratan de moscas de varias familias, asociadas a actividades humanas tales como basurales, establecimientos rurales, criaderos de animales y lugares de recreación. Se pueden reconocer dos categorías de estos dípteros, los **endofílicos** y los **exofílicos**. En el primer caso, las especies habitan el interior de habitaciones. Por ejemplo, en diversas islas del Pacífico se han usado para el control de *Musca domestica* L. varias especies de himenópteros parasitoides de pupas de los

géneros de avispas de las familias Pteromalidae como *Muscidifurax* y *Spalangia* y de Encyrtidae a la especie gregaria *Tachinaephagus zealandicus* Ashmead. Además, se mencionan a insectos depredadores, como la hormiga *Pheidole megacephala* Fabricius y el escarabajo estercolero *Hister chinensis* Quensel (García y Legner, 1999). En nuestro país, la empresa Insectarios SRL produce al parasitoide de pupas de moscas *Spalangia endius* Walker para controlarlas en establecimientos avícolas, tambos, *feedlots*, porquerizas y en municipios.

Figura 9.2

Portal de la empresa Insectarios S.R.L.



Nota. La empresa Insectarios SRL que comercializa a la avispa parasitoide *Spalangia endius* como biocontroladora de moscas sinantrópicas.

Ninguno de estos enemigos ha probado ser exitoso *per se*; sin embargo, un manejo integrado que incluya además del control biológico, otros métodos como los culturales, trampas para adultos e insecticidas selectivos podría ser efectivo.

Las especies de dípteros exofílicos, por el contrario, persisten en la naturaleza en ambientes exteriores. Sus poblaciones sufren aumentos dramáticos cuando se crean sus hábitats de cría. Como ejemplo se pueden mencionar moscas califóridas, sarcófagidas, tábanos, la “mosca de los cuernos” *Haematobia irritans* (L.) (múscido) y simúlidos como el jején o barigüí. Mundialmente se han utilizado depredadores como escarabajos estercoleros y varias especies de parasitoides como el braconido *Alysia ridibunda* Say en Texas (EE.UU.) para controlar a la “mosca verde” (“*blowfly*”). Las especies de parasitoides ya mencionadas *T. zealandicus* y varias avispas pteromálicas se recomiendan también para el biocontrol de estos dípteros exofílicos. Oliva (2008) reportó para la provincia de Buenos Aires (Argentina) la presencia de himenópteros parasitoides de dípteros sarco-saprófagos (Calliphoridae y Sarcophagidae) atraídos por cebos de carne bovina fresca. Registró a las especies *T. zealandicus*, *Brachymeria podagrica* (Fabricius) (Chalcididae), *Nasonia vitripennis* (Walker) (Pteromalidae) y *Alysia* sp. (Braconidae). Estas

especies de aparición espontánea podrían tener potencial como controladores biológicos de moscas sinantrópicas en la Argentina.

CAPÍTULO 10

Control biológico en la Argentina

Control biológico clásico en la Argentina

En Argentina desde 1908 hasta 2022 se han introducido 79 especies de artrópodos como agentes de control biológico de 30 plagas (Tabla 10.1) (Figura 10.1). La mayoría son parasitoides, 70 especies, y solo 9 son depredadores. Se han introducido en mayor número en la década del 40, antes del advenimiento de los plaguicidas químicos, y luego a fines de década de 1960 y hasta fines de la de 1990, coincidiendo con el comienzo del nuevo paradigma para enfrentar el problema de las plagas en la agricultura, que es el Manejo Integrado de Plagas. Esta misma tendencia se observa en EE. UU., donde este paradigma fue formulado reconociendo los problemas asociados al control químico, y se incorporó con diferente grado de desarrollo en el resto del mundo (Figura 10.2). La Figura 10.3 muestra el número de introducciones en distintos sistemas agrícolas de Argentina (Greco et al. 2020).

A nivel mundial, los programas de control biológico clásico son llevados a cabo por científicos en instituciones públicas, es decir que son actividades gubernamentales reguladas por el Estado. En la decisión de implementar esta estrategia en un país, intervienen también organismos gubernamentales de los países vecinos, ya que implica la introducción de especies no nativas y genera cambios ecológicos permanentes en el complejo de enemigos naturales de un área o región. En la década del 90 la Argentina adhirió a las regulaciones internacionales para la protección vegetal, junto con países vecinos y se creó el Comité de Sanidad Vegetal, COSAVE, conformado por Brasil, Chile, Perú, Bolivia, Uruguay y Paraguay. Desde entonces, las regulaciones argentinas reproducen normas internacionales relacionadas con el riesgo ambiental de la introducción de organismos exóticos (Bigler et al., 2006) y los programas de control biológico son evaluados por el SENASA (Servicio Nacional de Sanidad y Calidad Agroalimentaria), y ministerios de agricultura y de ambiente nacionales y provinciales. El SENASA autoriza y mantiene registros de los organismos evaluados para su liberación <https://www.argentina.gob.ar/senasa/programas-sanitarios/cadenavegetal/aromaticas/aromaticas-produccion-primaria/control-biologico/listado-de-agentes-evaluados>

En la Argentina la cuarentena oficial en la actualidad pertenece al Instituto de Microbiología y Zoología Agrícola, IMyZA, de INTA Castelar, en la provincia de Buenos Aires.

Tabla 10.1

Depredadores y parasitoides exóticos que fueron introducidos en Argentina para el control de plagas

Especie de enemigo natural	Año	Origen	Plaga	Cultivo
<i>Aceratoneuromyia</i> (= <i>Synthomosphyrum</i>) <i>indica</i> (P)	1961	México	<i>Ceratitis capitata</i> <i>Anastrepha fraterculus</i>	Frutales
	1977	México		
	1986	Costa Rica		
<i>Agathis diversa</i> (P)	1936	EE. UU.	<i>Cydia molesta</i>	Durazno
<i>Ageniaspis citricola</i> (P)	1996	España-Perú	<i>Phylocnistis citrella</i>	Cítricos
	1997	EE. UU.		
<i>Aphelinus mali</i> (P)	1920 1921	Uruguay	<i>Eriosoma lanigerum</i>	Manzana
<i>Aphidius colemani</i> (P)	1950	Uruguay	<i>Schizaphis graminum</i>	Cereales
<i>Aphidius ervi</i> (P)	1972	EE. UU.	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	Alfalfa
	1980	EE. UU.	<i>Metopolophium dirhodum</i>	
<i>Aphidius plagiator</i> (P)	1978	EE. UU.	<i>Acyrtosiphon kondoi</i>	Alfalfa
<i>Aphidius rhopalosiphii</i> (P)	1980	EE. UU.	<i>Metopolophium dirhodum</i>	Alfalfa
<i>Aphidius smithi</i> (P)	1972	EE. UU.	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	Alfalfa
<i>Aphidius uzbekistanicus</i> (P)	1980	Brasil	<i>Sitobium avenae</i>	Cereales
<i>Aphytis holoxanthus</i> (P)	1970	EE. UU.	<i>Chysomphalus ficus</i>	Cítricos
<i>Aphytis lepidosaphes</i> (P)	1973	-	<i>Lepidosaphes beckii</i>	Citrus
<i>Aphytis lingnanensis</i> (P)	1961	EE. UU.	<i>Aonidiella aurantii</i>	Cítricos
	1966			
	1967			
	1971			
	1976	China	<i>Unaspis citri</i>	Cítricos
<i>Aphytis maculicornis</i> (P)	-	EE. UU.	<i>Parlatoria oleae</i>	Cítricos
<i>Aphytis melinus</i> (P) ^a	1966	EE. UU.	<i>Aonidiella aurantii</i>	Cítricos
		India		

	1967	EE. UU.		
	1971	EE. UU.		
<i>Aphytis mytilaspidis</i> (P)	1958	EE. UU.	<i>Quadraspidiotus perniciosus</i>	Manzana
<i>Aphytis yanonensis</i> (P)	1961	Chile	<i>Aonidiella aurantii</i>	Cítricos
<i>Ascogaster quadridentata</i> (P)	1936	EE. UU.	<i>Cydia molesta</i>	Durazno
	2003	Chile	<i>Cydia pomonella</i>	Manzana, pera
<i>Blaesoxipha aculeata</i> (P)	1937-39	Canadá	Langostas	Pasturas
<i>Blaesoxipha atlans</i> (P)				
<i>Blaesoxipha hunteri</i> (P)	1940		<i>Dichroplus pratensis</i>	
			<i>D. maculipennis</i>	
			<i>D. vittatus</i>	
<i>Blaesoxipha opifera</i> (P)	1937-1939		Langostas	
<i>Blaesoxipha reversa</i> (P)	1940		<i>Dichroplus pratensis</i>	
			<i>D. maculipennis</i>	
			<i>D. vittatus</i>	
<i>Cleruchoides noakae</i> (P)	2010	Australia	<i>Thaumastocoris peregrinus</i>	Eucaliptus
	2013	Uruguay		
<i>Coccinella septempunctata</i> (D)	1989	EE. UU.	<i>Schizaphis graminum</i> <i>Colias lesbia</i>	Sorgo, alfalfa
<i>Coccophagus caridei</i> (P)	-	Chile	<i>Saissetia oleae</i>	Olivos
<i>Coccophagoides utilis</i> (P)	-	EE. UU.	<i>Parlatoria oleae</i>	
<i>Comperiella bifasciata</i> (P) ^a	1971	EE. UU.	<i>Aonidiella aurantii</i>	Cítricos
<i>Cotesia</i> (=Apantheles) <i>flavipes</i> (P)	1980	Brasil	<i>Diatraea saccharalis</i>	Caña de azúcar
	1982	Bolivia		
	2000	Brasil		
	2005			
	2006			
	2007			
<i>Deladenus siricidicola</i> (N)	1998	Brazil	<i>Sirex noctilio</i>	Pino
<i>Diachasmimorpha longicaudata</i> (P)	1961 ^b	México	<i>Anastrepha fraterculus</i>	Frutales
			<i>Ceratitis capitata</i>	
	1986	Costa Rica	<i>Anastrepha fraterculus</i>	Frutales
			<i>Ceratitis capitata</i>	
	1999	México	<i>Anastrepha fraterculus</i>	Frutales

			<i>Ceratitis capitata</i>	
<i>Diachasmimorpha tryoni</i> (P)	1999	México	<i>Ceratitis capitata</i>	Frutales
<i>Diadegma molesta</i> (P)	1932	EE. UU.	<i>Cydia molesta</i>	Durazno
<i>Encarsia berlesei</i> (P) ^c	1908	Italia	<i>Pseudaulacaspis pentagona</i>	Durazno
	1914			
	1915			
<i>Encarsia formosa</i> (P)	1981	-	<i>Trialeurodes vaporariorum</i>	Hortalizas
<i>Encarsia perniciosi</i> (P) ^d	1971	EE. UU.	<i>Aonidiella aurantii</i>	Cítricos
<i>Ephedrus plagiator</i> (P)	1980	Brasil	Complex of aphids	Maíz
	1981			
	1982			
<i>Eretmocerus mundus</i> (P)	2007	Holanda	<i>Bemisia tabaci</i> <i>Trialeurodes vaporariorum</i>	Pimiento
<i>Fopius arisanus</i>	1966	México	<i>Ceratitis capitata</i>	Frutales
<i>Glypta rufiscutellaris</i> (P)	1936	EE. UU.	<i>Cydia molesta</i>	Durazno
<i>Harmonia axyridis</i> (D)	1990's	Francia	<i>Myzus persicae</i>	Durazno
<i>Iphiseius</i> (=Amblyseius) <i>degenerans</i> (D)	2009	Bélgica	<i>Frankliniella occidentalis</i>	-
<i>Lindorus lophantae</i> (D)	1909	EE. UU	<i>Pseudaulacaspis pentagona</i>	Durazno
<i>Lixophaga diatraeae</i> (P)	1976	Brasil	<i>Diatraea saccharalis</i>	Caña de azúcar
<i>Lysiphlebus testaceipes</i> (P)	1984	EE. UU.	<i>Schizaphis graminum</i>	Sorgo
<i>Macrocentrus ancylivorus</i> (P)	1936	EE. UU.	<i>Cydia molesta</i>	Durazno
	1946			
	2009			
<i>Mastrus ridibundus</i> (P) ^e	2005	China	<i>Cydia pomonella</i>	Manzana, pera
<i>Megarhyssa nortoni</i> (P)	1999	Tasmania	<i>Sirex noctilio</i>	Pino
	2004	Nueva Zelanda		
<i>Metagonistylum minense</i> (P)	1975	Brasil	<i>Diatraea saccharalis</i>	Caña de azúcar
	1977	Venezuela		
<i>Metaphycus helvolus</i> (P)	-	Chile	<i>Saissetia oleae</i>	Olivo
<i>Metaphycus lounsburyi</i> (P)	-	Chile	<i>Saissetia oleae</i>	Olivo
<i>Metaphycus lounsburyi</i> (P)	1942	Perú		
<i>Neoseiulus californicus</i> (P) ^f	-	-	<i>Panonychus ulmi</i>	Manzana

	2007	Holanda	<i>Tetranychus urticae</i>	Desconocido
<i>Doryctobracon crawfordi</i> (P)	1966	México	<i>Anastrepha fraterculus</i>	Cítricos
<i>Orius insidiosus</i> (D)	2007	Holanda	<i>Frankliniella occidentalis</i>	Pimiento
			<i>Thrips tabaci</i>	
	2009	Bélgica		
	2011			
<i>Pachycrepoideus vindemiae</i> (P)	1961	México	<i>Anastrepha fraterculus</i>	Cítricos
			<i>Ceratitis capitata</i>	
<i>Palpozenillia palpalis</i> (P)	1982	Bolivia	<i>Diatraea andina</i> y <i>D. rufescens</i>	-
<i>Paranosema locustae</i> (F)	1978	EE. UU.	Langostas	Pasturas
	1982			
	2014		<i>Dichroplus maculipennis</i>	Pasturas
			<i>D. elongatus</i>	
			<i>Scotussa lemniscata</i>	
<i>Paratheresia claripalpis</i> (P)	1969	Perú	<i>Diatraea saccharalis</i>	Caña de azúcar
	1972			
	1973			
	1982	Bolivia		
<i>Patasson nitens</i> (P) °	1927°	Sudáfrica	<i>Gonipterus gibberus</i>	Eucaliptus
			<i>Gonipterus platensis</i>	
<i>Praon gallicum</i> (P)	1980	Brasil	complejo de áfidos	Maíz
	1981			
	1982			
<i>Rhyssa persuasoria</i> (P)	1999	Tasmania	<i>Sirex noctilio</i>	Pino
<i>Rodolia cardinalis</i> (D)	1900	Uruguay	<i>Icerya purchasi</i>	Cítricos
	1929			
	1932			
<i>Scutellista cyanea</i> (P)	1939	Perú	<i>Saissetia oleae</i>	Olivo
<i>Spalangia cameroni</i> (P)	1999	EE. UU.	<i>Haematobia irritans</i>	
<i>Spalangia endius</i> (P)	1999	EE. UU.	<i>H. irritans</i>	
<i>Syneura cocciphila</i> (D)	-	-	<i>Icerya purchasi</i>	Cítricos
<i>Systoechus vulgaris</i> (D)	1937-39	Canadá	Locusts	Pasturas
<i>Telenomus basalis</i> (P)	1981°	Australia	<i>Nezara viridula</i>	-

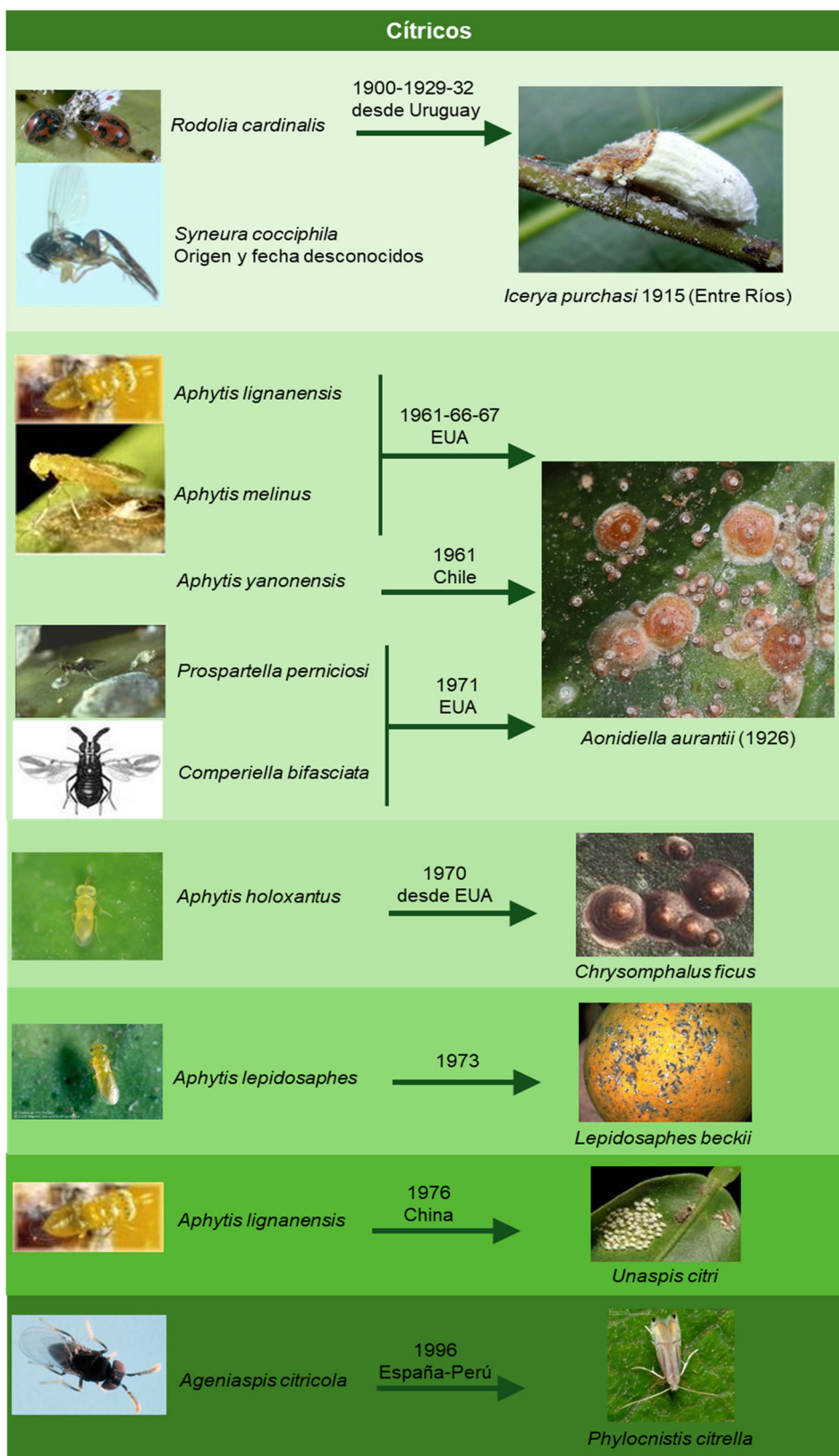
<i>Telenomus</i> sp. nr. <i>alecto</i> (P)	1981	Bolivia	<i>Diatraea rufescens</i>	-
<i>Tetrastichus gallerucae</i> (P)	-	-	<i>Xanthogaleruca luteola</i>	-
<i>Tetrastichus giffardianus</i> (P)	1947	Brasil	<i>Ceratitis capitata</i>	Frutales
<i>Trichogramma australicum</i> (P)	1981	Bolivia	<i>Diatraea saccharalis</i>	-
<i>Trichogramma cacoeciae</i> (P)	2003, 2004, 2005	Chile	<i>Cydia pomonella</i>	Manzana, pera
<i>Trichogramma euproctidis</i> (P)	1932	EE. UU.	<i>Cydia molesta</i>	Durazno
<i>Trichogramma nerudai</i> (P)	-	Chile	-	-
<i>Trichogramma perkinsi</i> (P)	1981	Bolivia	<i>Diatraea saccharalis</i>	-
<i>Trichogrammatoidea armigera</i> (P)	1981	Bolivia	Lepidoptera	-
<i>Trichogrammatoidea bactrae</i> (P)	1999	Chile	<i>Pectinophora gossypi</i>	Algodón
<i>Trissolcus basalis</i> (P)	1981	Australia	<i>Nezara viridula</i>	Soja

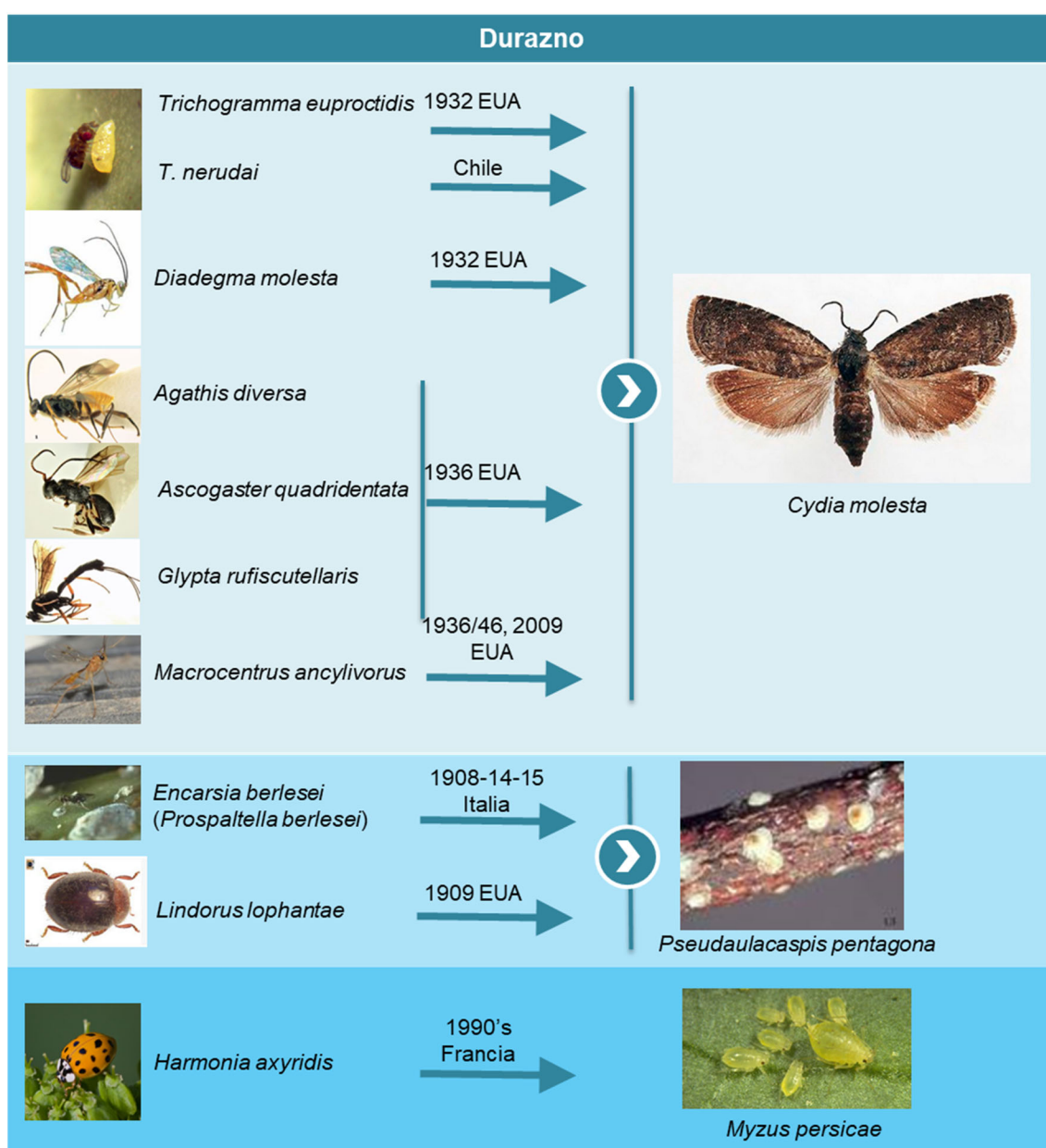
Notas. –, desconocido; D, depredador; F, hongos; N, nematodos; P, parasitoides. ^aLiberaciones periódicas realizadas en Corrientes entre 1975 y 1978 (Zanelli, sin publicar); ^bIngresó como *Opius* (= *Biosteres*) *longicaudata* (Crouzel, 1983); ^cIngresó como *Prospaltella berlesei*; ^dIngresó como *Prospaltella perniciosi*; ^eRe-descripta como *Mastrus ridens* en 2009 (D'Hervé y Aquino, 2015); ^fIngresó como *Amblyseius chilensis*; ^gVarias introducciones durante los años siguientes.

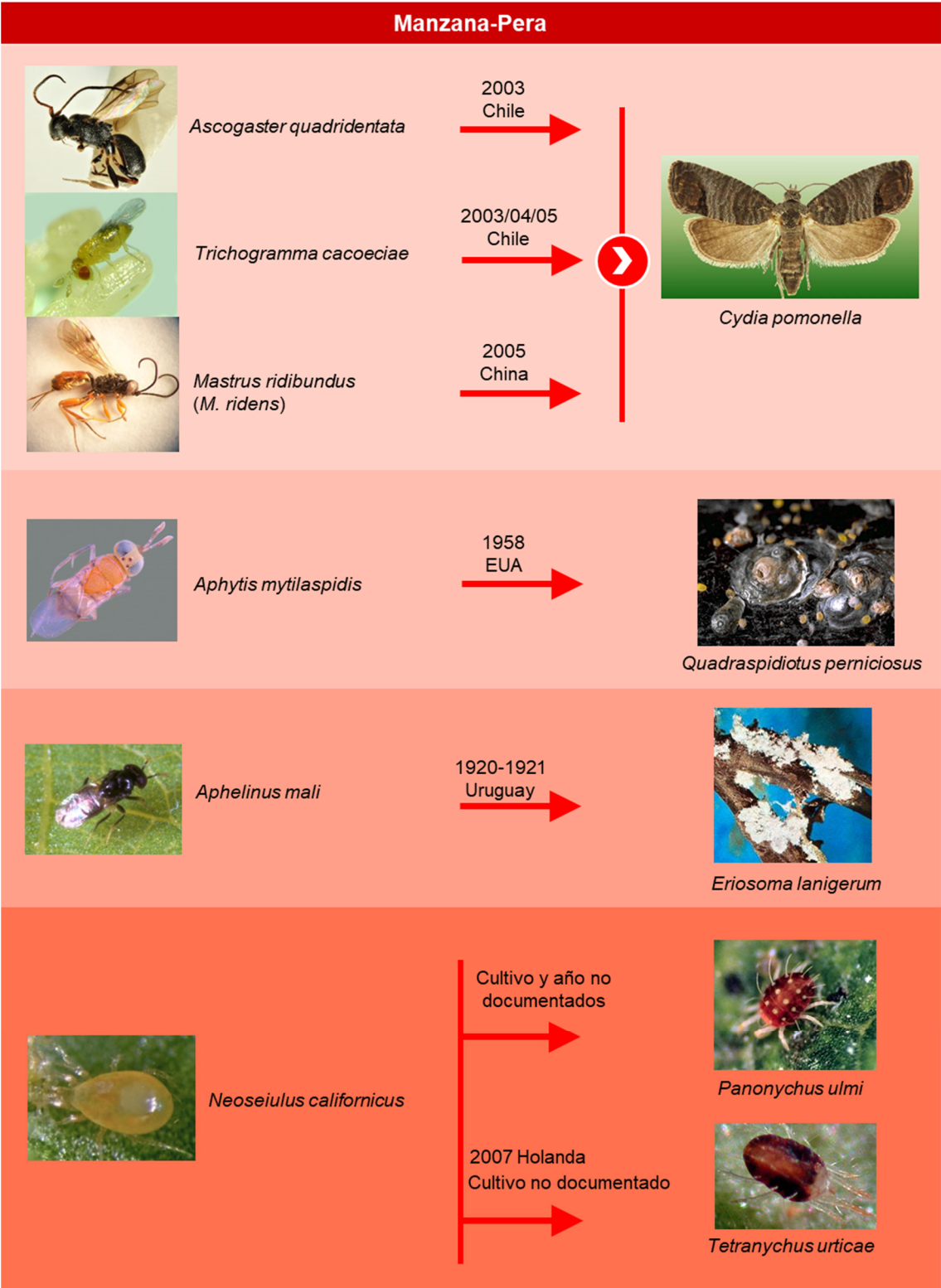
Tomado y adaptado de Greco et al. (2020).

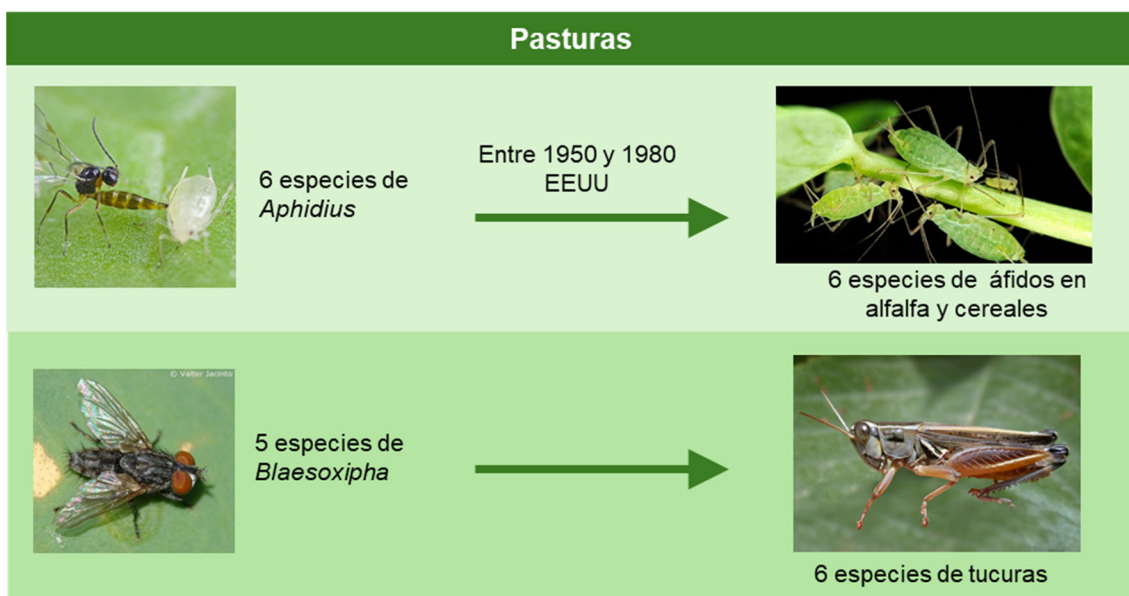
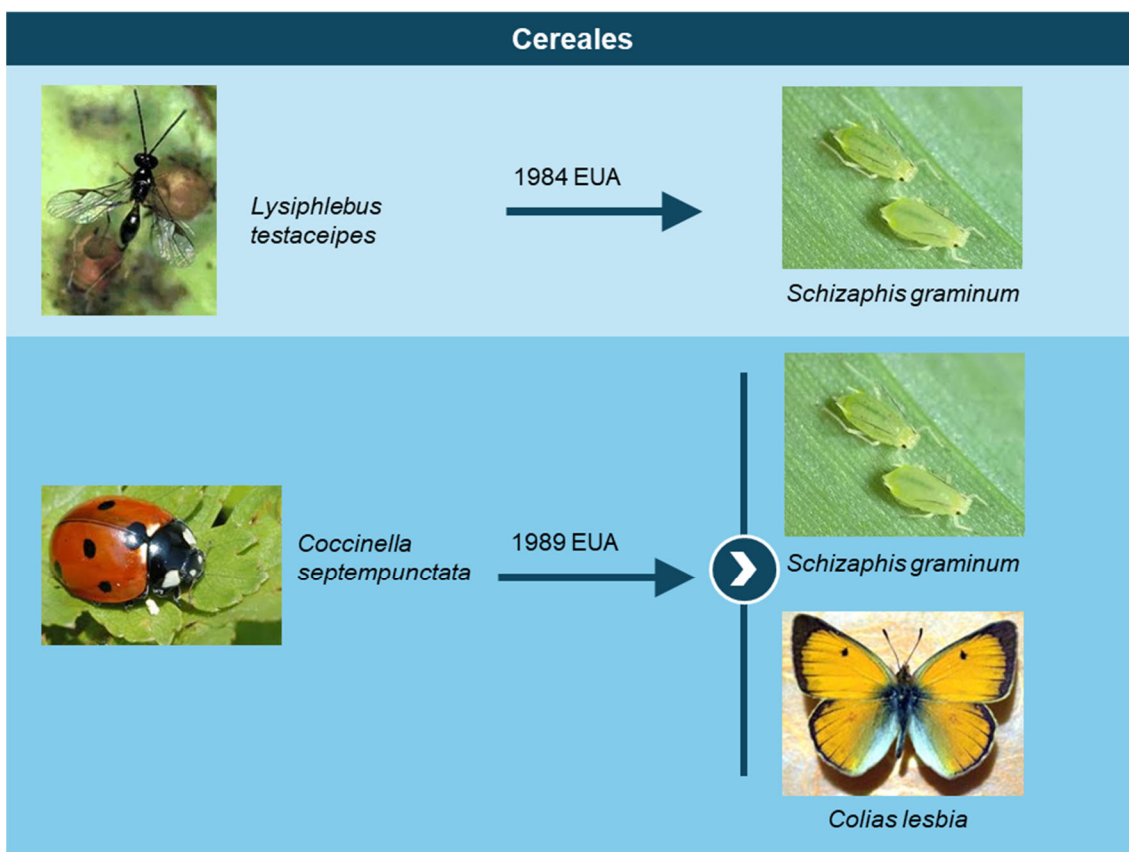
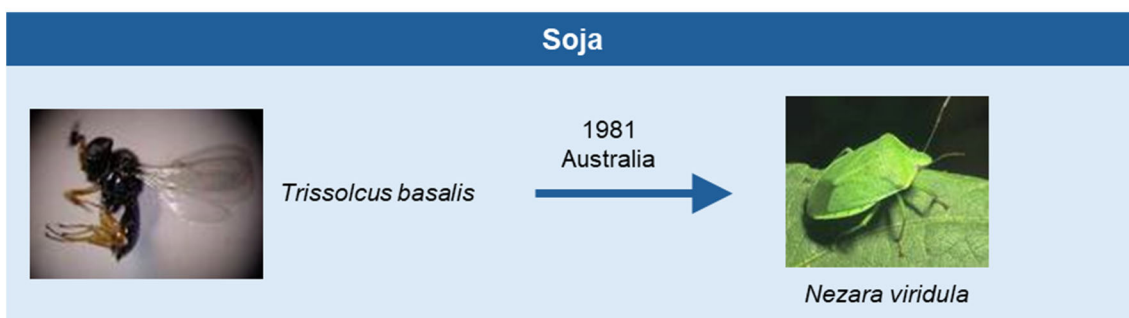
Figura 10.1

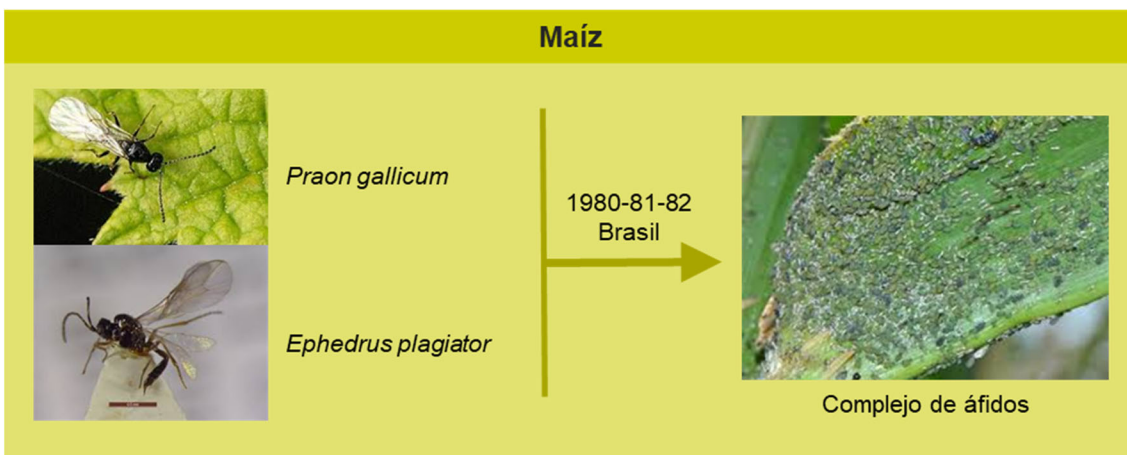
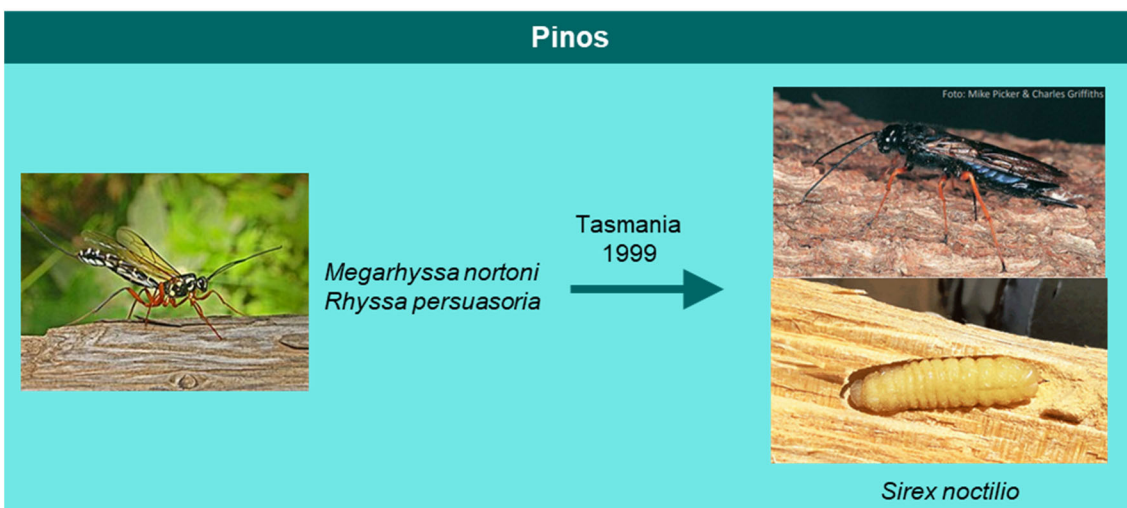
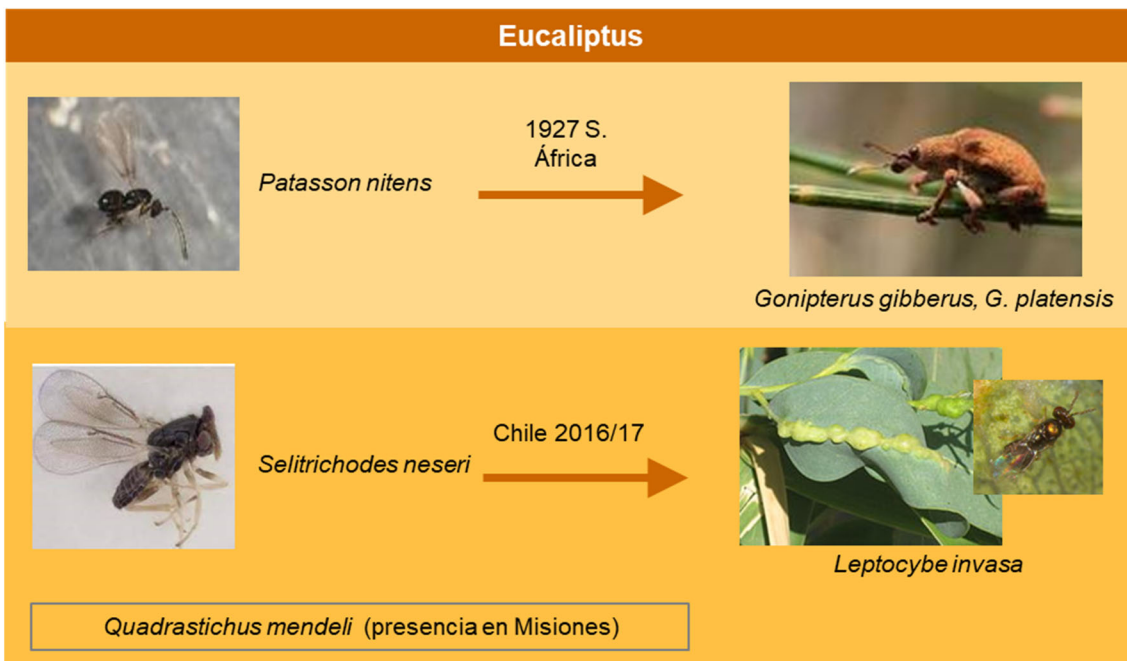
Introducciones de agentes de control biológico de plagas para los principales cultivos de Argentina

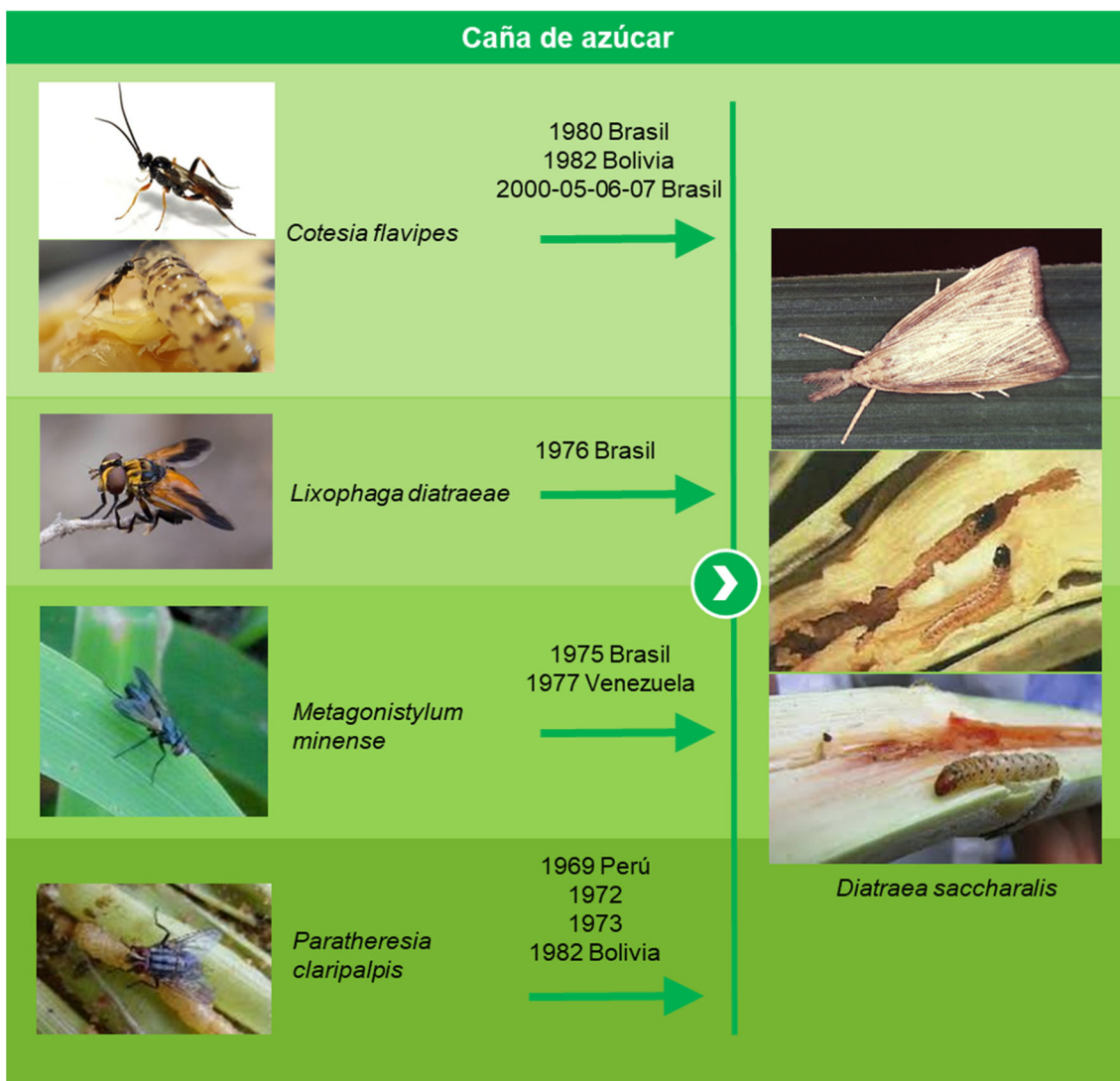












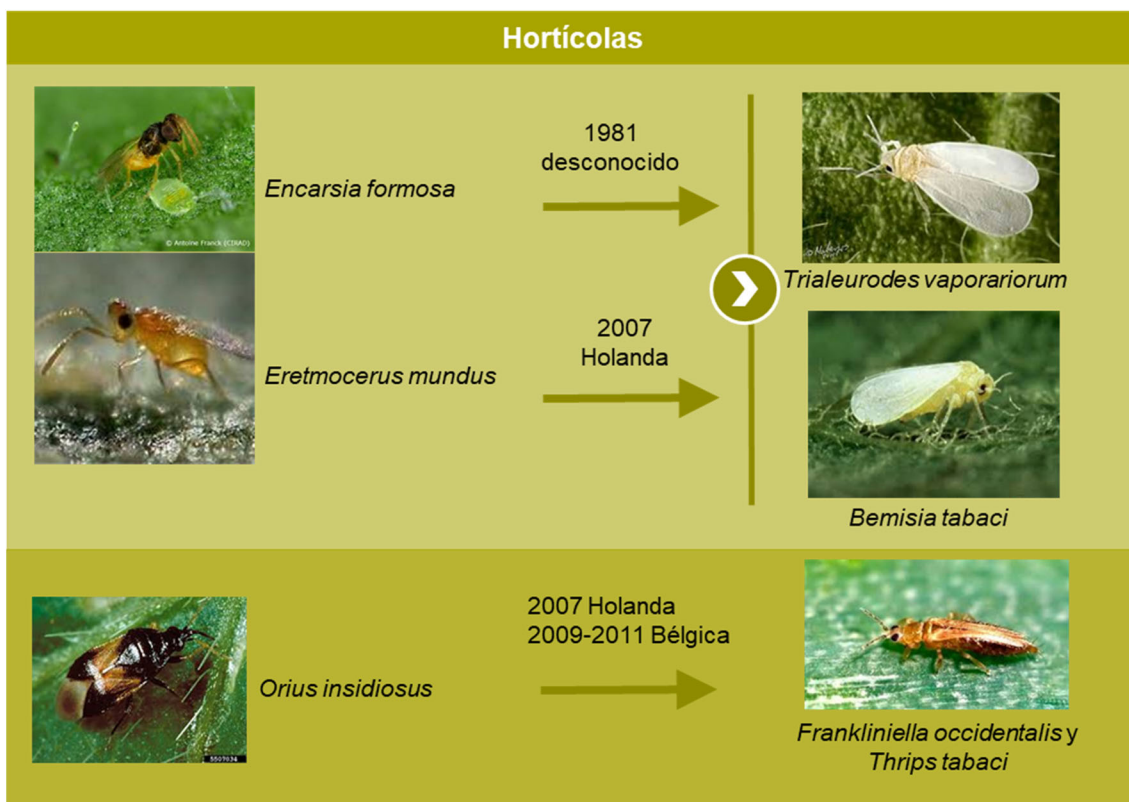
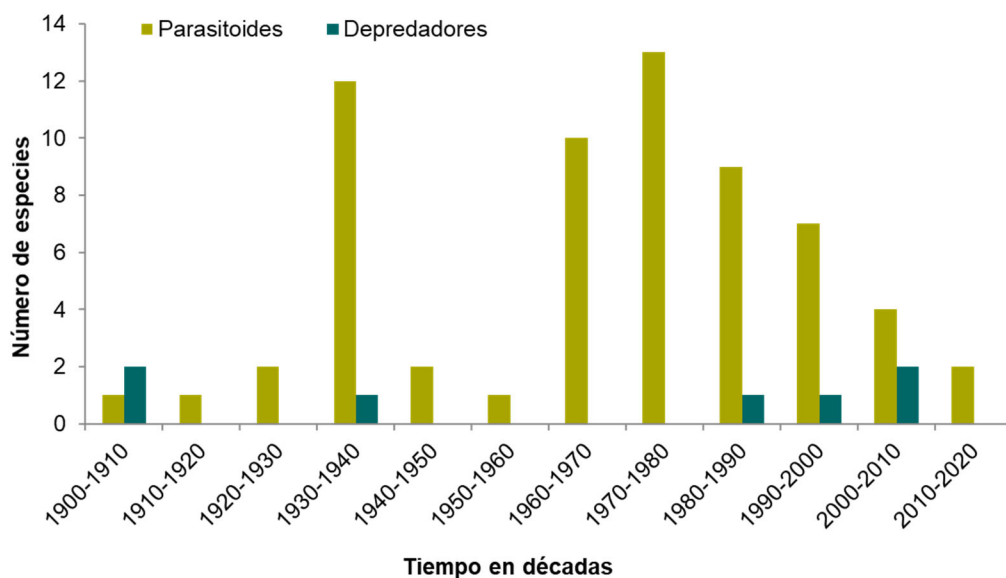


Figura 10.2

Número de parasitoides y depredadores introducidos para control biológico de plagas en la Argentina



Algunos ejemplos en distintos sistemas

La “Avispa barrenadora de los pinos” *Sirex noctilio* Fabricius (Hymenoptera: Siricidae) es una plaga muy importante de especies del género *Pinus* y afecta plantaciones de diversas regiones del mundo (Tabla 10.1 y Figura 10.1). El CB se ha investigado como una estrategia promisorio para su control y varias especies de parasitoides han sido deliberadamente introducidas desde Europa y América del Norte a otras regiones. Entre ellas *Ibalia leucospoides* (Hochenwarth), *Megarhyssa nortoni* (Cresson) and *Rhyssa persuasoria* (Linnaeus) (Hymenoptera: Ichneumonidae) se han establecido en Australia, New Zealand, Sud América y Sud África. En Argentina esta plaga ha ingresado accidentalmente y se cree que junto con ella ingresó uno de sus parasitoides, *I. leucospoides*. Sin embargo, se consideró oportuno en 1999 y en 2004 introducir *R. persuasoria* y *M. nortoni* desde Tasmania y Nueva Zelanda. Las introducciones fueron realizadas en Río Negro y Neuquén, gestionadas por el INTA, mediante convenios Argentina-Chile, y también intervino para su aprobación el SENASA. Por otra parte, el nematode *Beddingia (Deladenus) siricidicola* Begging (Tylenchida: Neotylenchidae) fue introducido en 1999 desde Brasil. Esta interacción es muy interesante ya que las hembras de la avispa oviponen taladrando la corteza de los árboles de pino y colocan los huevos junto con un hongo simbiótico, *Amylostereum areolatum* (Chaillet) Boidin, del cual se alimentan las larvas de los primeros estadios. Las larvas L3 y L4 cavan túneles en la madera y las L5 migran hacia la corteza donde se forma la pupa. El hongo también actúa como kairomona y atrae parasitoides. Además, el nematode se alimenta del hongo en su fase libre y parasita a las larvas causando esterilidad de las hembras.

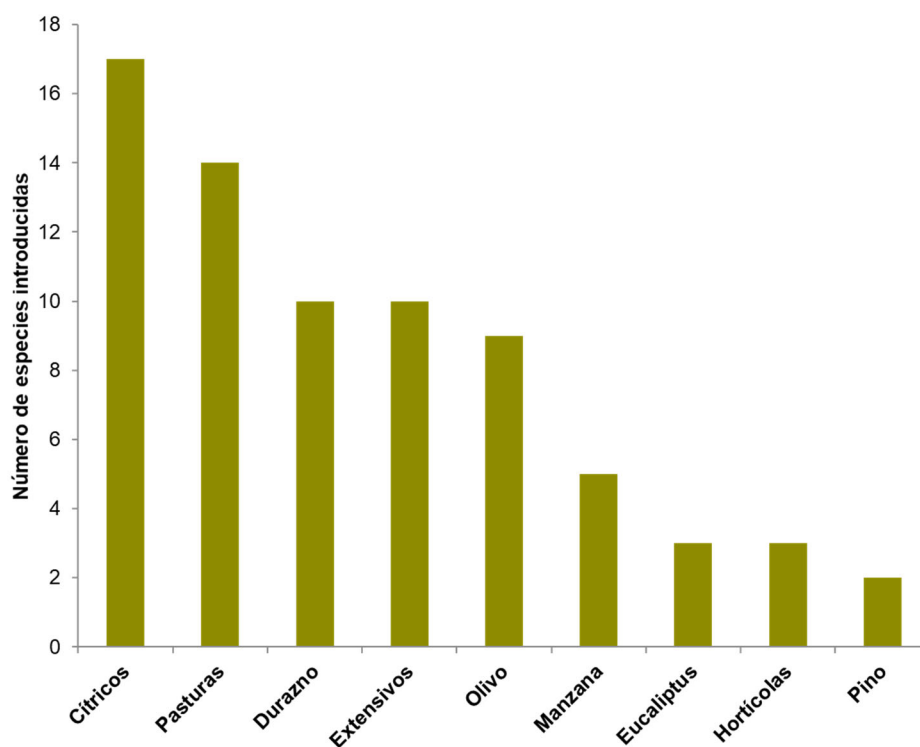
Para el control de otra plaga muy importante en nuestro país, *Cydia pomonella* (L.) (Lepidoptera: Tortricidae), “Carpocapsa” o “Polilla de la pera y la manzana” es la principal plaga del manzano, peral, nogal y membrillero, y provoca pérdidas directas sobre la economía regional (cantidad y calidad de fruta, incremento de costos para su control, etc), e impone además limitaciones para el acceso a otros mercados. En el año 2004, el SENASA creó el Programa Nacional de Supresión de Carpocapsa (PNSC), que promueve el Manejo integrado de Plagas (MIP), principalmente mediante la utilización de la Técnica de Confusión Sexual (TCS) y plaguicidas selectivos. Para el control biológico de esta plaga se han introducido, entre 2003 y 2005, dos parasitoides larvales y un parasitoide de huevos (Tabla 10.1 y Figura 10.1). Esta plaga requiere liberaciones aumentativas que se realizan en Río Negro, principalmente mediante un parasitoide nativo, como se comenta más adelante.

Las “Moscas de los frutos”, *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Mosca del Mediterráneo) y *Anastrepha fraterculus* (Wiedemann) (Mosca Sudamericana) (Diptera: Tephritidae) son consideradas las plagas de mayor importancia económica para la producción frutícola de la Argentina, debido a los daños que produce en la fruta y a las mermas económicas asociadas. En el año 1994 el SENASA (Servicio Nacional de Sanidad y Calidad Agroalimentaria) creó el Programa Nacional de Control y Erradicación de Mosca de los Frutos (PROCEM), que tiene como objetivo la supresión de estas plagas con la finalidad de lograr una mejora en la calidad y cantidad

de producción en las áreas comprendidas por el Programa, que son: Patagonia: frutos de pepita (peras y manzanas) y cereza; Mendoza: uva para vinificar, durazno, ciruela, cereza y pera; San Juan: uva para consumo en fresco y pimiento; NEA: naranjas, mandarinas y arándanos; Valles Calchaquíes de Salta: uva de vinificar, pimientos y frutos de carozo en pequeña escala. El programa propone un Manejo Integrado de Plagas, integrando control químico, control cultural, trampeo masivo y la técnica del insecto estéril (TIE). El control biológico es también una estrategia muy valorada para el control de estas plagas. Los programas de control biológico clásico comenzaron en 1961, con la introducción de varias especies de parasitoides larvales (Tabla 10.1 y Figura 10.1), siendo *D. longicaudata* la especie considerada más efectiva, que desde 2003 es criada en forma masiva y se realizan liberaciones en la provincia de San Juan, como se describe más adelante en Control biológico aumentativo en la Argentina.

Figura 10.3

Número de especies de artrópodos exóticos introducidos en la Argentina por cultivo



Nota. Tomado y adaptado de Greco et al. (2020).

Por último, cabe señalar que Cédola et al. (2021) han aplicado la metodología de evaluación de riesgos ambientales (ERA) propuesta por Paula et al. (2021) para analizar retrospectivamente los posibles efectos negativos en especies no blanco de 15 agentes de control biológico que fueron importados (12 parasitoides y tres depredadores) en Argentina. Mediante este análisis demostraron que algunas de las especies que fueron importadas podrían tener efectos negativos en especies no objetivo, tales como efectos adversos sobre enemigos naturales nativos, reducción de la herbivoría de agentes de control biológico de malezas, y reducción de especies

valiosas, por lo cual sería necesaria una investigación de campo para determinar si realmente alguno de estos efectos está ocurriendo.

Control biológico aumentativo en la Argentina

La estrategia de control biológico aumentativo por parasitoides y depredadores tiene muy escaso desarrollo en la Argentina. La mayoría de los casos son experimentales o no comerciales. Existe una única compañía argentina, Brometán SRL (<https://brometan.com.ar/>), asociada a una de las principales biofábricas del mundo que es la empresa Biobest, que vende agentes de control biológico para la actividad agrícola. Esta biofábrica comercializa el depredador *O. insidiosus* para controlar a *F. occidentalis* (Pergande), el parasitoide *A. colemani* Viereck para áfidos y el ácaro *A. swirskii* (Acari: Phytoseiidae) para moscas blancas. Cada provincia debe otorgar el permiso correspondiente para la liberación aumentativa de estos agentes. En la provincia de Buenos Aires, lo hace la Dirección de Flora y Fauna que depende del Ministerio de Desarrollo Agrario. En el área de la producción pecuaria, la biofábrica Insectarios SRL (<https://insectarios.com.ar/>) vende *S. endius*, un parasitoide de pupas de moscas, para controlar moscas en granjas avícolas y de producción porcina.

Una experiencia en cultivos extensivos ha sido con el parasitoide *Cotesia flavipes* Cameron (Hymenoptera: Braconidae), que ataca a la principal plaga de maíz y caña de azúcar, *Diatraea saccharalis* (Lepidoptera: Pyralidae). Esta especie fue criada entre 2001 y 2009 en instalaciones de un centro de investigación de la provincia de Tucumán (CIRPON), para proveer a los productores de caña de azúcar de la región del noroeste argentino. Desde 2008, es criado masivamente en el establecimiento e ingenio azucarero Seaboard: Energías Renovables y Alimentos SRL para su autoabastecimiento.

En la provincia de Entre Ríos, una empresa citrícola, Citrícola Ayuí SA, desarrolló instalaciones para la cría masiva de parasitoides del género *Aphytis* para controlar a la plaga *Aonidiella aurantii* (Maskell) (Hemiptera: Diaspididae) en cultivos de naranja, e implementó con éxito liberaciones de este parasitoide hasta 2014.

El ácaro depredador *N. californicus*, importado desde Países Bajos fue liberado en pimientos (S. Cáceres, Corrientes, 2012, comunicación personal) y en frutilla durante 2007 y 2008, para controlar a *T. urticae*, aunque estas liberaciones fueron consideradas como no exitosas. El parasitoide *E. formosa*, criado en el IMyZA, fue liberado para controlar a *Bemisia. tabaci* (Gennadius) (Hemiptera:Aleyrodidae) en pimientos, cucurbitáceas, tomate y tomate peruano (*Physalis* sp.), en invernáculos de la provincia de Corrientes. Sin embargo, los resultados indicaron que no redujo suficientemente al complejo de *B. tabaci*. El INTA también realizó liberaciones experimentales de *Trichogramma nerudai* Pintureau y Gerding y *Trichogrammatoidea bactrae* Nagaraja para el control de *P. absoluta* en tomate y se obtuvieron tasas de parasitismo variables (11,4 - 7,8 %). *Trichogramma nerudai* fue la especie más recolectada en una evaluación de post-liberación, mientras que *T. bactrae* se recuperó en un número muy bajo.

En relación con los cultivos frutales, Tortosa et al. (2014) desarrollaron un protocolo para la cría masiva de escala intermedia de los parasitoides *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) y *D. tryoni* (Cameron) (Hymenoptera: Braconidae), que fueron introducidos en Argentina en 1999 (Tabla 2.1) (Figura 2.1) para controlar a la mosca de los frutos *Ceratitidis capitata* Wied. Grandes cantidades de individuos de *D. longicaudata* fueron liberados en higueras de la provincia de San Juan en 2012, como resultado de un acuerdo entre la Planta Piloto de Procesos Industriales Microbiológicos (PROIMI, CONICET) y el estado provincial. Los resultados son promisorios y las liberaciones continúan en la actualidad.

En plantaciones de manzana y pera, el INTA ha hecho liberaciones experimentales de los enemigos naturales *Ascogaster quadridentata* Wesm., *C. externa*, las especies nativas *G. legneri*, *Mastrus ridens* Horstmann y dos especies de *Trichogramma* spp. para controlar a *C. pomonella* en la provincia de Río Negro (Cédola et al., 2021)

En la actualidad, continúan las liberaciones inoculativas, principalmente de *G. legneri*. Esta especie de parasitoide es criada masivamente en el CEMUBIO (Centro de Multiplicación de Biocontroladores), INTA Río Negro, General Roca, Río Negro. Otra especie de parasitoide, *Mastrus ridens*, es también criada en el Instituto de Sanidad y Calidad Agropecuaria de Mendoza (ISCAMEN), y liberada para controlar la misma plaga en plantaciones de pera, membrillo, nuez y manzana. El establecimiento fue exitoso, pero no se logró un parasitismo de *C. pomonella* mayor al 10 % (Cédola et al. (2021)

Control biológico por conservación en la Argentina

El CB por conservación está muy poco desarrollado en Argentina. Esta estrategia requiere fortalecer tres acciones fundamentales para su implementación: (I) profundizar el conocimiento de la diversidad vegetal que es útil para el desarrollo, supervivencia y fecundidad, así como refugio de especies de parasitoides y depredadores claves en diferentes sistemas agrícolas, (II) desarrollar protocolos para la reducción de la frecuencia de uso de los plaguicidas y búsqueda de selectividad de los mismos, y (III) conocer sobre alimentos alternativos y suplementarios para los parasitoides y depredadores claves en cada sistema agrícola.

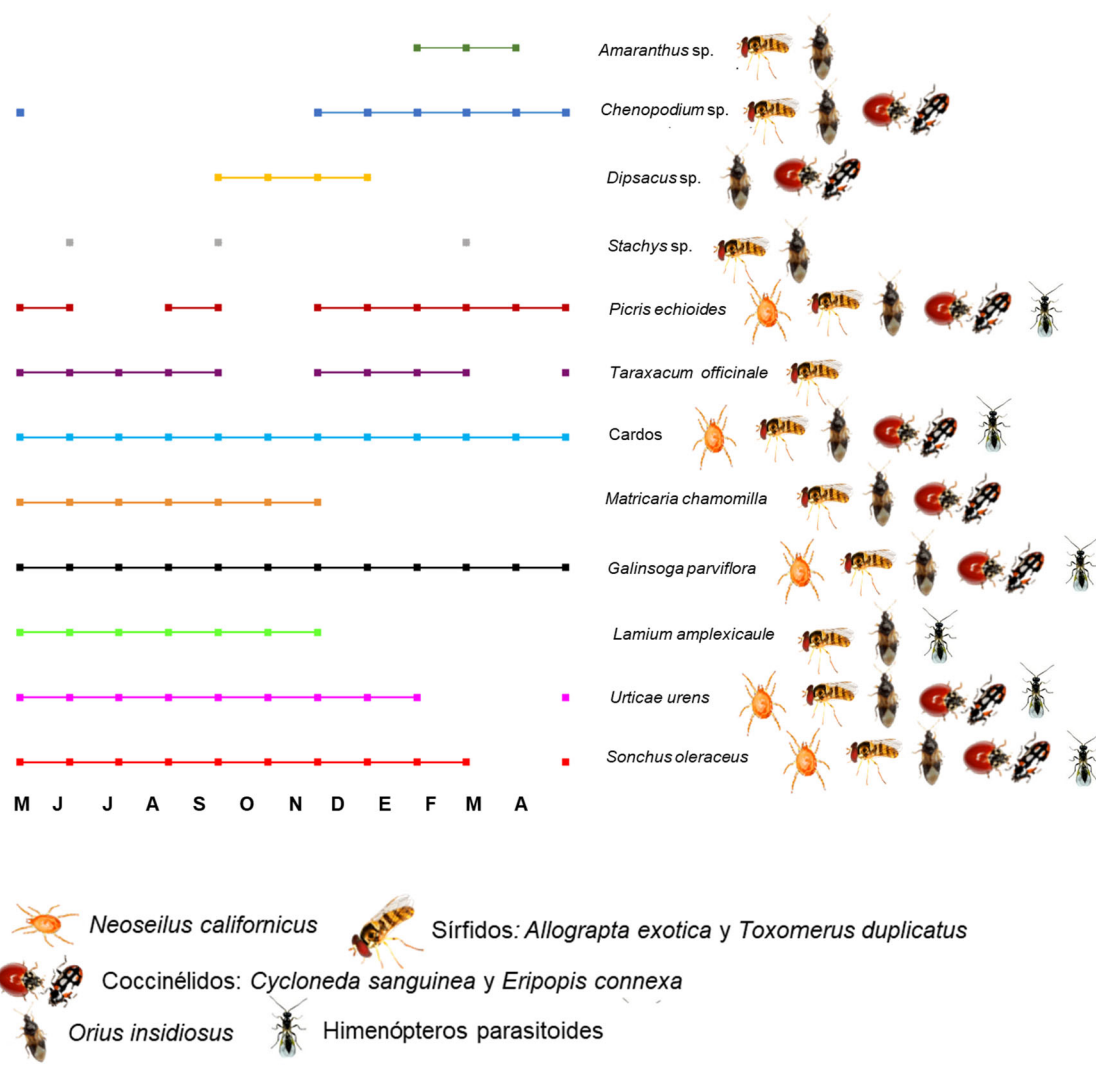
(I) En relación a la diversidad vegetal funcional se han obtenido conocimientos muy valiosos en distintos cultivos:

- Sistema abierto de cría de *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson) para el manejo de *Aphis craccivora* Koch en alfalfa y cultivos hortícolas en la provincia de Santa Fe, basado en el cultivo de *Araujia* spp. como plantas hospederas alternativas, donde el parasitoide ataca a otro áfido que no es considerado plaga (Zumoffen et al., 2015).
- En plantaciones de manzanos, el número de enemigos naturales y su diversidad aumentaron con la presencia de cultivos de cobertura, mientras que con el uso de agroquímicos sus poblaciones disminuyeron (Fernández et al., 2008).

- En olivares, la presencia de parasitoides y depredadores de cochinillas y moscas blancas es favorecida a través del manejo de vegetación adyacente a los cultivos (M. Holgado, Misiones, 2015, comunicación personal).
- Se ha estudiado el control de plagas ejercido por las comunidades de arañas que habitan los agroecosistemas de soja. En este sentido se han explorado la diversidad y los gremios que conforman estas comunidades, así como el efecto de la disponibilidad de presas, la presencia de refugios y la susceptibilidad a diferentes agroquímicos, sobre su importancia como agentes de control biológico. En varios de estos estudios se brindan pautas para su conservación (Benamú et al., 2010).
- Gugole Ottaviano et al. (2015) encontraron que *Urtica urens* L., *Lamium amplexicaule* L. y *Sonchus oleraceus* L. podrían promover la persistencia de *N. californicus* en otoño e invierno, cuando la densidad de la araña *T. urticae* es baja en frutilla, ofreciendo trips y polen como alimentos alternativos; mientras que en verano, la presencia de *Convolvulus arvensis* L. y *Galega officinalis* L. le permitirían a este depredador sobrevivir cuando el ciclo del cultivo llega a su fin y las presas son escasas.
- Salas Gervassio et al. (2016) identificaron a la berenjena (*Solanum melongena* L.) y cuatro especies silvestres (*Nicotiana glauca* Graham, *Salpichroa origanifolia* (Lam.) Baill., *Solanum americanum* Mill. y *Solanum sisymbriifolium* Lam.) atacadas por *P. absoluta*, la principal plaga del cultivo de tomate. Sin embargo, estas plantas también sostienen un complejo de parasitoides que alcanzan un 65% de parasitismo en el Cinturón Hortícola Platense, ubicado en el NE de la provincia de Buenos Aires. Además, en esta vegetación se produce una ajustada sincronización entre *P. absoluta* y uno de sus principales enemigos naturales, el endoparásitoide larval *Pseudapanteles dignus*.
- Díaz, BM. 2020. En la Estación Experimental Agropecuaria Concordia, de INTA, se realizaron ensayos incorporando aliso (*Lobularia maritima*) para promover artrópodos benéficos como “franjas florales temporales” asociadas a cultivos de lechuga. Se implementó un diseño, en el cual la “planta banco o insectario” se instaló en forma de corredor formado por una línea de aliso a lo largo del lateral del invernadero; y otro diseño que permite minimizar la superficie ocupada por la “planta insectario” dentro del área productiva, que consiste en colocar a las mismas en los extremos de los camellones y en la mitad de cada camellón. Entre los depredadores que la planta atrae se destacan las “moscas de las flores” o “sírfidos”, la “chinche pirata” (*Orius*), la chinche depredadora *Nabis* sp., adultos de vaquitas, la avispa *Polybia* sp., las moscas de la familia Tachinidae. Cuando se adiciona una especie floral a cultivos hortícolas es necesario tener en cuenta que los recursos de polen y néctar que ofrece pueden atraer a especies que se comporten como plaga de los cultivos asociados. En este caso, la planta banco pertenece a la familia de las brasicáceas y por lo tanto no se recomendaría como planta acompañante de cultivos de la misma familia botánica como son: rúcula, repollos, repollitos de brucas, coliflor, brócoli, etc. por compartir la plaga clave de esta familia botánica como es la “polilla del repollo” (*Plutella xylostella*) (Lepidoptera: Plutellidae)

(Figura 8a), que se alimenta de sus hojas. También debe considerarse que el aliso provee recursos tróficos para otros insectos que pueden causar daños a los cultivos acompañantes, tal como *Hymenia prospectalis* cuyas larvas son plagas ocasionales de acelga, y los coleópteros *Diabrotica speciosa* (Coleoptera: Crysomelidae), *Lagria villosa* (Coleoptera: Tenebrionidae). Los autores sugieren que la planta de aliso contribuye a los servicios ecosistémicos de regulación de plagas (control biológico) y a la polinización. Al tener floración continua en condiciones de invernadero hacen factible su incorporación asociada a cultivos hortícolas, especialmente de hoja, siempre considerando que no sean de su misma familia botánica (Brassicaceas). Esta tecnología de bajo impacto ambiental aporta a la producción hortícola convencional, agroecológica u orgánica la posibilidad del control biológico por conservación, mediante el manejo de la diversidad vegetal.

- El grupo de Ecología de plagas y Control Biológico del CEPAVE analizó la presencia de varias especies de enemigos naturales de arañuelas, trips y áfidos, que son plagas claves en los cultivos hortícolas, en 12 plantas de la vegetación silvestre presente en los predios del Cinturón Hortícola de La Plata. Los enemigos naturales seleccionados para el estudio fueron: *N. californicus*, la chinche depredadora de trips *O. insidiosus*, el depredador de moscas blancas y la polilla del tomate *T. cucurbitaceus* y los enemigos naturales de áfidos: los depredadores *E. connexa* y *C. sanguinea*, *A. exotica* y *Toxomerus duplicatus* (Wiedemann) (Diptera: Syrphidae), e himenópteros parasitoides, principalmente de áfidos.

Figura 10.4*Plantas silvestres que alojan enemigos naturales de plagas*

Nota. Presencia temporal de 12 plantas muestreadas en los alrededores de los cultivos, en el cinturón hortícola de La Plata. Los depredadores y parasitoides registrados son claves para las principales plagas

En la Figura 10.4 puede observarse la distribución temporal de las plantas analizadas y los enemigos que alojan, lo que sugiere una continuidad de recursos para los enemigos naturales, por fuera de los cultivos. También es importante considerar las especies de herbívoros que estas plantas alojan como presas u hospedadores de los enemigos naturales, para evaluar si son potenciales plagas en los cultivos cercanos, lo cual se encuentra en la etapa de análisis (Greco et al., 2023)

(II) En relación con la disminución de la frecuencia de aplicaciones de plaguicidas para la conservación de agentes de control biológico, se ha generado información específica. Por ejemplo, se desarrolló un programa para el control de *T. urticae* en cultivos de frutilla en la

provincia de Buenos Aires con el ácaro depredador *N. californicus* que consiste en el monitoreo de ambas especies desde el comienzo del ciclo del cultivo, y el uso de una tabla de decisión antes de aplicar acaricidas (Figura 10.5). Este programa se elaboró en base a: (1) un modelo que relaciona la densidad de ácaros por folíolo con la presencia-ausencia de ambas especies, basado en la coincidencia espacial presa-depredador, (2) la tasa de incremento de la plaga, y (3) el tiempo que le lleva a la población de la plaga alcanzar el nivel de daño económico, partiendo de distintas densidades iniciales de ambas poblaciones. Con este plan de manejo se alcanza una reducción significativa de aplicaciones de acaricidas, favoreciendo la supervivencia de los depredadores y por ende el control biológico (Greco et al., 2023)

Figura 10.5
Control biológico de Tetranychus urticae por conservación del depredador Neoseiulus californicus



NÚMERO DE FOLÍOLOS CON ARAÑUELA	ACCIÓN	
	Si HAY depredadores	Si NO HAY depredadores
MENOS DE 30	Volver a monitorear a los 14 días	Volver a monitorear a los 7 días
ENTRE 30 Y 50	Volver a monitorear a los 7 días	Aplicar un acaricida selectivo y volver a monitorear a los 7 días

**MÁS
DE 50**

**Aplicar un acaricida
selectivo y volver a
monitorear a los 7 días**

**Aplicar un acaricida
selectivo
y volver a monitorear a
los 7 días**

Nota. Esquema de monitoreo sistemático (arriba) y Tabla de decisión (abajo), para implementar el Plan de manejo de la arañuela *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) mediante conservación del depredador, *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae). Tomado y adaptado de Greco et al. (2011).

Por otra parte, la selectividad de ciertos insecticidas se evalúa considerando efectos letales y subletales sobre varios enemigos naturales. Por ejemplo, se demostró que todos los estados de desarrollo del coccinélido *E. connexa* (Fogel et al., 2013; 2016), y los estados de pupa y adulto de *Eretmocerus mundus* Mercet son susceptibles a varios formulados con insecticidas (Francesena et al., 2012; 2017). Por otra parte, la crisopa *C. externa* mostró una tolerancia natural a varios piretroides (Haramboure et al., 2010; 2013).

(III) Con respecto a la provisión de suplementos nutricionales a los enemigos naturales, esta metodología es actualmente usada en la producción orgánica para el control de las cochinillas *Pseudococcus viburni* (Signoret) y *Diaspidiotus perniciosus* (Comstock) en plantaciones de peras en Río Negro. La técnica consiste en el suministro a los Neuroptera de soluciones azucaradas enriquecidas con levadura de cerveza a fin de favorecer su acción.

En un estudio de laboratorio, se determinó la supervivencia, el tiempo de desarrollo y la reproducción de *N. californicus* cuando se crió con polen de *Typha angustifolia*, con la presa *T. urticae* o con una dieta combinada de ambos alimentos. Los resultados sugieren que complementar una dieta para este ácaro depredador con polen de *T. angustifolia* no mejoraría los parámetros poblacionales. Sin embargo, en ausencia de ácaros, proporcionar polen comercial podría ayudar a mantener las poblaciones de *N. californicus* en el campo (Pascua et al., 2020).

Referencias

- Alstad, D. (2001). *Basic Populus Models of Ecology*. Prentice Hall, Uper Saddle River, NJ.
- Ameixa, O.M., Šipoši J., Burda M et al. (2019) Factors influencing the introduction and spread of *Harmonia axyridis* in the Iberian Peninsula. *Biol Invasions*, 21, 323–331.
- Andow, D.A. y Paula, D.P. (2023). Estimating predation rates from molecular gut content analysis. *Mol. Ecol. Resour.*, 23, 1023-1033, DOI 10.1111/1755-0998.13769
- Andow, D.A. y Paula, D.P. (2024). Estimating relative per capita predation rates from molecular gut content analysis. *Biological Control* 192, 105499.
- Asgari, F., Sarraf Moayeri, H.R., Kavousi, A., Enkegaard, A. y Chi, H. (2020). Demography and mass rearing of *Amblyseius swirskii* (Acari: Phytoseiidae) fed on two species of stored product mites and their mixture. *Journal of Economic Entomology*, 1-9. <https://doi.org/10.1093/jee/toaa187>
- Askew, R.R. y Shaw, M.R. (1986). Parasitoid communities: their size, structure, and development. In: J. Waage y D. Greathead (Eds.), *Insect Parasitoids*. Academic Press, London, pp. 225 - 264.
- Bale, J.S., van Lenteren, J.C. y Bigler, F. (2008). Biological control and sustainable food production. *Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. B*, 363, 761-776.
- Barbosa P. (Ed). (1998). *Conservation biological control*. Academic Press. San Diego, EE.UU.
- Begon M., Mortimer M. y Thompson, D.J. (1996). *Population Ecology, An Unified Study of Animals and Plants*. 3º Edition. Blackwell Science Ltd. Oxford.
- Bell, W.J. (1990). Searching behavior patterns in insects. *Annual Review of Entomology*, 35, 447-67.
- Bellefeuille, Y., Fournier, M. y Lucas E. (2019). Evaluation of two potential biological control agents against the foxglove aphid at low temperatures. *Journal of Insect Science*, 19, 1-8.
- Bellows, T.S. y Fisher, T.W. (eds.). (1999). *Handbook of Biological Control. Principles and Applications of Biological Control*. Academic Press.
- Bigler, F., Babendreier, D. y Kuhlmann, U. (2006). *Environmental Impact of Invertebrates for Biological Control of Arthropods. Methods and risk assessment*. CAB International, Wallingford, UK.
- Bouvet, J.P.R., Urbaneja, A. y Monzó, V. (2021). Aphid predators in citrus crops: the least voracious predators are the most effective. *Journal of Insect Science*, 94, 321-333.
- Brown, P.M.J. y Roy H.E. (2018). Native ladybird decline caused by the invasive harlequin ladybird *Harmonia axyridis*: evidence from a long-term field study. *Insect Conservation and Diversity*, 11, 230–239.
- Bueno, VHP. (2009). *Controle biológico de pragas*. Editora UFLA, Lavras, Brasil.
- Byrne, F.K. y Toscano, N.C. (2006) Detection of *Gonatocerus ashmeadi* (Hymenoptera: Mymaridae) parasitism of *Homalodisca coagulata* (Homoptera: Cicadellidae) eggs by polyacrylamide gel electrophoresis of esterases. *Biological Control*, 36, 197-202. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2005.07.008>

- Camacho-Cervantes M, Ortega-Iturriaga A. y del-Val E. (2017). From effective biocontrol agent to successful invader: the harlequin ladybird (*Harmonia axyridis*) as an example of good ideas that could go wrong. *PeerJ* 5:e3296.
- Carton, Y. (2005). Réaumur (1683–1757): the discoverer of parasitoids in France. *Biological Control*, 32, 40–48.
- Cédola C., Luna, M.G., Achinelly, M.F. y Sánchez, N.E. (2021). Contributions to improve current environmental risk assessment procedures of generalist arthropod biological control agents (GABCAs) in Argentina. *BioControl*, 66, 153 - 166.
- Cock, M.J.W., Murphy, S.T. y Kairo, M.T.K. et al. (2016). Trends in the classical biological control of insect pests by insects: an update of the BIOCAT database. *BioControl* 61, 349–363. <https://doi.org/10.1007/s10526-016-9726-3>
- Coll, M y Guershon, M. (2002). Omnivory in terrestrial arthropods: mixing plant and prey diets. *Annu Rev Entomol.*, 47, 267-97. doi: 10.1146/annurev.ento.47.091201.145209. PMID: 11729076.
- Coll, M. (1996). Feeding and ovipositing on plants by an omnivorous insect predator. *Oecologia* 105, 214–220. <https://doi.org/10.1007/BF00328549>
- Cônsoli, F. y Parra, J.R. (1999). Egg laying and development of different strains of *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in artificial eggs. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 28. 10.1590/S0301-80591999000100019.
- Cotes, A.M. (2018). *Control biológico de fitopatógenos, insectos y ácaros*. Agrosavia, Colombia.
- D'Auro, F., Luna, M.G., y Liljesthröm, G.G. (2021). Functional response and egg distribution among hosts by *Pseudapanteles dignus*, a larval endoparasitoid of *Tuta absoluta*. *Journal of Applied Entomology* DOI: 10.1111/jen.12889
- Dahlsten, D.L. y Hall, R.W. (1999). Biological control of medical and veterinary pests. En: T.S. Bellows y T.W. Fisher (eds) *Handbook of biological control: principles and applications of biological control* (pp. xx-xx). Academic Press.
- Day, W.H. A., Eaton, T., Romig, R.F., Tilmon, K.J., Mayer, M. y Dorsey, T. (2003). *Peristenus digoneutis*, a parasite of *Lygus lineolaris* in northeastern alfalfa, and the need for research on other crops. *Entomological News*, 114, 105–111.
- De Bach, P. y Rosen, D. (1991). The natural enemies. En: *Biological control by natural enemies* (pp. 35-87). Cambridge University Press.
- De Clercq, P. y Bale, J.S. (2011) Risks of invertebrate biological control agents—*Harmonia axyridis* as a case study. In: Ehlers R-U (ed) *Regulation of biological control agents in Europe*. Springer, Dordrecht, pp 243–255.
- De Clercq, P., Mason P.G. y Babendreier, D. (2011). Benefits and risks of exotic biological control agents. *BioControl*, 56, 681–698.
- DeBach, P. (1964). *Biological Control of Insect Pests and Weeds*. Reinhold, New York.
- DeBach, P. (1974). *Biological control by natural enemies*. Cambridge University Press. Cambridge.

- Dhang, P. (2011). *Urban pest management: An environmental perspective*. CABI Publishing.
- Díaz-Lucas, M.F., Maza, N., Kirschbaum, D.S., Rocca, M. y Greco, N.M. (2024). The potential of the hoverfly *Allograpta exotica* as a biological control agent of the strawberry aphid *Chaetosiphon fragaefolii*. *Journal of Applied Entomology*, 148, 191–198. <https://doi.org/10.1111/jen.13220>
- Digma, J.R., Sumaldeb, A.C. y Salibay, C.C. (2019) Laboratory evaluation of predation of *Toxorhynchites amboinensis* (Diptera: Culicidae) on three mosquito vectors of arboviruses in the Philippines. *Biological Control*, 137, 104009.
- Dindo, M.L. y Nakamura, S. (2018) Oviposition Strategies of Tachinid Parasitoids: Two Exorista Species as Case Studies. *International Journal of Insect Science*, 10. <https://doi.org/10.1177/1179543318757491>
- Dreistadt, S.H. y Hagen, K.S. (1994). Classical Biological Control of the Acacia Psyllid, *Acizzia uncatoidea* (Homoptera: Psyllidae), and Predator-Prey-Plant Interactions in the San Francisco Bay Area. *Biological Control*, 4, 319-327. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.104009>
- Drooz, A.T., Bustillo, A.E., Fedde, G.F. y Fedde, V.H. (1977). North American egg parasite successfully controls a different host genus in South America. *Science*, 197, 390-1.
- Ehlers, R-U. (2003). Biocontrol nematodes. En *Environmental Impacts of Microbial Insecticides*, ed. HMT Hokkanen, AE Hajek, pp. 177–220. Dordrecht: Kluwer.
- Eilenberg, J. (2006). Concepts and visions of biological control. En Eilenberg, J. y Hokkanen, H. M. T. (Eds) *An Ecological and Societal Approach to Biological Control*. Springer, Dordrecht, The Netherlands. 322 pp.
- Eilenberg, J., Hajek, A. y Lomer, C. (2001). Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl*, 46, 387-400.
- Eubanks, M.D. y Denno, R.F. (1999). The ecological consequences of variation in plants and prey for an omnivorous insect. *Ecology*, 80, 1253–1266.
- Fanti, P. y Bradleigh Vinson, S. (2000). In vitro rearing of *Muscidifurax zaraptor* (Hymenoptera: Pteromalidae) on artificial diets with devoid of insect material. *Biological Control*, 18(1), 49-54.
- Fatouros, N.E., Lucas-Barbosa, D., Weldegergis, B.T., Pashalidou, F.G., van Loon, J.J., Dicke, M., Harvey, J.A., Gols, R. y Huigens, M.E. (2012). Plant volatiles induced by herbivore egg deposition affect insects of different trophic levels. *PLoS One*, 7, e43607.
- Fernández, D.E., Cichon, L.I., Sanchez, E.E., Garrido, S.A. y Gittins, C. (2008). Effect of different cover crops on the presence of arthropods in an organic apple (*Malus domestica* Borkh) orchard. *Journal of Sustainable Agriculture*, 2, 197–211.
- Flanders, S.E. (1930) Mass production of egg parasites of the genus *Trichogramma*. *Hilgardia* 4, 465–501
- Fogel, M., Schneider, M., Desneux, N., González, B. y Ronco, A. (2013). Impact of the neonicotinoid acetamiprid on immature stages of the predator *Eriopis connexa* (Coleoptera: Coccinellidae). *Ecotoxicology*, 22, 1063–1071.

- Fogel, M., Schneider, Rimoldi, F., Ladux, L., Desneux, N. y Ronco, A. (2016). Toxicity assessment of four insecticides with different modes of action on pupae and adults of *Eriopis connexa* (Coleoptera: Coccinellidae), a relevant predator of the Neotropical Region. *Environmental Science and Pollution Research*, 23, 14918–14926.
- Fournier, V., Hagler, J.R., Daane, K.M., de León, J.H., Groves, R.L., Costa, H.S. y Henneberry, T.J. (2006). Development and application of a glassy-winged and smoke-tree sharpshooter egg-specific predator gut content ELISA. *Biological Control*, 37, 108–118. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2005.12.015>
- Francesena, N., Arneodo, J.D., Rocca, M. y Greco M.N. (2020). Exploring the factors involved in the absence of parasitism of *Chaetosiphon fragaefolii* by generalist parasitoids in strawberry. *BioControl*, 66, 681–692. DOI: 10.1007/s10526-020-10044-9
- Francesena, N., Rocca, M., Rizzo, E. Arneodo, J.D. y Greco, N.M. (2019). Potential of predatory Neotropical ladybirds and minute pirate bug for biological control of strawberry aphid. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 9, e20181001
- Francesena, N., Desneux, N., Campos, M.R. y Schneider, M.I. (2017). Side effects of spirotetramat on pupae and adults of a Neotropical strain of *Eretmocerus mundus* (Hymenoptera: Aphelinidae): Effects on the life parameters and demography. *Environmental Science and Pollution Research*, 24, 17719–17730.
- Francesena, N., Haramboure, M., Smagghe, G., Stadler, T. y Schneider, M.I. (2012). Preliminary studies of effectiveness and selectivity of Movento on Bemisia tabaci and its parasitoid Eretmocerus mundus. *Communications in Agricultural and Applied Biological Sciences*, 77, 727–733.
- Galli, M., Feldmann, F., Vogler, U.K. et al. (2024). Can biocontrol be the game-changer in integrated pest management? A review of definitions, methods and strategies. *J Plant Dis Prot*, 131, 265–291. <https://doi.org/10.1007/s41348-024-00878-1>
- García, M.F., Becerra, V.C., Reising C.E. (1999). *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera, Coccinellidae). Estudio biológico. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias*, 31, 85–91.
- Gardiner, M., Burkman, C. y Prajzner, S. (2013). The Value of Urban Vacant Land to Support Arthropod Biodiversity and Ecosystem Services. *Environmental entomology*, 42, 1123–36. 10.1603/EN12275.
- Garrido, S., Cichón, L. y Fernández, D. (2007) Control biológico de carpocapsa [Biological control of carpocapsa]. *Fruticultura & Diversificación*, 54, 27–33.
- Gauld, I. y Bolton, B. (1988). *The Hymenoptera*. Oxford University Press.
- Godfray, H.C.J. (1994). *Parasitoids Behavioral and Evolutionary Ecology*. Princeton University Press Books.
- Goeden, R. (1978). Biological control of weeds. En C. Clausen (Ed.), *Introduced parasites and predators of arthropods pest and weeds: a world review* (pp- 361–374). USDA.
- Goettel, M.S. y Hajek, A.E. (2001). Evaluation of Non-target Effects of Pathogens Used for Management of Arthropods. En: *Evaluating Indirect Ecological Effects of Biological Control* (eds) Wajnberg, E., Scott, J.K. y Quimby, P.C. CAB International, 261 pp.

- Gokhman, V.E. y Kuznetsova, V.G. (2017) Parthenogenesis in Hexapoda: holometabolous insects. *J Zool Syst Evol Res.*, 56, 23–34. w DOI: 10.1111/jzs.12183
- Gontijo LM. (2019). Engineering natural enemy shelters to enhance conservation biological control in field crops. *Biol. Control*, 130, 155–163.
- González, G. (2009). Nuevas especies de *Nephaspis* Casey (Coleoptera: Coccinellidae) de Perú, Ecuador y Brasil. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, 45, 101–108.
- Gotelli, N.J. (2004). A taxonomic wish-list for community ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 359, 585–597. DOI 10.1098/rstb.2003.1443
- Greco, N.M., Cabrera Walsh, G. y Luna M.G. (2020). Biological Control in Argentina. En: J.C. van Lenteren, V.H.P. Bueno, M.G. Luna y Y.C. Colmenarez (eds.). *Biological Control in Latin America and the Caribbean: Its Rich History and Bright Future*. CAB International, Wallingford, Oxfordshire, UK, 21-42. ISBN-13: 9781789242430.
- Greco, N.M.; G.G. Liljesthröm; M.F. Gugole Ottaviano; N. Cluigt; M.F. Cingolani; J.C. Zembo y N.E. Sánchez. (2011). Pest management plan for *Tetranychus urticae* based on the natural occurrence of *Neoseiulus californicus* (Acari: Tetranychidae, Phytoseiidae) in strawberry. *International Journal of Pest Management*, 57, 299-308.
- Grez, A.A., Zaviezo, T., Roy, H.E. et al. (2016). Rapid spread of *Harmonia axyridis* in Chile and its effects on local coccinellid biodiversity. *Diversity and Distribution*, 22, 982–994.
- Gugole Ottaviano, M.F., Cédola, C.V., Sánchez, N.E. y Greco, N.M. (2015). Conservation biological control in strawberry: effect of different pollen on development, survival, and reproduction of *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology*, 67(4), 507-521.
- Gurr, G.M., Wratten, S.D., Landis, D.A. y You, M. (2017). Habitat management to suppress pest populations: progress and prospects. *Annual Review of Entomology*, 62, 91–109.
- Gurr, G.M., Barlow, N.D., Memmott, J., Wratten, S.D. y Greathead D.J. (2000). A History of Methodological, Theoretical and Empirical Approaches to Biological Control. En Gurr, G. M. y Wratten, S. D. (eds) *Biological Control: Measures of Success*. Springer.
- Gutierrez, A.P., Caltagirone, L.E. y Meikle, W. (1999). Evaluation of results. Economics of biological control. En: T.S. Bellows y T.W. Fisher (eds) *Handbook of biological control: principles and applications of biological control* (pp. 243–252). Academic Press.
- Haan, N.L., Zhang, Y. y Landis, D.A. (2020). Predicting landscape configuration effects on agricultural pest suppression. *Trends in Ecology and Evolution*, 35, 75–186.
- Haeselbarth, E. (1979). Zur Parasitierung der Puppen von Forleule (*Panolis flammea* [Schiff]), Kiefernspanner (*Bupalus piniarius* [L.]) und Heidelbeerspanner (*Borania bistortata* [Goeze]) in bayerischen Kiefernwäldern. Teil 1. *Z. Ang. Entomol.*, 87, 186-202.
- Hagen, K.S., Mills, N.J., Gordh, G. & Mcmurtry, J.A. (1999). Terrestrial arthropod predators of insect and mite pests. In: Bellows, T.S., Fisher, T.W. (Eds.). *Handbook of biological control. Principles and Applications of Biological Control* (pp. 383-461). Academic Press.
- Haramboure, M., Francesena, N., Reboredo, G.R., Smagghe, G., Alzogaray, R.A. and Schneider, M.I. (2013) Toxicity of Cypermethrin on the Neotropical lacewing *Chrysoperla*

- externa* (Neuroptera: Chrysopidae): behavior disruption and recovery capacity. *Communications in Agricultural and Applied Biological Sciences*, 72, 339–344.
- Haramboure, M., Mirande, L., Smaghe, G., Pineda, S. and Schneider, M.I. (2010) Compatibility of a *Melia azedarach* extract with *Eriopis connexa* (Coleoptera: Coccinellidae). *Communications in Agricultural and Applied Biological Sciences*, 75, 373–378.
- Harvey, J.A., Poelman, E.H. y Tanaka, T. (2013). Intrinsic Inter- and Intraspecific Competition in Parasitoid Wasps. *Annual Review of Entomology*, 58, 333–51.
- Hassell, M.P. y Southwood, T.R.E. (1978). Foraging Strategies of Insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 9: 75-98.
- Hawkins, B.A. y Cornell, H.V. (2004). *Theoretical Approaches to Biological Control*. Cambridge University Press.
- Hawkins, B.A. (1994). *Pattern and process in host-parasitoid interactions*. Cambridge University Press.
- Heimpel, G.E. y Cock, M.J.W. (2018). Shifting paradigms in the history of classical biological control. *BioControl*, 63, 27–37.
- Heimpel, G.E. y Mills, N. (2017). *Biological Control: Ecology and Applications*. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press.
- Hemptinne, J.L., Doucet, J.L. y Gaspar, C. (1993). How do ladybirds and syrphids respond to aphids in the field. *Bulletin IOBC/WRPS*, 17(4), 101-111.
- Hemptinne, J.L., Dixon, A.F.G. y Coffin, J. (1992). Attack strategy of ladybird beetles (Coccinellidae): factors shaping their numerical response. *Oecologia*, 90, 238-245.
- Hodek, I., van Emden, H.F. y Honěk, A. (2012). *Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae)*. Blackwell Publishing Ltd.
- Hodek, I. y Evans, E.W. (2012). Food Relationships. En I. Hodek, H.F van Emden y A. Honěk (eds.), *Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae)* (pp. 141-274). Blackwell Publishing Ltd.
- Holland, J., Jeanneret, P., Moonen, A.C., Van der Werf, W., Rossing, W., Antichi, D., Entling, M., Giffard, B., Helsen, H.H.M., Szalai, M., Rega, C., Gibert, C. y Veromann, E. (2020). Approaches to identify the value of seminatural habitats for conservation biological control. *Insects*, 195. 10.3390/insects11030195.
- Holling, CS. (1959). Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Entomol.*, 91, 385-398.
- Hoogendoorn, M. y Heimpel, G.E. (2001) *Molecular Ecology*, 10, 2059–2067. doi: 10.1046/j.1365-294x.2001.01316.x. PMID: 11555249.
- Hussey, N.W. y L. Bravenboer. (1971). Control of pests in glasshouse culture by the introduction of natural enemies. En *Biological Control* (pp. 195-216). Huffaker, C.B. (Ed.). Plenum Press, New York.

- Iuliano, B. y Gratton, C. (2020). Temporal Resource discontinuity for conservation biological control: from field to Landscape scales. *Frontiers in Sustainable Food Systems*. doi: 10.3389/fsufs.2020.00127.
- Jacas, J.A. y Urbaneja, A. (2008). *Control biológico de plagas agrícolas*. Phytoma. España.
- Jaenike, J. (1978). On optimal oviposition behavior in phytophagous insects. *Theoretical Population Biology*, 14, 350-356.
- Jahnke, S. M., da Silva, G.S. y Johnson, N.F. (2024) Influence of the management of rice crops and wild vegetation on the diversity of Scelionidae egg parasitoids of Pentatomidae. *BioControl*, 69, 507–517.
- Jervis, M.A., Ellers, J. y Harvey, J.A. (2008) Resource Acquisition, Allocation, and Utilization in Parasitoid Reproductive Strategies. *Annual Review of Entomology*, 53, 361-385. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.53.103106.093433>
- Kalile, M.O., Cardoso, A.C., Pallini, A., Fonseca, M.M., Elliot, S.L., Filho, V.S., Carvalho, T. da S., Janssen, A. (2020) A predatory mite as potential biological control agent of *Diaphorina citri*. *BioControl* 66, 237–248. <https://doi.org/10.1007/s10526-020-10061-8>.
- Koch, R.L. y Galvan, T.L. (2008). Bad side of a good beetle: the North American experience with *Harmonia axyridis*. *Biocontrol*, 53, 23–35.
- Koul, O. y Dhaliwal, G.S. (2003). *Predators and Parasitoids*. CRC Press.
- Krebs, C. (2008). *The ecological world view*. University of California Press.
- Legner, E.F. y Gordh, G. (1992) Lower Navel Orange worm (Lepidoptera: Phycitidae) Population Densities Following Establishment of *Goniozus legneri* (Hymenoptera: Bethyridae) in California. *Journal of Economic Entomology*, 85, 2153–2160. <https://doi.org/10.1093/jee/85.6.2153>
- Liljesthöm, G.G. y Bouvet, J.P.R. (2014). Variaciones numéricas de *Diaphorina citri* Kuwayama (Sternorrhyncha: Psyllidae) y del Ectoparasitoide *Tamarixia radiata* (Waterston) (Hymenoptera: Eulophidae) en una plantación de naranjos de Entre Ríos, Argentina. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Cuyo*, 46(1), 1-14.
- Lommen, S.T.E., de Jong, P.W., Pannebakker, B.A. (2016) It is time to bridge the gap between exploring and exploiting: prospects for utilizing intraspecific genetic variation to optimize arthropods for augmentative pest control – a review. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, <https://doi.org/10.1111/eea.12510>.
- Loomans, A. (2021). Every generalist biological control agent requires a special risk assessment. *BioControl* 66, DOI: 10.1007/s10526-020-10022-1
- Losey, J.E. y Denno, R.F. (1998). The escape response of pea aphids to foliar-foraging predators: Factors affecting dropping behaviour. *Ecological Entomology*, 23, 53-61. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.1998.00102.x>
- Louda, S.M., Arnett, A.E., Rand, T. A. y Russell, F.L. (2003). Invasiveness of some biological control insects and adequacy of their ecological risk assessment and regulation. *Faculty Publications in the Biological Sciences*. 99. [tps://digitalcommons.unl.edu/bioscifacpub/99](https://digitalcommons.unl.edu/bioscifacpub/99)

- Luft, E., Luna, M.G., Galise, G., Speranza, S. y Virla, E. (2015). Mortalidad natural de huevos de la polilla del tomate, *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) en Argentina e Italia, y primera mención de *Encarsia porteri* (Mercet) (Hymenoptera: Aphelinidae) afectando sus poblaciones. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias de la UNCuyo* 47, 219-229.
- Luna, M.G. y Sánchez, N.E. (1999). Parasitoid assemblages of soybean defoliator Lepidoptera in northwestern Buenos Aires Province, Argentina. *Agricultural and Forestry Entomology*, 1, 255-260.
- Luna, M.G., Sánchez, N.E. y Pereyra, P.C. (2007). Parasitism of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) by *Pseudapanteles dignus* (Hymenoptera: Braconidae) under Laboratory Conditions. *Environmental Entomology* 36, 887-893.
- Luna, M.G., Desneux, N. y Schneider, M.I. (2016) Encapsulation and self-superparasitism of *Pseudapanteles dignus* (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). *PLoS ONE* 11(10): e0163196. doi:10.1371/journal.pone.0163196.
- Lundgren, J.G., Fergen, J.K. y Riedell, W.E. (2008). The influence of plant anatomy on oviposition and reproductive success of the omnivorous bug *Orius insidiosus*. *Animal Behavior*, 75, 1495–1502.
- McClay, A., Cock, M.J.W., Duan, J.J. y Liu, M. (2021). Biological control successes and failures: North American region. En P.G. Mason (Ed.), *Biological Control: Global Impacts, Challenges and Future Directions of Pest Management* (pp. 467-502). CSIRO Publishing, Australia.
- McMurtry, J.A., De Moraes, G.J. y Sourassou, N.F. (2013). Revision of the lifestyles of phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) and implications for biological control strategies. *Systematic & Applied Acarology*, 18(4), 297–320. <http://dx.doi.org/10.11158/saa.18.4.1>
- Meineke, E.K., Dunn, R.R., Sexton, J.O, Frank, S.D. (2013) Urban Warming Drives Insect Pest Abundance on Street Trees. *PLoS ONE* 8(3): e59687. doi:10.1371/journal.pone.0059687
- Mendes, S.M., Bueno, V.H.P., Argolo, VM y Silveira, LCP. (2022). Type of prey influences biology and consumption rate of *Orius insidiosus* (Say) (Hemiptera, Anthocoridae). *Rev. Bras. entomol.* 46, <https://doi.org/10.1590/S0085-56262002000100012>
- Michaud, J.P. (2002). Invasion of the Florida citrus ecosystem by *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) and asymmetric competition with a native species, *Cycloneda sanguinea*. *Environmental Entomology*, 31, 827–835.
- Mills, N. (1992). Parasitoid guilds, life-styles, and host-ranges in the parasitoid complexes of tortricoid hosts (Lepidoptera: Tortricidae). *Environmental Entomology*, 21, 230-239
- Mills, N. (1993). Species richness and structure in the parasitoid complexes of tortricoid hosts. *Journal of Animal Ecology*, 62, 45-58.
- Mills, N. (1994). Parasitoid Guilds: Defining the Structure of the Parasitoid Communities of Endopterygote Insect Hosts. *Environmental Entomology*, 23, 1066–1083. <https://doi.org/10.1093/ee/23.5.1066>

- Mirande, L., Desneux, N., Haramboure, M. y Schneider, M.I. (2015). Intraguild predation between an exotic and a native coccinellid in Argentina: the role of prey density. *Journal of Pest Science*, 88(1), 155 - 162.
- Molina-Rugama, A.J., Zanuncio, J.C., Torres, J.B. y Zanuncio, T.V. (1997). Longevidad y fecundidad de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) alimentado con *Musca domestica* (Diptera: Muscidae) y frijol. *Revista de Biología Tropical*, 45(3), 1125-1130.
- Morales-Ramos, J.A., Rojas, M.G., y Shapiro-Ilan, D. (2014). *Mass Production of Beneficial Organisms*. Elsevier Inc. <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-391453-8.00001-7>
- Moreno, C.E. (2011) *Métodos para medir la biodiversidad*. Manual y tesis SEA. CYTED, ORCYT UNESCO SEA. ISSN (colección): 1576 – 9526
- Morin, P.J. (2011) *Community Ecology*. Wiley-Blackwell. 2nd edition ISBN 978-1-4443-3821-8
- Murali-Baskaran, R.K., Sharma K.C., Kaushal, P., Kumar, J., Parthiban, P., Senthil-Nathan, S. y Mankin, R.W. (2018). Role of kairomone in biological control of crop pests-A review. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 101, 3e15.
- Nienstedt, K.M. y Poehling, H.M. (2004). Invertebrate predation of ¹⁵N-marked prey in semi-field wheat enclosures. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 112, 191-200.
- Nieves, E.L., Pereyra, P.C., Luna, M.G., Medone, P. y Sánchez, N.E. (2015). Laboratory population parameters and field impact of the larval endoparasitoid *Pseudapanteles dignus* (Hymenoptera: Braconidae) on its host *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) in tomato crops in Argentina. *Journal of Economic Entomology*, 108, 1553-1559.
- Ode, P.J., Vyas, D.K., y Harvey, J.A. (2022). Extrinsic Inter- and Intraspecific Competition in Parasitoid Wasps. *Annual Review of Entomology*, 67, 305–28.
- Oliva, A. (2008). Parasitoid wasps (Hymenoptera) from puparia of sarcosaprophagous flies (Diptera: Calliphoridae; Sarcophagidae) in Buenos Aires, Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 67, 139-141.
- Ovruski, S.M., Colin, C., Soria, A., Oroño, L.E. y Schliserman, P. (2003). Introducción y producción en laboratorio de *Diachasmimorpha tryoni* y *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae) para el control biológico de *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) en la Argentina [Importation and experimental mass rearing of *Diachasmimorpha tryoni* and *Diachasmimorpha longicaudata* for biocontrol of *Ceratitis capitata* in Argentina]. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 62, 49–59.
- Parra, J.R.P., Botelho, P.S.M., Correa-Ferreira, B.S. y Bento, J.M.S. (2002). *Controle biológico no Brasil. Parasitoides e depredadores*. Editora Manole Limitada, Barueri, Brasil.
- Parra, J.R.P. y Zucchi, R.A. (2004). *Trichogramma* in Brazil: feasibility of use after twenty years of research. *Neotropical Entomology*, 33(3). <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2004000300001>
- Pascua, M., Rocca, M., De Clercq, P., Greco, N.M. (2018). Host plant use for oviposition by the Insidious Flower Bug (Hemiptera: Anthocoridae). *Journal of Economic Entomology*, 112, 219–225. DOI: 10.1093/jee/toy310

- Pascua, M., Rocca, M., Greco, N. y de Clercq, P. (2020). *Typha angustifolia* L. pollen as an alternative food for the predatory mite *Neoseiulus californicus*. *Systematic and Applied Acarology*, 25, 51-62. DOI: 10.11158/saa.25.1.4
- Paula, D.P., Andow, D.A., Barratt, B.I.P., Pfannenstiel, R.S., Gerard, P.J., Todd, J.H., Zaviezo, T. Luna, M.G., Cédola, C.V., Loomans, A.J.M., Howe, A. G. Day, M.D., Ehlers, C., Green, C., Arpaia, S., Yano, E., Lövei, G.L. Hinomoto, N., Fontes, E.M.G., Pires, C.S.S., Togni, P.H.B., Nechols, J.R., Eubanks, M.D. y van Lenteren, J.C. (2020). Integrating adverse effect analysis for environmental risk assessment of exotic generalist arthropod biological control agents: a three-tiered framework. *BioControl*, 66, 113-139.
- Pineda, A. y Marcos-García, M.A. (2008). Evaluation of several strategies to increase the residence time of *Episyrphus balteatus* (Diptera, Syrphidae) releases in sweet-pepper greenhouses. *Annals of Applied Biology*, 152, 271–276.
- Polis, G.A., Myers, C.A. y Holt, R.D. (1989). The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, 297–330.
- Pons, X., Navarro, M.P., y Lumbierres, B. (2020) Experiencias de control biológico de conservación contra la mosca blanca del naranjo en Barcelona. *PHYTOMA España*, 322, 50-53.
- Postic, E., Outreman, Y., Derocles, S., Granado, C., y Le Ralec. A. (2021) Genetics of wild and mass-reared populations of a generalist aphid parasitoid and improvement of biological control. *PLoS ONE* 16(4): e0249893. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0249893>
- Prados Fernández, C. (2020) Implantación del control biológico en las áreas verdes de la Ciudad Deportiva del Real Madrid: la experiencia de Koppert. *PHYTOMA España*, 322, 54-58.
- Price, P.W., Denno, R.F., Eubanks, M.D., Finke, D.L. y Kaplan, I. (2011). *Insect Ecology: Behavior, Populations and Communities*. Cambridge University Press.
- Quicke, D.L. (1997) *Parasitic Wasps*. Springer, ISBN 10: 041258350X / ISBN 13: 9780412583506
- Ramsden, M.W., Menéndez, R., Leather, S.R., y Wäckers, F. (2015). Optimizing field margins for biocontrol services: the relative role of aphid abundance, annual floral resources, and overwinter habitat in enhancing aphid natural enemies. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 199, 94–104.
- Rand, T.A., Tylianakis, J.M., y Tcharntke, T. (2006). Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology Letters*, 9, 603–614.
- Raupp, M.J., Shrewsbury, P.M. y Herms, D.A. (2010) Ecology of Herbivorous Arthropods in Urban Landscapes. *Annual Review of Entomology* 55, 19–38. 10.1146/annurev-ento-112408-085351

- Riechert, S.E. y Bishop, L. (1990). Prey Control by an Assemblage of Generalist Predators: Spiders in a Garden Test System. *Ecology*, 71, 1441-1450. <http://dx.doi.org/10.2307/1938281>
- Rizzo, M.E., Salvo, S.A., Rocca, M. y Greco, N.M. (2023). Spatial and temporal cooccurrence among Neotropical native coccinellids and the exotic *Harmonia axyridis*. *Phytoparasitica*, 51, 89-99.
- Rizzo, S., Rocca, M. y Greco, N. (2018). Depredación intragremio coincidente de coccinélidos sobre *Aphidius matricariae* (Hymenoptera: Braconidae) en berenjena. Resumen extendido. *Acta Zoológica Lillioana*, 62 (Suplemento), 128-130.
- Rocca, M., Rizzo, M.E., Greco, N.M. y Sánchez, N. 2017. Intra and interspecific interactions between aphidophagous ladybirds: the role of prey on predators coexistence. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 162, 284–292.
- Rocca, M. y Messelink, G.J. (2017). Combining lacewings and parasitoids for biological control of foxglove aphids in sweet pepper. *Journal of Applied Entomology*, 141 (5), 402-410.
- Rockwood, L.L. (2015). *Introduction to Population Ecology*. Second edition John Wiley & Sons Ltd, New York.
- Root, R.B. (1973). Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs*, 43, 95–124.
- Rott, A.S. y Godfray, H.C.J. (2000) The structure of a leafminer-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, 69, 274-289.
- Roy, H.E., Brown, P.M., Adriaens, T. et al (2016) The harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*: global perspectives on invasion history and ecology. *Biol Invasions*, 18, 997–1044.
- Russell, R.W., May, M.L., Soltesz, K.L. y Fitzpatrick, J.W. (1998). Massive Swarm Migrations of Dragonflies (Odonata) in Eastern North America. *The American Midland Naturalist*, 140, 325-342.
- Sabelis, M.W. y Van De Baan, H.E. (1983). Location of distant spider-mite colonies by phytoseids predators: demonstration of specific kairomones emitted by *Tetranychus urticae* and *Panonychus ulmi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 33, 303-314.
- Saini, E.D. (2004) Presencia de *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) en la provincia de Buenos Aires. Aspectos biológicos y morfológicos. *RIA*, 33, 151–160.
- Salas Gervassio, N.G., Luna, M.G., Lee, S., Salvo, A., Sánchez, N.E. (2016). Trophic web associated with the South American tomato moth *Tuta absoluta*: implications for its conservation biological control in Argentina. *Agricultural and Forest Entomology*, 18, 137–144. DOI: 10.1111/afe.12146.
- Salas Gervassio, N.G., Luna, M.G., Minardi, G.M., y Sánchez N.E. (2019). Assessing inoculative releases of *Pseudapanteles dignus* (Hymenoptera: Braconidae) for the biological control of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Crop Protection*, 124, Article 104830
- Salisbury, A. y Booth, R.G. (2004). *Rodolia cardinalis* (Mulsant), the Vedalia ladybird (Coleoptera: Coccinellidae) feeding on *Icerya purchasi* Maskell, Cottony cushion scale

- (Hemiptera: Margarodidae) in London gardens. *British Journal of Entomology and Natural History*, 40, 75-83.
- Sarandón, S.J. y Flores, C.C. (2014) Agroecología: Bases teóricas para el diseño y manejo de agroecosistemas sustentables.
- Shields, M.W., Johnson, A.C., Pandey, S., Cullen, R., González- Chang, M., Wratten, S.D. et al. (2019). History, current situation and challenges for conservation biological control. *Biological Control*, 131, 25–35.
- Sloggett, J.J. (2008). Weighty matters: Body size, diet and specialization in aphidophagous ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology*, 105, 381–389.
- Snyder, W.E. (2019). Give predators a complement: Conserving natural enemy biodiversity to improve biocontrol. *Biological Control*, 135, 73–82.
- Speight, M.R., Hunter, M.D. y Watt, A.D. (2008) *Ecology of Insects: Concepts and Applications*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Stange, L. A. (2021). A Cockroach Egg Parasitoid, *Evania appendigaster* (Linnaeus) (Hymenoptera: Evaniidae). Entomology and Nematology Department, UF/IFAS Extension Publication. <https://edis.ifas.ufl.edu/publication/IN319>
- Starobinsky, G., Monzón, J., Di Marzo Broggi, E. y Braude, E. (2021). Bioinsumos para la agricultura que demandan esfuerzos de investigación y desarrollo. Capacidades existentes y estrategia de política pública para impulsar su desarrollo en Argentina. Documentos de Trabajo del CCE N° 17. Consejo para el Cambio Estructural - Ministerio de Desarrollo Productivo de la Nación.
- Stenberg, J.A., Sundh, I., Becher, P.G. et al. (2021). When is it biological control? A framework of definitions, mechanisms, and classifications. *Journal of Pest Science*, 94, 665–676. <https://doi.org/10.1007/s10340-021-01354-7>
- Stireman, J.O., O'Hara, J.E. y Wood, M. (2006). Tachinidae: Evolution, behavior and ecology. *Annual Review of Entomology*, 5, 525-555.
- Stouthamer, R., Gai, Y., Koopmanschap, A.B., Platner, G.R. y Pinto, J.D. (2000). ITS-2 sequences do not differ for the closely related species *Trichogramma minutum* and *T. platneri*. *Entomol. Exp. Et Applicata* 95:105-111.
- Symondson, W.O.C., Sunderland, K.D., y Greenstone, M.H. (2002). Can Generalist Predators be Effective Biocontrol Agents? *Annual Review of Entomology*, 47, 561-94.DOI: 10.1146/annurev.ento.47.091201.145240
- Tooker, J.F., O'Neal, M.E. y Rodriguez-Saona, C. (2020). Balancing disturbance and conservation in agroecosystems to improve biological control. *Annual Review of Entomology*, 65, 81–100.
- Torres, J.B. y Bueno, A.F. (2018). Conservation biological control using selective insecticides. A valuable tool for IPM. *Biological Control*, 126, 53–64.
- Tortosa, O.E., Carmona, A., Martínez, E., Manzano, P. y Giardina, M. (2014). Release and establishment of *Mastrus ridens* (Hymenoptera: Ichneumonidae) for the control of *Cydia*

- pomonella* (Lepidoptera: Tortricidae) in Mendoza, Argentina [in Spanish]. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 73, 109–118.
- Tranchida, M.C., Maciá, A., Brusa, F., Micieli, M.V. y García J.J. (2009) a. Predation potential of three flatworm species (Platyhelminthes: Turbellaria) on mosquitoes (Diptera: Culicidae). *Biological Control*, 49, 270–276.
- Tranchida M.C., Micieli, M.V., Maciá, A. y García, J.J. (2009) b. Native argentinean cyclopoids (Crustacea: Copepoda) as predators of *Aedes aegypti* and *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae) mosquitoes. *Revista de Biología Tropical*, 57, 1059 – 1068.
- Tranchida, M.C., Pelizza, S.A., Bisaro, V., Beltrán, C., y García, J.J. (2010). Use of the neotropical fish *Cnesterodon decemmaculatus* for long-term control of *Culex pipiens* L. in Argentina. *Biological Control*, 53, 183-187.
- Urbaneja, A., García-Marí, T., Tortosa, D., Navarro, C., Vanaclocha, P., Vargues, L. y Castañera P. (2006). Influence of ground predators on the survival of the mediterranean fruit fly pupae, *Ceratitis capitata*, in Spanish citrus orchards. *Biocontrol*, 51, 611-626.
- Van Driesche, R. G., Hoddle, M. S. y Center, T. D. (2007). *Control de plagas y malezas por enemigos naturales*. Traducción E. Ruiz, C., J. B. Coronada y J. M. Álvarez. USDA - US Forest Service. Forest Health Techonogy Enterprise Team.
- Van Driesche, R., Hoddle, M. y Center, T. (2008). *Control of pests and weeds by natural enemies: An introduction to Biological control*. Blackwell Publishing Ltd. 502 p.
- van Lenteren, J.C. (1986). Parasitoids in the greenhouse: Successes with seasonal inoculative release systems. En: J. K. Waage y D.J. Greathead (eds.) *Insect parasitoids*. Academic Press.
- van Lenteren, J.C., Bolckmans, K., Köhl, J. y Urbaneja, A. (2018). Biological control using invertebrates and microorganisms: plenty of new opportunities. *BioControl*, 63, 39–59.
- van Lenteren, J.C., Lanzoni, A., Hemerik, L., Bueno, V.H.P., Bajonero Cuervo, J. et al. (2021). The pest kill rate of thirteen natural enemies as aggregate evaluation criterion of their biological control potential of *Tuta absoluta*. *Scientific Reports* (Nature Research) 11:10756 <https://doi.org/10.1038/s41598-021-90034-8>.
- van Lenteren J.C. (ed.). (2007). *Internet Book of Biological Control*. 4th Edition, www.IOBC-Global.org, Wageningen, The Netherlands.
- van Lenteren, J.C. (2012). The state of commercial augmentative biological control: plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. *BioControl*, 57, 1–20. DOI 10.1007/s10526-011-9395-1.
- van Lenteren, J.C., Alomar, O., Ravensberg, W.J. y Urbaneja, A. (2020). Biological Control Agents for Control of Pests in Greenhouses. En: Gullino M., Albajes R., Nicot P. (eds) *Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops*. Plant Pathology in the 21st Century, vol 9. Springer
- van Lenteren, J.C. (2003). *Quality control and production of biological control agents*. CABI Publishing. Oxfordshire, Reino Unido.

- van Lenteren, J.C. y Loomans, A.J.M. (2006). Environmental risk assessment: methods for comprehensive evaluation and quick scan. En F. Bigler, D. Babendreier, U. Kuhlmann (Eds.), *Environmental Impact of Invertebrates in Biological Control of Arthropods: Methods and Risk Assessment* (pp. 254–72). Wallingford, UK: CAB Int.
- van Lenteren, J. C., y Manzaroli, G. (1999). Evaluation and use of predators and parasitoids for biological control of pests in greenhouses. En: R. Albajes, M. Lodovica Gullino, J.C. van Lenteren, y Y. Ela (eds.), *Integrated pest and disease management in greenhouse crops* (pp. 183-201). Kluwer Academic Publishers.
- van Wilgenburg, E., Driessen, G., y Beukeboom, L.W. (2006). Single locus complementary sex determination in Hymenoptera: an "unintelligent" design? *Frontiers in Zoology*, 3, 1. doi:10.1186/1742-9994-3-1
- Varenes Y.-D., Boyer, S., Wratten, S.D. (2014) Un-nesting DNA Russian dolls – the potential for constructing food webs using residual DNA in empty aphid mummies. *Molecular Ecology* 23, 3925–3933.
- Wäckers, F.L. (2005). Suitability of (extra-) floral nectar, pollen, and honeydew as insect food sources. En: Wäckers, F.L., van Rijn, P.C.J. y Bruin, J. (Eds.) *Plant-Provided Food for Carnivorous Insects: A Protective Mutualism and Its Applications* (pp. 17-74). Cambridge University Press.
- Wäckers, F.L., van Rijn, P.C.J. y Bruin, J. (Eds.). (2005). *Plant-Provided Food for Carnivorous Insects, A Protective Mutualism and its Applications*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Wajnberg, E., Scott, J.K. y Quimby, P.C. (2007). *Evaluating indirect ecological effects of biological control*. CABI Publishing. Oxfordshire, Reino Unido.
- Wajnberg, E. y Colazza, S. (2013). *Chemical ecology of insect parasitoids*. Wiley-Blackwell.
- Werenkraut, V., Baudino, F. y Roy, H.E. (2020). Citizen science reveals the distribution of the invasive harlequin ladybird (*Harmonia axyridis* Pallas) in Argentina. *Biological Invasions*, 22, 1915-1921.
- Werren, J.H., Baldo, L. y Clark, M.E. 2008 *Wolbachia*: Master Manipulators of Invertebrate Biology. *Nature Reviews Microbiology*, 6, 741-751.
- Whiting, P.W. (1943). Multiple Alleles in Complementary Sex Determination of *Habrobracon*. *Genetics*, 28, 365-82. doi: 10.1093/genetics/28.5.365.
- Whiting, A.R. (1961) Genetics of *Habrobracon*. *Advances in Genetics*, 10, 295-348.
- Wyckhuys, K.A., Lu, Y., Morales, H., Vazquez, L.L., Legaspi, J.C., Eliopoulos, P., et al. (2013). Current status and potential of conservation biological control for agriculture in the developing world. *Biological Control*, 65, 152–167.
- Zang, L.S., Wang, S., Zhang, F. y Desneux, N. (2021). Biological Control with *Trichogramma* in China: History, Present Status and Perspectives. *Annual Review of Entomology*, 66, 24, 1–24.22.

Zumoffen, L., Tavella, J., Signorini, M. y Salvo, A. (2015). Laboratory and field studies to evaluate the potential of an open rearing system of *Lysiphlebus testaceipes* for the control of *Aphis craccivora* in Argentina. *BioControl*, 61, 23–33.

Autoras

Nancy Greco

Doctora en Ciencias Naturales de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM, UNLP). Licenciada en Biología orientación Zoología (FCNyM, UNLP). Profesora Titular de Ecología de poblaciones y Profesora Adjunta de Control biológico (FCNyM, UNLP). Profesora en las Maestrías: Entomología (UNT), Producción vegetal (FAUBA), y Protección vegetal (FCAyF, UNLP). Docente Investigadora UNLP Categoría I. Investigadora Independiente asociada a la CICBA, en el Grupo de Ecología de Plagas y Control Biológico del Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE, CONICET, UNLP-asociado a CICBA). Área de investigación: ecología poblacional de plagas y sus enemigos naturales, control biológico.

María Gabriela Luna

Doctora en Ciencias Naturales y Licenciada en Biología orientación Ecología (UNLP). Jefe de Trabajos Prácticos del Curso de Control Biológico de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), UNLP. Profesora Titular de la Escuela de Desarrollo Tecnológico y Productivo (UNSAAdA). Docente de posgrado en Control Biológico. Autora de numerosos trabajos científicos y capítulos de libros y dirección de tesis, investigadores(as) y proyectos de investigación en las áreas de la ecología de plagas, control biológico y entomología aplicada. Secretaria de la International Organization for Biological Control (IOBC), Sección Región Neotropical (SRNT, 2010-2018). Miembro de la Sociedad Entomológica Argentina (SEA) y de la Entomological Society of America (ENTSOC). Premio a la Labor Científica, Tecnológica y Artística. Investigadora formada. Área: Ecología (UNLP), 2023.

Margarita Rocca

Doctora en Ciencias Naturales de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM, UNLP). Licenciada en Biología orientación Ecología (FCNyM, UNLP). Docente de Ecología General y de Control biológico (FCNyM, UNLP). Docente de posgrado en: Doctorado de la FCNyM (UNLP), doctorado en Ciencias Aplicadas mención Ambiente y Salud, Facultad de Ciencias Exactas (UNICEN), en Maestría en Entomología Universidad Nacional de Tucumán, Maestría en Protección Vegetal de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales (UNLP), Maestría en Producción Vegetal, EPG (UBA). Investigadora Independiente de CONICET y Docente-Investigadora UNLP Categoría III en el Grupo de Ecología de Plagas y Control Biológico del Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE, CONICET, UNLP-asociado a CICBA). Área de investigación: ecología poblacional de plagas y sus enemigos naturales, control biológico.

Greco, Nancy

Control biológico de plagas mediante parasitoides y depredadores : conceptos, estrategias y desarrollo en Argentina / Nancy Greco ; María Gabriela Luna ; Margarita Rocca.
- 1a ed. - La Plata : Universidad Nacional de La Plata ; La Plata : EDULP, 2026.
Libro digital, PDF - (Libros de cátedra)

Archivo Digital: descarga
ISBN 978-950-34-2701-9

1. Ecología. 2. Entomología. 3. Plagas. I. Luna, María Gabriela II. Rocca, Margarita III.
Título
CDD 628.96

Diseño de tapa: Dirección de Comunicación Visual de la UNLP

Universidad Nacional de La Plata – Editorial de la Universidad de La Plata
48 N.º 551-599 / La Plata B1900AMX / Buenos Aires, Argentina
+54 221 644 7150
edulp.editorial@gmail.com
www.editorial.unlp.edu.ar

EduLP integra la Red de Editoriales Universitarias Nacionales (REUN)

Primera edición, 2025
ISBN
© 2025 - EduLP

n
naturales


EDITORIAL DE LA UNLP



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA